

UNIVERSITE MONTPELLIER II
Sciences et Techniques du Languedoc

**Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,
Hydrosciences, Environnement (SIBAGHE)**

Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

**Mésoécologie de la Diversité
des Forêts Tropicales Humides**

Présenté par

Raphaël PELISSIER

Institut Français de Pondichéry (IFP)
11 St Louis street, Pondicherry 605001, India

et

UMR botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP)
TA51A/PS2, 34398 Montpellier cedex 05, France

Soutenu le 14 Avril 2010

Jury composé de MM. :

D. McKey, Professeur Université de Montpellier 2, Président
G. Decocq, Professeur Université d'Amiens, Rapporteur
P.-M. Forget, Maître de Conférence, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Rapporteur
J.-C. Gégout, Professeur AgroParisTech, Nancy, Rapporteur
J.-D. Lebreton, Directeur de Recherche CNRS, Montpellier, Examineur

SOMMAIRE

I – RESUME DE CARRIERE

| | |
|----------------------------------|----|
| 1. CURRICULUM VITAE | 5 |
| 2. PARCOURS PROFESSIONNEL | 8 |
| 3. PUBLICATIONS | 10 |
| 4. ENCADREMENTS D'ETUDIANTS..... | 18 |

II – TRAVAUX DE RECHERCHE

| | |
|---|----|
| 1. OBJET, QUESTIONS ET THEMES DE RECHERCHE..... | 25 |
| 1.1 MECANISMES DE COEXISTENCE DES ESPECES | 27 |
| 1.2 STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS FORESTIERS..... | 30 |
| 1.3 PHYTOECOLOGIE DES FORETS TROPICALES HUMIDES..... | 33 |
| 2. RESUME DES TRAVAUX PASSES | 38 |
| 2.1 CARACTERISATION DES STRUCTURES FORESTIERES ET DE LEUR DYNAMIQUE..... | 38 |
| 2.2 ORGANISATION SPATIALE DE LA DIVERSITE DES ARBRES..... | 41 |
| 2.2.1 Proposition d'un cadre analytique unifié de décomposition de la diversité | 43 |
| 2.2.2 Application à l'analyse multi-échelles des forêts de Guyane..... | 48 |
| 3. PROJET DE RECHERCHE..... | 55 |
| 3.1 CADRE DU PROJET..... | 55 |
| 3.2 OBJECTIFS, HYPOTHESES ET DEMARCHE..... | 57 |
| 3.3 PERSPECTIVES | 62 |
| 4. REFERENCES CITEES | 63 |

III – TEXTES DES PRINCIPALES PUBLICATIONS

| | |
|--|-----|
| 1. Pélissier, R. 1998. <i>J. Trop. Ecol.</i> , 14: 1-16..... | 73 |
| 2. Pélissier, R. & Goreaud, F. 2001. <i>J. Veg. Sci.</i> , 12: 99-108..... | 91 |
| 3. Pélissier, R. et al. 2003. <i>Ecology</i> , 84: 242-251..... | 103 |
| 4. Pélissier, R. & Couteron, P. 2007. <i>J. Ecol.</i> , 95: 294-300..... | 115 |
| 5. Pélissier, R. et al. 2008. <i>Ecology</i> , 89: 3227-3232..... | 123 |

I – RESUME DE CARRIERE

1. Curriculum Vitae

Raphaël PELISSIER

Chargé de Recherche de 1^{ère} classe à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD)
Docteur en Ecologie Forestière Tropicale
Né le 23 septembre 1965 à Jallieu, Isère (nationalité française)
Marié, 3 enfants

Adresse professionnelle :

Institut Français de Pondichéry
11 Saint Louis street
Pondicherry 605001, India
Tél. +91 413 233 4168 ; Fax +91 413 233 9534
Mél. Raphael.Pelissier@ird.fr

Diplômes et grades universitaires :

- 1995 : Doctorat d'Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques (Univ. Lyon 1).
- 1991 : Diplôme d'Etudes Approfondies en Ecologie Forestière Tropicale (Univ. Paris 6).

Fonctions occupées :

- 2007- : Détaché au Ministère des Affaires Etrangères et Européennes, Directeur du Département d'Ecologie, UMIFRE n° 21 CNRS-MAEE, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- 2003-2007 : Chargé de Recherche IRD (CR1), UMR AMAP, Montpellier.
- 2002-2003 : Chargé de Recherche IRD (CR2), UMR AMAP, Montpellier.
- 1999-2001 : Chargé de Recherche IRD (CR2), Laboratoire ERMES, Orléans.
- 1997-1998 : Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche (ATER), UFR de Biologie Univ. Lyon 1 et UMR Biométrie et Biologie Evolutive (BBE), Lyon
- 1995-1996 : Ingénieur de Recherche CNRS (contractuel), UMR Biométrie et Biologie Evolutive, Lyon.
- 1992-1994 : Allocataire de Recherche, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- 1991 : Allocataire de Stage, Centre ORSTOM de Cayenne, Guyane française.

Activités scientifiques :

- *Recherches en écologie quantitative des forêts tropicales humides* : relations espèces-environnement, diversité, structures spatiales, dynamique de renouvellement, dendrométrie, architecture forestière, télédétection haute résolution, méthodes d'échantillonnage, analyses multivariées.
- *Publications* : 29 articles publiés dans des revues internationales à comité de lecture, principalement dans les champs de l'écologie et de la foresterie (*cf.* détails p. 13).
- *Expertises éditoriales* : 41 fois relecteur invité d'articles pour des revues scientifiques internationales (*American Naturalist, Biodiversity and Conservation, Biotropica,*

Diversity and Distributions, Ecography, Ecological Modelling, Ecological Monographs, Ecology Letters, Forest Ecology and Management, Journal of Tropical Ecology, Journal of Vegetation Science, Oikos, Plant Ecology, etc.)

• *Participations à des projets financés :*

- PI@ntNet : Computational Identification and Collaborative Information System (Projet étandard RTRA Agropolis Fondation, 2009-13, participation 40 %) ;
- BRIDGE : Bridging information on tree diversity in French Guiana and a test of ecological theories (ANR-Biodiversité 2006-09, participation 20%) ;
- OSDA : Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales (EcoTrop-MEDD 2006-09, participation 50%) ;
- CARREFOR-FLOR : Caractérisation du couvert forestier guyanais pour mieux le gérer (CPER-Guyane 2004-06, participation 20%) ;
- ADS : Développement d'une librairie d'analyse des données spatiales pour le logiciel libre de statistiques R (SPIRALES-IRD 2005, participation 25%) ;
- DIME : Evaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise (EcoTrop-MEDD 2003-06, participation 40%) ;
- AME : Analyse multi-échelles du couvert forestier guyanais (CPER-Guyane 1999-2000, participation 20%) ;
- CAT TIEN : Restauration des forêts à Dipterocarpaceae du Parc de Cat Tien, sud Vietnam (CE-DG1-B 1995-96, participation 50%).

• *Participations à des réseaux nationaux et internationaux :*

- ATDN : Amazon Tree Diversity Network, coord. H. ter Steege, National Herbarium Netherlands, Utrecht Branch (<http://www.bio.uu.nl/~herba/Guyana/ATDN/index.html>) ;
- ComEvol : GDR interactions biotiques dans les communautés, coord. A. Franc, UMR BIOGECO, Pierreton, France (<http://www.pierroton.inra.fr/genetics/ComEvol/index.html>).

- *Transferts :* Participation au développement et à la diffusion de logiciels libres d'analyse des données écologiques (*cf.* détails p. 16).

Encadrement et animation scientifiques :

- *Directeur du Département d'Ecologie de l'Institut Français de Pondichéry (Inde) depuis 2007:* encadrement d'une équipe de 6 chercheurs, 6 ingénieurs, 5 techniciens et 3 doctorants ; contribution aux dossiers de demande de reconnaissance de l'IFP en tant qu'USR CNRS (2009) et en tant qu'*Autonomous Research Center of Pondicherry University* (2009).
- *Accrédité à la Direction de Recherches (ADR) par l'Ecole Doctorale SIBAGHE, Université de Montpellier 2 depuis 2007.*
- *Encadrement d'étudiants (cf. détails p. 17) :*
 - Co-directions de thèse (2) ;
 - Encadrements de doctorants (14 publications co-signées) ;
 - Membre invité de comités de thèses (3) ;
 - Membre permanent de comité de thèse (1) ;

- Encadrement d'étudiants de 2^{ème} et 3^{ème} cycles universitaires (14) ;
- Participations à des jurys de soutenance de mémoires de 2^{ème} et 3^{ème} cycles universitaires (5).
- *Directions de projets financés :*
 - PI@ntGhat : Composante indienne du projet PI@ntNet, Plant Computational Identification and Collaborative Information System (Projet étandard RTRA Agropolis Fondation 2009-13, 77 kEuros) ;
 - OSDA : Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales (EcoTrop-MEDD 2006-09, 40 kEuros) ;
 - ADS : Développement d'une librairie d'analyse des données spatiales pour le logiciel de statistiques libres R (SPIRALES-IRD 2005, 6 kEuros).
- *Animation :*
 - Membre nommé du Conseil Scientifique de l'IFP depuis 2009 ;
 - Membre du conseil consultatif de la *School of EcoInformatics, Indian Institute of Information Technology and Management-Kerala* (Inde) depuis 2007 ;
 - Membre nommé du Conseil de Laboratoire de l'UMR AMAP de 2005 à 2007.

Activités d'enseignement :

- *Ecologie et Biologie Végétale :* 178 ETD
 - *TD synthèse bibliographique* (8 ETD en 2004), Master Foresterie Rurale Tropicale, ENGREF, Montpellier ;
 - *TP-TD biologie végétale, botanique, écologie et génétique des populations* (170 ETD de 1996 à 1998), DEUG B1-B2 et Licence Biologie, Univ. Lyon 1.
- *Statistiques et Analyses de Données :* 103 ETD
 - *Lecture on spatial statistics* (2 ETD en 2007), Refresher course in Environmental Sciences, Univ. Pondichéry, Inde ;
 - *Séminaire de statistiques spatiales* (20 ETD de 2005 à 2007), Master SILAT, ENGREF-ENSA, Montpellier ;
 - *TD analyse de données* (3 ETD en 2005), Master Foresterie Rurale Tropicale, ENGREF, Montpellier ;
 - *Séminaire analyse de données* (18 ETD de 1999 à 2000), DEA ETES, Univ. Orléans ;
 - *TD de statistiques* (60 ETD en 1996-97), DEUG B1, Univ. Lyon 1.

Séjours professionnels en zone tropicale :

- *Séjours longs :* en Guyane (1991) et en Inde (1992-94 et depuis 2007).
- *Missions courtes (< 2 mois) :* en Guyane et au Brésil (8 mois en durée cumulée depuis 1999) et en Inde (5 mois en durée cumulée depuis 1998).

Langues :

- *Anglais :* lu, écrit, parlé (usage professionnel courant).

2. Parcours professionnel

Je distingue trois grandes périodes dans mon parcours professionnel. La première va de mon stage de DEA (1991) à la fin de mes contrats post-doctoraux et couvre mes activités de recherche autour de questions centrées sur la *caractérisation des structures et de la dynamique des forêts tropicales humides (FTH)*. La seconde période débute avec mon recrutement à l'IRD (1999), qui me conduira à développer un projet de recherche sur *l'organisation spatiale de la diversité des FTH*, essentiellement à partir de chantiers guyanais. La troisième période a commencé avec mon détachement au Ministère des Affaires Etrangères et Européennes en tant que Directeur du Département d'Ecologie de l'Institut Français de Pondichéry, en Inde (2007).

Première période : Bien qu'attiré depuis longtemps par les forêts tropicales, tout commence scientifiquement par ma rencontre avec Bernard Riéra (CR CNRS) qui me propose, sur la base de deux parcelles de forêt guyanaise qu'il avait inventoriées une première fois 10 ans plus tôt, un sujet de DEA intitulé "*Quantification de la dynamique et évolution de la structure d'une forêt dense humide de Guyane*" (Pélissier, 1991). Débuts dynamiques (2 articles de valorisation de ce DEA co-signés avec B. Riéra en 1993 et 1998), mais incertains, puisque la formation Doctorale dont relevait le DEA "*Ecosystèmes Tropicaux*" à l'Université de Paris 6, ferme définitivement ses portes juste après nos soutenances de mémoires en septembre 1991. B. Riéra me met alors en contact avec Jean-Pierre Pascal (DR CNRS), qui venait de monter une équipe "*Forêt Tropicale*" au sein du Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (UMR BBE) de l'Université de Lyon. Ce dernier dirigera ma thèse de Doctorat, intitulée "*Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente*" (Pélissier 1995). Nous serons co-auteurs de 5 articles entre 1996 et 2000. Pour la réalisation de cette thèse, je passe trois années (1992-94) à l'Institut Français de Pondichéry (IFP), en Inde. J'y apprend, entre autres choses (!), une certaine autonomie scientifique et y rencontre, entre autres personnes intéressantes (!), François Houllier (DR INRA et Directeur de l'IFP de 1994 à 1998) avec qui, de retour à Lyon, je collaborerai encore un certain temps (4 articles co-signés en 1997-98). Je bénéficie pendant cette période de contrats post-doctoraux au sein de l'UMR BBE en tant qu'Ingénieur de Recherche CNRS d'abord (1995-96), puis Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche ensuite (1997-98), ce qui me permet d'une part d'approfondir et valoriser mes travaux de thèse et d'autre part, de m'initier à l'enseignement universitaire.

Seconde période : Elle débute avec mon recrutement à l'IRD (1999), alors en pleine restructuration¹, sur un projet de création, sous l'égide de Daniel Sabatier (CR IRD) d'une Unité Propre de Recherche centrée sur l'étude des forêts de Guyane. Ce projet d'équipe autonome ne verra jamais le jour et se soldera, après quelques soubresauts², par l'intégration des principaux protagonistes à l'équipe "*Organisation et Dynamique des Peuplements et des Paysages*" de l'UMR "*botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes*" (AMAP) nouvellement créée par F. Houllier à Montpellier (2001). Mon sujet de recherche principal devient alors l'*organisation spatiale de la diversité des FTH* au sein d'un petit groupe qui passe progressivement de 4 chercheurs IRD à 7 chercheurs³ et 2 Doctorants à la date du second renouvellement de l'UMR (2007), désormais dirigée par Daniel Barthélémy (DR INRA). C'est à cette période que se nouent mes collaborations avec Pierre Couteron (Enseignant-Chercheur ENGREF puis DR IRD ; 9 articles co-signés depuis 2003), et que se réactivent mes relations avec l'équipe d'Ecologie Statistique de l'UMR BBE à Lyon (4 articles co-signés avec des membres de cette équipe depuis 2002), alors dirigée par Daniel Chessel (PR Univ. Lyon 1). Je prends pendant cette période la responsabilité de plusieurs projets de recherche et collabore à l'encadrement de nombreux étudiants, dont quelques doctorants (14 articles co-signés avec des doctorants depuis 1997). J'obtiens en 2007 une Accréditation à la Direction de Recherches (ADR) à l'Ecole Doctorale SIBAGHE de l'Université de Montpellier 2 (actuellement 2 thèses en co-directions démarrées fin 2006).

Troisième période : Depuis septembre 2007 je suis détaché au Ministère des Affaires Etrangères et Européennes en tant que Directeur du Département d'Ecologie de l'Institut Français de Pondichéry (IFP), en Inde. Cet établissement pluridisciplinaire fut créé en 1955 dans le cadre du traité de rétrocession du Territoire de Pondichéry à l'Union Indienne. Dirigé par Jean-Pierre Muller (DR IRD) de 2004 à 2008 et par Vêlayoudom Marimoutou (PR Univ. Marseille) depuis 2008, il vient d'être labellisé UMIFRE⁴ CNRS-MAEE. Son Département d'Ecologie (<http://www.infpindia.org/~Ecology>) comprend actuellement une vingtaine de personnes travaillant sur différents projets en botanique, palynologie, écologie forestière et gestion/conservation de la biodiversité : 6 chercheurs (permanents, expatriés et post-doctorants), 6 ingénieurs et 5 techniciens (permanents et contractuels) et 3 doctorants (français et indiens). Bien que les thèmes abordés soient génériques, le sud de l'Inde est le

¹ C'est en novembre 1998 que l'ORSTOM devient l'IRD, l'Institut de Recherche pour le Développement.

² En ce qui me concerne, deux années d'isolement géographique et thématique au centre IRD d'Orléans.

³ P. Couteron, H. de Foresta, J.-F. Molino, R. Pélissier, C. Proisy, D. Sabatier et G. Vincent.

⁴ Unité Mixte des Instituts Français de Recherche à l'Etranger n° 21.

terrain privilégié d'application des travaux du Département d'Ecologie, en particulier la région des Ghâts Occidentaux qui, avec Sri Lanka, constitue l'un des *'hotspots'* mondiaux de la biodiversité (Myers 1990). Outre les fonctions d'animation et de direction d'équipe qui incombent à ma position, je mène à l'IFP un projet de recherche sur la *dynamique de la biodiversité dans la région des Ghâts occidentaux de l'Inde* qui s'inscrit dans une parfaite continuité avec mes activités antérieures au sein de l'UMR AMAP, que je réintégrerai d'ailleurs à l'issue de mon détachement à l'IFP en septembre 2010.

3. Publications

La liste de mes publications/communications comprend 29 articles dans des revues scientifiques à comité de lecture (dont 9 signés en 1^{er} auteur et 13 en 2^{ème} auteur), 5 articles dans des ouvrages collectifs, 1 ouvrage complet, 8 communications dans des conférences internationales, 15 autres communications, 3 logiciels libres, 5 documents de travail non publiés, 4 rapports de projets et 3 mémoires universitaires.

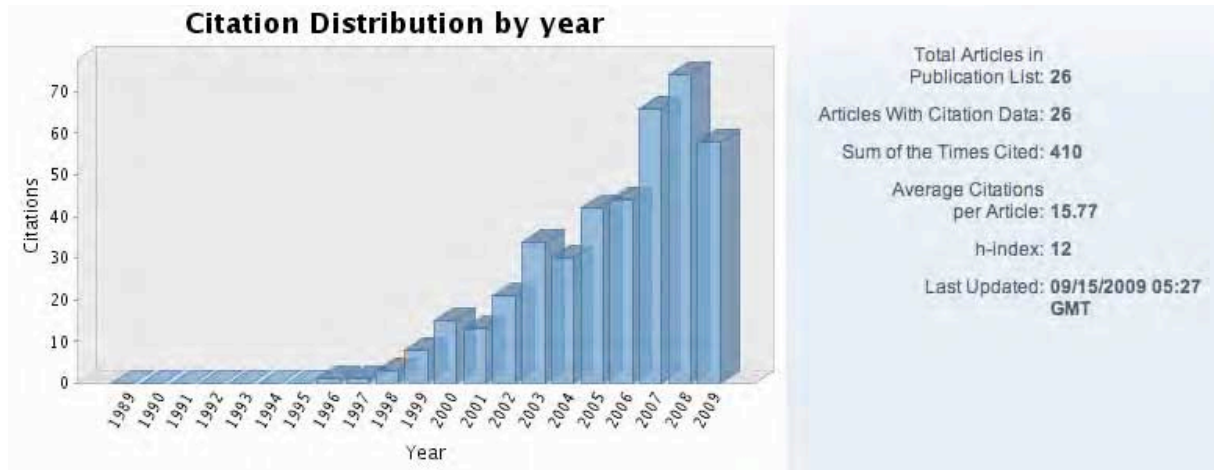
Répartition des articles en fonction du Facteur d'Impact des revues (ISI-JCR 2008) :

| Revue | Facteur d'Impact (ISI-JCR 2008) | Rang de notoriété par discipline ⁵ (classement INRA 2007) ⁶ | Nb d'articles |
|--|---------------------------------|---|---------------|
| <i>Molecular Ecology</i> | 5,325 | 2 (E) | 1 |
| <i>Ecology</i> | 4,874 | 2 (E) | 2 |
| <i>Journal of Applied Ecology</i> | 4,560 | 2 (E) | 1 |
| <i>Journal of Ecology</i> | 4,262 | 1 (PS), 2 (E) | 2 |
| <i>Ecography</i> | 4,099 | 2 (E) | 1 |
| <i>Remote Sensing of Environnement</i> | 3,943 | 1 (RS), 2 (ES) | 1 |
| <i>Oikos</i> | 2,970 | 2 (E) | 1 |
| <i>Annals of Botany</i> | 2,755 | 2 (PS) | 1 |
| <i>Ecological Modelling</i> | 2,176 | 3 (E) | 1 |
| <i>Biotropica</i> | 2,170 | 3 (E) | 2 |
| <i>Forest Ecology and Management</i> | 2,110 | 2 (F) | 2 |
| <i>Journal of Vegetation Science</i> | 2,037 | 2 (F), 2 (PS), 3 (E) | 4 |
| <i>Plant Ecology</i> | 1,730 | 3 (F), 3 (PS), 4 (E) | 1 |
| <i>Journal of Tropical Ecology</i> | 1,556 | 4 (E) | 5 |
| <i>Agroforestry Systems</i> | 0,845 | 4 (F) | 1 |
| <i>International Forestry Review</i> | 0,597 | 5 (F) | 1 |
| <i>Revue d'Ecologie, Terre et Vie</i> | 0,354 | 5 (E) | 1 |
| <i>Tropical Ecology</i> | - | - | 1 |
| | Total | | 29 |

⁵ E = Ecology ; ES = Environmental Sciences ; F = Forestry ; PS = Plant Sciences ; RS = Remote Sensing.

⁶ 1 = Exceptionnelle ; 2 = Excellente ; 3 = Correcte ; 4 = Acceptable ; 5 = Médiocre (d'après Désiré *et al.* 2007).

Analyse des citations des articles : Les résultats ci-dessous sont renvoyés par l'outil ResearcherID à partir des citations enregistrées dans la base ISI-Web of Knowledge (voir les détails de l'analyse à l'adresse <http://www.researcherid.com/rid/C-1224-2008>).



Mes 26 articles publiés dans de journaux cotés à l'ISI-JCR 2008, ont au total été cités 410 fois, ce qui représente une moyenne de 15,8 citations par article pour un facteur h de 12⁷. L'analyse détaillée du nombre de citations par article permet de distinguer deux groupes. Le premier comprend aux 6 articles les plus cités (de 36 à 54 citations), pour lesquels il est intéressant de noter qu'ils allient, à une exception près, des résultats méthodologiques et appliqués. Les quatre premiers introduisent des adaptations/améliorations d'une famille de méthodes d'analyse des semis de points, appliquées à des cartographies de peuplements forestiers (Goreaud & Pélissier 2003 [54]⁸, 1999 [46], Pélissier 1998 [38] et Pélissier & Goreaud 2001 [38]). Ces méthodes avaient fait l'objet d'importants développements statistiques dans les années 1970-80, mais leur utilisation pratique en écologie était restée limitée. Dans la foulée de mes travaux de thèse, nous avons proposé avec François Goreaud (CR Cemagref, Clermont-Ferrand), certaines adaptations pour l'étude de la structure spatiale des peuplements forestiers en même temps que des routines informatiques libres pour réaliser simplement ces analyses (Goreaud & Pélissier 1998-2000, Pélissier & Goreaud 2007-), grâce auxquelles ces articles continuent d'être régulièrement cités. Le dernier article mixte parmi les plus cités (Gimaret *et al.* 1998 [37]) porte sur les propriétés statistiques d'échantillonnage de certains indices de diversité, sujet ancien s'il en est en écologie, mais qui a connu un renouveau dans les années 1990-2000. Cet article préfigure dans ma trajectoire personnelle des travaux plus récents du même type (publiés à partir de 2003). Dans ce groupe des articles

⁷ Le facteur h s'interprète comme le nombre d'articles ayant plus de h citations (d'après Hirsch 2005).

⁸ Entre crochets, le nombre de citations de chaque article (source ISI-WOS au 15/09/2009).

les plus cités, se trouve enfin un article thématique de description d'une formation forestière assez peu étudiée dans le sud de l'Inde et site d'étude de ma thèse de Doctorat (Pascal & Pélissier 1996 [36]), qui a surtout été cité dans d'autres études de végétation portant sur la même région.

Le second groupe comprend huit articles qui ont été cités entre 11 et 20 fois, dont mon premier article (Pélissier & Riéra 1993 [12] ; en français), des articles appliqués portant plutôt sur les forêts du sud de l'Inde (Pélissier *et al.* 1998 [20]; Pélissier & Pascal 2000 [13]), mais pas seulement (Oddou-Muratorio *et al.* 2004 [15]), deux articles très méthodologiques (Pélissier *et al.* 2003 [18]; Couteron & Pélissier 2004 [11]) et un article mixte, méthodologique et appliqué (Couteron *et al.* 2003 [12]). Ces trois dernières contributions introduisent des innovations méthodologiques concernant la décomposition des indices de diversité, un sujet potentiellement très prometteur. Leur contenu assez technique est probablement une limite à leur diffusion, que deux synthèses récentes (Pélissier & Couteron 2007 [8] et Pélissier *et al.* 2008 [0]) devraient cependant contribuer à faire connaître plus largement. Ce cadre méthodologique de décomposition a été appliqué à l'analyse multi-échelles des forêts de Guyane (*cf.* page 48) et plus récemment en Afrique Centrale (Réjou-Méchain *et al.* 2008 [0]) et en Inde (Ramesh *et al.*, sous presse). On trouve enfin dans ce groupe un article présentant la première application en FTH d'une méthode d'analyse d'images aériennes par transformée de Fourier pour prédire la structure dendrométrique (Couteron *et al.* 2005 [12]), méthode qui a connu depuis d'autres développements et jouera un rôle central dans le projet de l'équipe "*Organisation et Dynamique des Peuplements et des Paysages Végétaux*" pour le quadriennal 2011-2014 de l'UMR AMAP (*cf.* page 62).

Le dernier groupe comprend 11 articles cités moins de 10 fois. On trouve dans ce dernier groupe, bien entendu, les articles les plus récents, parmi lesquels 2 articles (Parmentier *et al.* 2007 [6] et Stropp *et al.* 2009 [1]) dont je suis co-auteur sous la signature collective A.T.D.N. pour ma contribution à l'*Amazon Tree Diversity Network* (<http://www.bio.uu.nl/~herba/Guyana/ATDN/>). On trouve également dans ce groupe des articles les moins cités, quelques articles anciens qui n'ont pas eu beaucoup d'écho : Ollier *et al.* (2003) [4] et Magnussen *et al.* (2006) [3] sont des articles méthodologiques traitant respectivement de la typologie des structures spatiales bi-dimensionnelles et des performances d'estimateurs de richesse spécifique ; Riéra *et al.* (1998 [8] ; en français) et Pélissier *et al.* (2002) [8] portent respectivement sur l'étude de la dynamique forestière et l'analyse des relations sol-espèces en forêt guyanaise et confirment pour l'essentiel des résultats déjà plus

ou moins bien établis ; Nicolini *et al.* (2003) [9] est une contribution plus originale qui tente, sur la base d'une analyse quantitative de la distribution de descripteurs architecturaux, de reconstruire les principales trajectoires de développement possibles pour une espèce d'arbre de forêt guyanaise. La principale limite de cette étude est l'absence de données diachroniques pour valider la méthode de reconstruction des trajectoires de développement, une autre étant secondairement la spécificité des critères architecturaux utilisés qui ne sont pas facilement transposables à d'autres espèces. J'ai pourtant le sentiment que l'approche est prometteuse et mériterait d'être approfondie, puisqu'elle permet de remonter a posteriori l'histoire du développement des individus et d'ainsi suppléer en partie au manque fréquent de données de suivi temporel pour les peuplements forestiers tropicaux.

Liste des publications :

• *Articles dans des revues à comité de lecture*⁹ :

29. Ramesh, B. R., Venugopal, P. D., **Pélissier, R.**, Patil, S. V., Couteron, P. & Swaminath, M. H. 2009. Mesoscale patterns in the floristic composition of forests in the central Western Ghats of Karnataka, India. *Biotropica*, sous presse.
28. Nath, C. D., **Pélissier, R.** & Garcia, C. 2009. Comparing efficiency and accuracy of variable area transects versus square plots for sampling tree diversity and density. *Agroforestry Systems*, sous presse.
27. Beeravolu C. R., Couteron, P., **Pélissier, R.** & Munoz, F. 2009. Studying ecological communities from a neutral standpoint: a review of models' structure and parameter estimation. *Ecological Modelling*, 220:2603-2610.
26. Stropp J., ter Steege H., Malhi Y., **A.T.D.N.***, RAINFOR. 2009. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography*, 32: 46-54. * **Pélissier, R.** contributeur de l'Amazon Tree Diversity Network (<http://www.bio.uu.nl/~herba/Guyana/ATDN/>). [1]
25. Réjou-Méchain, M. **Pélissier, R.**, Gourlet-Fleury, S., Couteron, P., Nasi, R. & Thompson, J. D. 2008. Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 663-674. [0]
24. **Pélissier, R.**, Couteron, P. & Dray, S. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, 89: 3227-3232. [0]
23. Madelaide, C., **Pélissier, R.**, Vincent, G., Molino, J.-F., Sabatier, D., Prévost, M.-F. & de Namur, C. 2007. Mortality and recruitment in a lowland tropical rainforest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 277-287. [1]
22. Parmentier, I., Malhi, Y., Senterre, B., Whittaker, R. J., **A.T.D.N.***, Alonso, A., Balinga, M. P. B., Bakayoko, A., Bongers, F., Chatelain, C., Comiskey, J. A., Cortay, R., Djuikouo Kamdem, M.-N., Doucet, J.-L., Gautier, L., Hawthorne, W. D., Issembe, Y. A., Kouamé, F. N., Kouka, L. A., Leal, M. E., Lejoly, J., Lewis, S. I., Nusbaumer, L., Parren, M. P. E., Peh, K. S.-H., Phillips, O. I., Sheil, D., Sonké, B., Sosef, M. S. F., Sunderland, T. C. H., Stropp, J., ter Steege, H., Swaine, M. D., Tchouto, M. G. P., Van Gernerden, B. S., Van Valkenburg, J. I. C. H. & Wöll, H. 2007. The odd man out? Might climate explain the lower tree α -diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests? *Journal of Ecology*, 95: 1058-1071. * **Pélissier, R.** contributeur de l'Amazon Tree Diversity Network (<http://www.bio.uu.nl/~herba/Guyana/ATDN/>). [6]
21. **Pélissier, R.** & Couteron, P. 2007. An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology*, 95: 294-300. [8]

⁹ Les auteurs dont les noms sont soulignés étaient étudiants au moment de l'écriture de l'article. Le nombre de citations de chaque article est indiqué entre parenthèses à la suite des références (source ISI-WOS au 15/09/2009).

20. Magnussen, S., **Pélissier, R.**, He, F. & Ramesh, B.R. 2006. An assessment of sample-based estimators of tree species richness in two wet tropical forest compartments in Panama and India. *International Forestry Review*, 8: 417-431. [3]
19. Couteron, P., **Pélissier, R.**, Nicolini, E., Paget D. 2005. Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *Journal of Applied Ecology*, 42: 1121-1128. [12]
18. Oddou-Muratorio, S., Demesure-Musch, B., **Pélissier, R.** & Gouyon, P.-H. 2004. Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. *Molecular Ecology*, 13: 3689-3702. [15]
17. Couteron, P. & **Pélissier, R.** 2004. Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos*, 107: 215-221. [11]
16. Goreaud, F. & **Pélissier, R.** 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K_{12} -function: population independence vs. random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 14: 681-692. [54]
15. Nicolini, E., Caraglio, Y., **Pélissier, R.**, Leroy, C. & Roggy, J.-C. 2003. Epicormic branches: a growth indicator for a tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (*Caesalpinaceae*). *Annals of Botany*, 92: 97-105. [9]
14. Ollier, S., Chessel, D., Couteron, P., **Pélissier, R.** & Thioulouse, J. 2003. Comparing and classifying one-dimensional spatial patterns: an application to laser altimeter profiles. *Remote Sensing of Environment*, 85: 453-462. [4]
13. **Pélissier, R.**, Couteron, P., Dray, S. & Sabatier, D. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology*, 84: 242-251. [18]
12. Couteron, P., **Pélissier, R.**, Mapaga, D., Molino, J.-F. & Tellier, L. 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 172: 89-108. [12]
11. **Pélissier, R.**, Dray, S. & Sabatier, D. 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology*, 162: 143-156. [8]
10. **Pélissier, R.** & Goreaud, F. 2001. A practical approach to studying the spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation stands. *Journal of Vegetation Science*, 12: 99-108. [38]
9. **Pélissier, R.** & Pascal, J.-P. 2000. Two-year growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 429-446. [13]
8. Goreaud, F. & **Pélissier, R.** 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K -function. *Journal of Vegetation Science*, 10: 433-438. [46]
7. **Pélissier, R.**, Pascal, J.-P., Houllier, F. & Laborde, H. 1998. Impact of selective logging on the dynamics of a low elevation dense moist evergreen forest in the Western Ghats (South India). *Forest Ecology and Management*, 105: 107-119. [20]
6. Gimaret-Carpentier, C., **Pélissier, R.**, Pascal, J.-P. & Houllier, F. 1998. Sampling strategies for the assessment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science*, 9: 161-172. [37]
5. **Pélissier, R.** 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 1-16. [38]
4. Riéra, B., **Pélissier, R.** & Houllier, F. 1998. Caractérisation d'une mosaïque forestière et de sa dynamique en forêt tropicale humide sempervirente. *Biotropica*, 30: 251-260. [8]
3. Elouard, C., **Pélissier, R.**, Houllier, F., Pascal, J.-P., Durand, M., Aravajy, S., Gimaret-Carpentier, C., Moravie, M.-A. & Ramesh, B.R. 1997. Monitoring the structure and dynamics of a dense moist evergreen forest in the Western Ghats (Kodagu District, Karnataka, India). *Tropical Ecology*, 38:193-214.
2. Pascal, J.-P. & **Pélissier, R.** 1996. Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in southwest India. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 195-218. [36]
1. **Pélissier, R.** & Riéra, B. 1993. Dix ans de dynamique d'une forêt dense humide de Guyane française. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 48: 21-33. [12]

• *Articles dans des ouvrages collectifs :*

5. Garcia, C., **Pélissier, R.**, Marie-Vivien, D. & Ramesh B. R. 200X. Biodiversité. In Landy, F. Ed. *Le Dictionnaire de l'Inde contemporaine*. Armand Colin Editions, Paris. *sous presse*.
4. **Pélissier, R.** & Ramesh, B. R. 200X. Flore. In Landy, F. Ed. *Le Dictionnaire de l'Inde contemporaine*. Armand Colin Editions, Paris. *sous presse*.
3. Proisy, C., Couteron, P., **Pélissier, R.**, Barbier, N. & Engel, J. 2007. Monitoring canopy grain of tropical forest using Fourier-based textural ordination (FOTO) of very high resolution images. Pp 4324-4326 in Department of Technical Co-operation for Development and German Foundation for International Development (Eds.), *Proceedings of the International Geoscience And Remote Sensing Symposium, IGARSS 2007*, IEEE International.
2. Dessard, H., Picard, N., **Pélissier, R.** & Collinet-Vautier, F. 2004. Spatial patterns of the most abundant species. Pp 177-190 in Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.-M. & Laroussinie, O. Eds. *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest: Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier SAS, Paris.
1. Pascal, J.-P., **Pélissier, R.**, Loffeier, E. & Ramesh, B.R. 1998. Floristic composition, structure, diversity, and dynamics of two evergreen forest plots in Karnataka State, India. Chapter 29, pp 507-519 in Dallmeier, F. & Comiskey, J.A. (Eds), *Man And the Biosphere Series Vol. 20, Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., UNESCO, Paris and The Parthenon Publishing Group.

• *Ouvrage :*

1. **Pélissier, R.** 1997. *Hétérogénéité spatiale et dynamique d'une forêt dense humide dans les Ghâts occidentaux de l'Inde*. Institut français de Pondichéry, Publications du département d'écologie, 37, 148 pp.

• *Communications dans des conférences internationales :*

8. Ploton P., **Pélissier, R.**, Ramesh B. R., Barbier, N., Couteron, P. & Proisy, C. 2009. Analyzing canopy heterogeneity of the tropical forests by texture analysis of very-high resolution images. Lecture at the 5th International Canopy Conference, 25-31 October 2009, Bangalore, India. [Accepted]
7. Proisy, C., Couteron, P., **Pélissier, R.**, Barbier, N. and Engel, J. 2007. *Monitoring canopy grain of tropical forest using Fourier-based textural ordination (FOTO) of very high resolution images*. Lecture at the International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS), 23-27 July, Barcelona, Spain, 23-27 July 2007. [Proceedings]
6. Madelaine, C., **Pélissier, R.**, Pascal, J.-P., Ramesh, B. R., Aravajy, S., Ramalingam, S. & Couteron, P. 2007. Long-term monitoring of the dynamics of a primary evergreen forest in the Western Ghats of India : Results and prospects. Poster presented at the Inaugural Conference of the Asian Chapter of the Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC), "*Averting biodiversity Meltdown in the Asian tropics*". GRT Temple Bay, Mahabalipuram, India, 6-8 March 2007. [Abstract]
5. Vincent, G., Harja Asmara, D., **Pélissier, R.** & Madelaine, C. 2007. A spatially-explicit, individual-based forest simulator : application to agroforests of Sumatra and to India evergreen forests. Lecture at the Inaugural Conference of the Asian Chapter of the Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC), "*Averting biodiversity Meltdown in the Asian tropics*". GRT Temple Bay, Mahabalipuram, India, 6-8 March 2007. [Abstract]
4. **Pélissier, R.**, Molino, J.-F. & Sabatier, D. 2002. Effect of disturbances on tree species diversity and floristic composition in a tropical rain forest of French Guiana. Lecture at the 45th Symposium of the International Association for Vegetation Science (IAVS), "*Vegetation Dynamics in Time and Space*". Porto Alegre, Brazil, March 3-8, 2002. [Abstract]
3. Gimaret, C., **Pélissier, R.** & Pascal J.-P. 1996. Estimation et variations de la richesse et de la diversité spécifiques en forêt sempervirente humide. Poster présenté au Symposium "*Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes*". ENS, Paris, 12-14 juin 1996.
2. Pascal, J.-P., **Pélissier, R.**, Loffeier, E. & Ramesh, B.R. 1995. Floristic composition, structure, diversity and dynamics of two evergreen forest plots in Karnataka State, India. Lecture at the SI/MAB International Symposium, "*Measuring and monitoring forest biological diversity: the international network of biodiversity plots*". Washington D.C., May 23-25, 1995. [Proceedings]

1. Riéra, B., Houllier, F. & **Pélissier, R.** 1993. La dynamique des formations forestières. Présentation orale au Colloque International de Phytogéographie Tropicale, "*Phytogéographie tropicale - réalités et perspectives*". Paris, 6-8 juillet 1993.

• *Autres Communications :*

15. **Pélissier, R.** 2009. Les forêts des Ghâts Occidentaux de l'Inde, haut lieu de la biodiversité mondiale. Présentation dans la série "*Carte Blanche à*", Alliance Française, 24 septembre 2009, Pondichéry, Inde.
14. **Pélissier, R.** & Couteron, P. 2008. *Diversity package*, for additive and distance-dependent apportionment of species diversity. Lecture at the SEDAR workshop, "Spatial Ecological Data Analysis with R", 26-28 May 2008, Université de Lyon, France.
13. Proisy, C., Couteron, P., Fromard, F., **Pélissier, R.** 2007. Mangroves dynamics from FOTO of very high resolution satellite images and Lidar data. Lecture at the VIII ECOLAB workshop, 6-12 August 2007, Macapa, Brasil.
12. **Pélissier, R.** 2006. Organisation spatiale de la diversité des arbres aux échelles régionales. Présentation au colloque de restitution du Programme Ecosystèmes Tropicaux, GIP ECOFOR, Paris, 6-7 novembre 2006. [Abstract]
11. Sabatier, D., Abner, E., Baisie, M., Bonal, D., Couteron, P., Domenach, A.-M., Elfort, G., Freycon, V., Godard, I., Gond, V., Goret, J.-Y., Kago, F., Koese, M., Kwasié, F., Lafitte-Olano, A., Le Fol, J., Lentillus, E., Madelaine, C., Molino, J.-F., Ngwete, O., Nicolini, E., Prévost, M.-F., **Pélissier, R.**, Proisy, C., Roggy, J.-C., Santé, R., Smock, J.-L., Tarcy, M., Trichon, V. & Weigel, J. 2006. Dynamique spatio-temporelle de la biodiversité et interactions. Présentation au colloque de restitution du Programme Ecosystèmes Tropicaux, GIP ECOFOR, Paris, 6-7 novembre 2006. [Abstract]
10. Pavoine, S. & **Pélissier, R.** 2005. Phylogenetic diversity and typology of communities: connections between diversity, originality, ordination and spatial analysis. Lecture at the IBTCM workshop on "*phylogenies and community ecology*". Station CNRS de Moulis, France, 7-9 November 2005.
9. **Pélissier, R.** & Couteron, P. 2005. Spatially-explicit apportionment of species diversity. Lecture at the IBTCM workshop on "*phylogenies and community ecology*". Station CNRS de Moulis, France, 7-9 November 2005.
8. Auclair, D., Barthélémy, D., Caballé, G., Caraglio, Y., de Coligny, F., Cornu, G., Couteron, P., Dessard, H., Edelin, C., Gourlet-Fleury, S. Heuret, P., Houllier, F., Leroy, C., Michaloud, G., Molino, J.-F., Nicolini, E., **Pélissier, R.**, Prévost, M.-F., Proisy, C., Sabatier, D., Saint-André, L. 2003. La Modélisation de l'Architecture - de l'individu au peuplement. Présentation à l'école thématique "*Forêt Tropicale*". IES, Cargèse, 21-26 avril 2003.
7. **Pélissier, R.** & Chauviat, C. 2000. Comment estimer le temps de renouvellement d'une forêt tropicale humide ? Poster présenté à la Semaine de la Science, INRA, Orléans, 21-22 octobre 2000.
6. **Pélissier, R.**, Riéra, B. & Houllier, F. 2000. Regarder grandir les arbres ? Ou comment estimer l'âge dans une forêt tropicale humide. Présentation au mini-colloque "*Le temps - hommage à Edmond Bernus*". Laboratoire ERMES-IRD, Orléans, 14 Janvier 2000.
5. **Pélissier, R.** & Chauviat, C. 1999. Les forêts de la région des Ghâts occidentaux dans le sud-ouest de l'Inde. Poster présenté à la Semaine de la Science, BRGM, Orléans, 23-24 octobre 1999.
4. **Pélissier, R.**, Goreaud, F. & Collinet, F. 1999. Analyse de la structure spatiale des peuplements forestiers hétérogènes. Présentation à l'école thématique "*Homme, Climat, Environnement: outils d'analyse et approches pluridisciplinaires*". IES, Cargèse, 11-17 avril 1999.
3. **Pélissier, R.** 1996. Hétérogénéité spatiale et dynamique de renouvellement en forêt dense humide d'Uppangala. Présentation à la journée "*Modélisation de la Forêt Tropicale Humide*". ENGREF, Paris, 13 Mars 1996.
2. Houllier, F., Riéra, B., Dechambre, M. & **Pélissier, R.** 1993. Réflexion sur la modélisation, délimitation des unités structurales, évaluation radar des forêts denses humides. Présentation aux journées du programme environnement du CNRS, "*Ecosystèmes intertropicaux - fonctionnement et usages*". Lyon, 13, 14 et 15 janvier 1993.
1. **Pélissier, R.** 1992. Structure and mosaic in tropical evergreen forests. Lecture at the Indo-French Workshop, "*Tropical forest ecosystems - natural functioning and anthropogenic impact*". Institut Français de Pondichéry, Inde, 26-27 novembre 1992.

• *Logiciels libres :*

3. **Pélissier, R.** & Goreaud, F. 2007-. *ads: an R package for spatial point patterns analysis*. <http://cran.r-project.org/web/packages/ads/index.html>.
2. **Pélissier, R.** & Couteron, P. 2004-. *Diversity.R: an R statistical package to the study of species diversity*. <http://pelissier.free.fr/Diversity.html>.
1. Goreaud, F. & **Pélissier, R.** 1998-2000. *ADS in ADE-4: programme library for Spatial Data Analysis*. <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADSWeb.html>.

• *Documents de travail publiés :*

5. Renard, Q, Muthusankar, G. & **Pélissier, R.** 2009. *Data Paper - High-resolution topographic and bioclimatic data for the Southern Western Ghats of India*. Institut français de Pondichéry, Pondy Papers in Ecology, 8, 21 pp.
4. **Pélissier, R.**, Dray, S. & Couteron, P. 2002. *User's manual to CA-richness and NSCA-Simpson strategies*. Topic Documentation 3.9 of ADE-4 software, Claude Bernard University, Lyon 1, 12 pp.
3. Goreaud, F. & **Pélissier, R.** 2001 *Spatial structure analysis of heterogeneous point patterns: examples of application to forest stands*. Topic Documentation 8.1 of *ADS in ADE-4* software, Claude Bernard University, Lyon 1, 50 pp.
2. Goreaud, F. & **Pélissier, R.** 2001. *Analyse de la structure spatiale de semis de points hétérogènes : exemples d'applications à des peuplements forestiers*. Documentation thématique 8.1 du logiciel *ADS in ADE-4*, Université Claude Bernard, Lyon 1, 50 pp.
1. Elouard, C., Houllier, F., Pascal, J.-P., **Pélissier, R.** & Ramesh, B.R. 1997. *Dynamics of the dense moist evergreen forests - Long term monitoring of an experimental station in Kodagu District (Karnataka, India)*. Institut français de Pondichéry, Pondy Papers in Ecology, 1, 23 pp.

• *Rapports de projets :*

4. **Pélissier, R.**, Couteron, P. Hardy, O., Ayyappan, N., Belna, K., Borne, F., Beeravolu, C. R., Giriraj, A., Karunakaran, P. V., Madelaine, C., Munoz, F., Ramesh, B. R., Sankar, M., Souprayen, N. & Venugopal, P. D. 2008. Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales : enjeux méthodologiques et application dans les Ghâts occidentaux de l'Inde (OSDA). Rapport intermédiaire de Projet, IRD, MEDD, Paris. 15 pp.
3. Sabatier, D., Blanc, L., Bonal, D., Couteron, P., Domenach, A.-M., Freycon, V., Gond, V., Guehl, J.-M., Lafitte-Olano, A., Le-Fol, J., Molino, J.-F., Nicolini, E., Ollier, S., **Pélissier, R.**, Prévost, M.-F., Proisy, C., Roggy, J.-C., Théveniaut, H. & Trichon, V. 2007. Evaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise : prise en compte du substrat géologique, des sols et de la dynamique sylvigénétique (DIME). Rapport de Projet, IRD, MEDD, Paris. 122 pp.
2. Ter Steege, H., Sabatier, D., Molino, J.-F., Bánki, O., Prévost, M.-F. & **Pélissier, R.** 2003. Report of the establishment of a permanent one hectare-plot in Réserve Naturelle Volontaire Trésor (French Guiana). Rapport de Projet, National Herbarium Nederland, Utrecht University and IRD, Cayenne/Montpellier. 21 pp.
1. Sabatier, D., Freycon, V. Sabatier, D., Freycon, V., Birnbaum, P., Caraglio, Y., Couteron, P., Dray, S., Goreaud, F., Julien, M., Mapaga, D., Molino, J.-F., Nicolini, E., Ollier, S., Olivier, J., Pain-Orcet, M., **Pélissier, R.** & Trichon, V. 2001. Analyse multi-échelles du couvert forestier guyanais (AME). Rapport de Projet, Silvolab-Guyane, Kourou. 48 pp.

• *Mémoires*

3. **Pélissier, R.** 1995. *Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala - Ghâts occidentaux de l'Inde)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon. 239 pp.
2. **Pélissier, R.** 1991. *Quantification de la dynamique et évolution de la structure d'une forêt dense humide de Guyane*. Mémoire technique, DEA de biologie végétale tropicale, Université Pierre & Marie Curie, Paris. 54 pp.
1. **Pélissier, R.** & Adamou, I. 1990. *Forêts tropicales et bois tropicaux*. Mémoire bibliographique, Maîtrise de Biologie des Organismes et des Populations, Université Joseph Fourier, Grenoble. 150 pp.

4. Encadrements d'étudiants

Co-directions de thèses : J'ai obtenu en 2007 une Accréditation à la Direction de Recherches (ADR) à l'Ecole Doctorale SIBAGHE de l'Université de Montpellier 2, grâce à laquelle je co-dirige actuellement deux doctorants :

- *Madelaine, C. 2006- Modélisation tridimensionnelle de la dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes* (titre provisoire). ED SIBAGHE, Univ. Montpellier 2. Co-Direction : P. Couteron (DR IRD, UMR AMAP) et R. Pélissier. Laboratoires d'accueils : IFP et UMR AMAP. Financement : Bourse d'Aide à la Recherche du MAEE. Soutenance prévue en décembre 2009.

L'objectif de cette thèse est d'étudier les propriétés émergentes de la dynamique des FTH, notamment en termes de performance et de co-existence des principales espèces structurantes, à l'aide d'un modèle de simulation tridimensionnel. Concrètement, il s'agit d'intégrer dans la simulation de la dynamique forestière la notion de trajectoire de développement définie comme la réponse individuelle de stratégies de croissance spécifiques aux variations des conditions de milieu. D'un point de vue théorique, cette thèse aborde les notions de stratégies écologiques (Grime 1974, Westoby 1998), d'histoire de vie et de groupes d'espèces, notamment par rapport au tempérament des espèces d'arbres tropicaux (Oldeman et van Dijk 1991). Le site d'étude est le dispositif permanent d'Uppangala dans les Ghâts Occidentaux de l'Inde. Le modèle de simulation, Stretch sous Capsis (<http://coligny.free.fr/>), est dérivé d'un modèle antérieurement développé par le World Agroforestry Center pour simuler la dynamique d'agroforêts indonésiennes (<http://www.worldagroforestry.org/>).

Cette thèse prolonge un premier travail effectué par C. Madelaine en Guyane lors de son année de césure de l'Ecole Supérieure d'Agronomie de Montpellier (2004-2005).

- **Madelaine, C.**, Pélissier, R., Vincent, G., Molino, J.-F., Sabatier, D., Prévost, M.-F. & de Namur, C. 2007. Mortality and recruitment in a lowland tropical rainforest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 277-287.
- **Madelaine, C.**, Pélissier, R., Pascal, J.-P., Ramesh, B. R., Aravajy, S., Ramalingam, S. & Couteron, P. 2007. Long-term monitoring of the dynamics of a primary evergreen forest in the Western Ghats of India: Results and prospects. Poster presented at the Inaugural Conference of the Asian Chapter of the Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC), "*Adverting Biodiversity Meltdown in the Asian Tropics*", GRT Temple Bay, Mahabalipuram, India, 6-8 March 2007.
- Vincent, G., Harja Asmara, D., Pélissier, R. & **Madelaine, C.** 2007. A spatially-explicit, individual-based forest simulator: application to agro-forests of Sumatra and to India evergreen forests. Lecture at the Inaugural Conference of the Asian Chapter of the Association for Tropical Biology and Conservation, (ATBC), "*Adverting Biodiversity Meltdown in the Asian Tropics*", GRT Temple Bay, Mahabalipuram, India, 6-8 March 2007.

- *Beeravolu, C. R. 2006- Modèles et analyses statistiques spatialisées pour l'étude des communautés biologiques tropicales hyper-diverses* (titre provisoire). Ecole Doctorale SIBAGHE, Univ. Montpellier 2. Co-Direction : P. Couteron (DR IRD, UMR AMAP) et R. Pélissier. Laboratoires d'accueil : IFP et UMR AMAP en alternance. Financement : Bourse de Soutien à la Thèse de Doctorat de l'IRD. Soutenance prévue en décembre 2009.

L'objectif de la thèse est d'exprimer dans un cadre d'analyse commun les attendus de la théorie neutraliste de la biodiversité (Hubbell 2001) et les variations de diversité en fonction de l'environnement (diversité bêta) issues des études empiriques. Ce travail nécessite d'améliorer les méthodes d'estimation des paramètres des modèles neutres existants et de développer des versions spatialement explicites de ceux-ci afin de les confronter aux données de terrain. Ces travaux de modélisation sont appliqués aux données variées (occurrences d'espèces, cartographies d'arbres, parcelles de différentes tailles, etc.) que détient l'IFP concernant la végétation forestière des Ghâts Occidentaux de l'Inde. D'un point de vue thématique, ce travail participe au débat concernant les déterminants de l'organisation spatiale de la diversité végétale qui a récemment cristallisé autour de l'importance relative des facteurs environnementaux stables par rapport à la dérive écologique. Ce débat revêt un intérêt scientifique fondamental, tout en ayant de profondes implications pratiques en ce qui concerne la définition de stratégies pertinentes d'inventaire des ressources naturelles, de conservation de la biodiversité, et de gestion des FTH.

- **Beeravolu, C. R.**, Couteron, P., Pélissier, R. & Munoz, F. 2009. Studying ecological communities from a neutral standpoint: a review of models' structure and parameter estimation. *Ecological Modelling*, 220:2603-2610.

Participations à l'encadrement de thèses : J'ai en diverses occasions collaboré avec des étudiants au cours de leur travail de thèse sans en assurer pour autant la direction. Dans certains cas, cette collaboration a été significative pour l'avancement de la thèse et a abouti à la co-signature d'une ou plusieurs publications en relation directe avec la thèse :

- *Réjou-Méchain, M. 2006-. Variations de la diversité beta au sein d'une région forestière du Sud-Ouest de la Centrafrique* (titre provisoire). ED SIBAGHE, Univ. Montpellier 2. Co-Direction J. Thompson (CEFE), R. Nasi (CIFOR) et S. Gourlet-Fleury (CIRAD). Laboratoire d'accueil : Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), Montpellier. Soutenance prévue en décembre 2009.

- **Réjou-Méchain, M.**, Pélissier, R., Gourlet-Fleury, S., Couteron, P., Nasi, R. & Thompson, J. D. 2008. Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 663-674.

- **Ollier, S.** 2004. *Des outils pour l'intégration des contraintes spatiales, temporelles et évolutives en analyse des données écologiques*. Thèse de Doctorat, ED E2M2, Univ. Lyon 1, 216 pp. Co-Direction : J. Thioulouse (DR CNRS, UMR BBE) et P. Couteron (DR IRD, UMR AMAP). Laboratoire d'accueil : UMR Biométrie et Biologie Evolutive (BEE), Lyon. Situation actuelle : MdC, Univ. Paris-Sud.

- **Ollier, S.**, Chessel, D., Couteron, P., Pélissier, R. & Thioulouse, J. 2003. Comparing and classifying one-dimensional spatial patterns: an application to laser altimeter profiles. *Remote Sensing of Environment*, 85: 453-462.

- **Dray, S.** 2003. *Eléments d'interface entre analyses multivariées, systèmes d'information géographiques et observations écologiques*. Thèse de Doctorat, ED E2M2, Univ. Lyon 1, 316 pp. Direction : D. Chessel (PR Univ. Lyon, UMR BBE). Laboratoire d'accueil : UMR Biométrie et Biologie Evolutive (BEE), Lyon. Situation actuelle : CR CNRS, UMR BBE, Lyon.

- Pélissier, R., Couteron, P., **Dray, S.** & Sabatier, D. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology*, 84: 242-251.
- Pélissier, R., **Dray, S.** & Sabatier, D. 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology*, 162: 143-156.

- **Oddou-Muratorio, S.** 2002. *Impact des processus démographiques et spatiaux sur la diversité génétique des arbres forestiers*. Thèse de Doctorat, ENGREF, Nancy, 197 pp. Co-Direction : P.-H. Gouyon (PR MNHN) et B. Démésure-Musch (CR INRA). Laboratoire d'accueil : Conservatoire Génétique des Arbres Forestiers, Orléans. Situation actuelle : CR INRA, UR Forêt Méditerranéenne, Avignon.

- **Oddou-Muratorio, S.**, Demesure-Musch, B., Pélissier, R. & Gouyon, P.-H. 2004. Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. *Molecular Ecology*, 13: 3689-3702.

- **Goreaud, F.** 2000. *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes*. Thèse de Doctorat, ENGREF, Nancy, 524 pp. Direction : C. Millier (ENGREF). Laboratoire d'accueil : Laboratoire d'Ingénierie pour les Systèmes Complexes (LISC), Cemagref, Clermont-Ferrand. Situation jusqu'en 2007 : CR Cemagref, LISC, Clermont-Ferrand.

- **Goreaud, F.** & Pélissier, R. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K_{12} -function: population independence vs. random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 14: 681-692.
 - Pélissier, R. & **Goreaud, F.** 2001. A practical approach to studying the spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation stands. *Journal of Vegetation Science*, 12: 99-108.
 - **Goreaud, F.** & Pélissier, R. 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K -function. *Journal of Vegetation Science*, 10: 433-438.
- **Gimaret-Carpentier, C.** 1999. *Analyse de la biodiversité à partir d'une liste d'occurrences d'espèces*. Thèse de Doctorat, ED E2M2, Univ. Lyon 1, 242 pp. Co-Direction : J.-P. Pascal (DR CNRS, UMR BBE) et D. Chessel (PR Univ. Lyon, UMR BBE). Laboratoire d'accueil : UMR Biométrie et Biologie Evolutive (BBE), Lyon. Situation actuelle : Professeur de Biologie.
 - **Gimaret-Carpentier, C.**, Pélissier, R., Pascal, J.-P. & Houllier, F. 1998. Sampling strategies for the assessment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science*, 9: 161-172.
 - Elouard, C., Pélissier, R., Houllier, F., Pascal, J.-P., Durand, M., Aravajy, S., **Gimaret-Carpentier, C.**, Moravie, M.-A. & Ramesh, B.R. 1997. Monitoring the structure and dynamics of a dense moist evergreen forest in the Western Ghats (Kodagu District, Karnataka, India). *Tropical Ecology*, 38:193-214.
 - **Gimaret, C.**, Pélissier, R. & Pascal J.-P. 1996. Estimation et variations de la richesse et de la diversité spécifiques en forêt sempervirente humide. Poster présenté au Symposium "Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes". ENS, Paris, 12-14 juin 1996.

Participation à des comités de thèse :

- **Ocampo Perez, J. A.** 2007. *Étude de la diversité du genre Passiflora L. (Passifloraceae) et de sa distribution en Colombie*. Thèse de Doctorat, Ecole Supérieure d'Agronomie, Montpellier, 268 pp. Direction : Feldmann P. (Chercheur-Ingénieur CIRAD-BIOS, Montpellier).
- **Munoz, F.** 2006. *Distribution régionale des espèces et dynamique des métapopulations : modèle hiérarchique d'habitat et inférence du taux relatif d'extension/colonisation*. Thèse de Doctorat, ED SIBAGHE, Univ. Montpellier 2, 247 pp. Direction : Kjellberg, F. (DR CNRS, CEFE, Montpellier).
- **Flores, O.** 2005. *Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux en forêt guyanaise : les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion*. Thèse de Doctorat, ED SIBAGHE, Univ. Montpellier 2, 298 pp. Direction : Lavorel, S. (DR CNRS, LECA, Grenoble).
- **Ollier, S.** 2004. *Des outils pour l'intégration des contraintes spatiales, temporelles et évolutives en analyse des données écologiques*. Thèse de Doctorat, ED E2M2, Univ.

Lyon 1, 216 pp. Direction : Couteron, P. (DR IRD, UMR AMAP, Montpellier) et Thioulouse, J. (DR CNRS, UMR BBE, Lyon).

Encadrement de stages d'étudiants de 2^{ème} et 3^{ème} cycles universitaires :

- *Ploton, P. 2009. Analyzing canopy heterogeneity of the tropical forests by texture analysis of very-high resolution images. Rapport de stage de fin d'étude, Double Master Degree in Nature and Forest Conservation, Ecole Supérieure d'Agriculture d'Angers et Univ. Wageningen, Pays-Bas. Soutenance prévue en décembre 2009.*
- *Flavenot, T. 2009. Biomass estimation for the tropical wet evergreen forest of the Western Ghats. Rapport de stage de 2^{ème} année, Diplôme d'Agronomie Générale, AgroParisTech, Paris, 82 pp.*
- *Hmimina, G. 2008. Mise au point et calibration d'un modèle de porosité de houppier et de régénération pour 5 espèces d'arbres des Ghâts Occidentaux. Rapport de stage de 2^{ème} année, Diplôme d'Agronomie Générale, AgroParisTech, Paris, 54 pp.*
- *Picard, C. 2005. Développement d'une librairie d'analyse des données spatiales pour le logiciel libre de statistiques R : fonctions de calcul des statistiques de voisinage. IUP Génie Mathématique et Informatique, Univ. Montpellier 2, 83 pp.*
- *Pousseu-Tankeu, C. 2005. Développement d'une librairie d'analyse des données spatiales pour le logiciel libre de statistiques R : fonctions de définition et de représentation des semis de points. IUP Génie Mathématique et Informatique, Univ. Montpellier 2, 53 pp.*
- *d'Avezac de Castéra, H., Gotagnère, A., Ollivier, M. & Pumareda, L. 2003. Caractérisation de types forestiers à l'échelle du paysage sur le site de Montagne Plomb. Rapport de stage module FTH, Formation des Ingénieurs Forestiers, ENGREF Nancy, 20 pp.*
- *Lincy, J. 2003. Méthodes en analyse multivariée : voisinage et diversité. DEA de Biostatistiques, Univ. Montpellier 2, 46 pp. Direction : R. Sabatier (MdC UFR Pharmacie, Montpellier). Entrée dans la vie active.*
- *Lincy, J. 2002. Conception et mise en oeuvre d'une base géoréférencée pour la gestion des données spatialisées du site d'étude de Crique Plomb (Guyane française). IUP Informatique et Statistique. Univ. Bretagne Sud, Vannes, 83 pp. Poursuite en DEA.*
- *Ollier, S. 2001 : Etude de faisabilité d'une typologie des couverts forestiers guyanais à partir d'un signal laser aéroporté : réflexion méthodologique et estimation de la qualité*

des données. DEA Analyse et modélisation des systèmes biologiques, Univ. Lyon 1, 33 pp. Direction : J.-P. Pascal (DR CNRS, UMR BBE, Lyon). Poursuite en thèse.

- Laborde, H. 1994. *Forêts sempervirentes des Ghâts occidentaux - Bilan dynamique*. Mastère de Sciences Forestières, ENGREF Nancy, 82 pp. Entrée dans la vie active.
- Cousin, S. & Voyez, A. M. 1993. *Dynamique d'une forêt dense humide sempervirente des Ghâts occidentaux (Inde) sur une période de 7 ans - Conséquences d'une coupe sélective et des incendies*. Formation des Ingénieur Forestiers, ENGREF, Nancy, 175 pp.

Participation à des jurys de mémoires d'étudiants de 2^{ème} et 3^{ème} cycles universitaires :

- Ampolo, A. N. 2006. *Contribution à l'étude de l'hétérogénéité de la végétation dans une forêt secondaire de 20 ans en Guyane française*. Mastère en Sciences et Technologies, Agronomie et Agro-Alimentaire, spécialisation Foresterie Rurale et Tropicale, ENGREF, Montpellier, 30 pp. Direction : de Foresta, H. (CR IRD, UMAR AMAP, Montpellier).
- Calvo Vialettes, L. 2006. *Diversité, différenciation et héritabilité des caractères phénotypiques des espèces Eperua falcata et Sextonia rubra de la forêt tropicale humide guyanaise*. Formation des Ingénieurs Forestiers, ENGREF, Nancy et Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, 65 pp. Direction : Scotti, I. (CR INRA, UMR ECOFOG, Kourou).
- Picard, C. 2005. *Développement d'une librairie d'analyse des données spatiales pour le logiciel libre de statistiques R : fonctions de calcul des statistiques de voisinage*. IUP Génie Mathématique et Informatique, Univ. Montpellier 2, 83 pp.
- Pousseu-Tankeu, C. 2005. *Développement d'une libraririe d'analyse des données spatiales pour le logiciel libre de statistiques R : fonctions de définition et de représentation des semis de points*. IUP Génie Mathématique et Informatique, Univ. Montpellier 2, 53 pp.
- Lincy, J. 2002. *Conception et mise en œuvre d'une base géoréférencée pour la gestion des données spatialisées du site d'étude de Crique Plomb (Guyane française)*. IUP Génie Informatique et Statistique, Univ. Bretagne Sud, Vannes.

II – TRAVAUX DE RECHERCHE

1. Objet, questions et thèmes de recherche

Mes travaux de recherche se situent dans le champ de l'écologie des *forêts tropicales humides* (FTH) et visent, pour l'essentiel, à analyser les modes d'organisation des peuplements arborés, afin de comprendre les mécanismes biologiques qui en sont à l'origine. Mes travaux, par leur objet d'étude, les FTH, s'inscrivent dans le cadre d'une recherche pour le développement¹⁰, mission de mon organisme d'appartenance, l'IRD.

L'expression forêt tropicale humide est une traduction d'un terme allemand, '*tropischer regenwald*'¹¹, proposé par Schimper (1898 in Richards 1996) pour définir le type de végétation forestière spontanée se développant sous climat tropical humide, dont il distingue dès cette époque quelques variantes bioclimatiques et édaphiques (forêt de mousson, forêt de marécage, forêt-galerie, etc.). Dans le document présent, FTH est synonyme de *forêt dense humide sempervirente*¹² dans la classification de Yangambi (Trochain 1957), ce qui exclu *a priori* les forêts dominées par des espèces décidues, et jugées trop différentes du point de vue de leur structure, de leur diversité et probablement de leur fonctionnement.

Les FTH sont considérées comme constituant l'écosystème le plus riche et le plus complexe de la planète, abritant plus de 50% des espèces vivantes actuelles sur environ 7% des terres émergées (Wilson 1988). Ces caractéristiques et sa disparition accélérée sous l'effet des activités humaines la mettent au premier plan des préoccupations environnementales internationales concernant la conservation de la biodiversité, la gestion durable des ressources naturelles, la régulation des cycles biogéochimiques globaux et le stockage du carbone (ONU 1992, 2007). Dans le même temps, la relative méconnaissance de son fonctionnement au regard de celui des écosystèmes forestiers, plus simples, des régions tempérées et boréales, en fait un enjeu prioritaire de la recherche fondamentale en écologie.

Je m'intéresse aux *peuplements d'arbres* des FTH, c'est-à-dire à une communauté d'espèces d'un même *type biologique*, en interaction à l'intérieur d'un même niveau

¹⁰ « Le thème des forêts est lié à toute la gamme des questions d'environnement et de développement ainsi qu'aux perspectives qui leur sont associées, au nombre desquelles figure le droit au développement socio-économique sur une base durable » (ONU 1992).

¹¹ '*tropical rainforest*' en anglais.

¹² '*moist (wet) evergreen forest*' en anglais.

trophique¹³. Au sens des forestiers, les peuplements de FTH sont *hétérogènes* — on dit parfois complexes, i.e. mélangés (pluri-spécifiques) et inéquiennes (irréguliers en âge) —, et se caractérisent par une très grande *diversité spécifique* et une très grande *diversité structurale*¹⁴. La première fait référence à l'hétérogénéité du mélange d'espèces et renvoie à l'interaction entre processus évolutifs et écologiques qui président à l'apparition et la coexistence des espèces ; la seconde se rapporte à la variabilité de l'organisation tridimensionnelle des attributs physiques des arbres, tels que taille, forme, biomasse, résultant des effets conjoints des processus biophysiques et de la dynamique forestière (Spies 1998).

Fondamentalement, les hypothèses évolutives de la diversité des FTH font appel à des mécanismes de différenciation génétique et mettent en jeu des modes de spéciation qui ne diffèrent pas de ceux à l'œuvre dans les communautés tempérées. On peut brièvement évoquer un scénario proposé par Schemske (2002) pour expliquer la diversification des cortèges tropicaux régionaux depuis le début du Tertiaire (-65 Ma), époque à laquelle les flores caractéristiques des principaux continents sont déjà bien individualisées (Puig 2001).

L'isolement géographique : Bien que la stabilité de l'environnement tropical ait parfois été invoquée pour expliquer l'accumulation des espèces sur le long terme (*'time-stability hypothesis'* ; Saunders 1968), il est maintenant établi que la plupart des régions tropicales ont subi des changements environnementaux importants, notamment des alternances de périodes sèches et humides en résonance aux glaciations quaternaires dans l'hémisphère Nord (théorie des refuges Pleistocène ; Haffer 1969). D'une manière générale, les fluctuations climatiques auraient conduit à la fragmentation des blocs forestiers tropicaux et à l'isolement géographique de zones refuges dans lesquelles les espèces auraient évolué séparément avant de se répandre et de se mélanger à l'occasion d'épisodes plus favorables.

La divergence allopatrique : Dobzhansky (1950) a été l'un des premiers auteurs à suggérer que l'importance des interactions biotiques en FTH pouvait favoriser, par le jeu de la sélection naturelle, l'adaptation des espèces à des niches écologiques de plus en plus spécialisées. En témoignent les spectres particulièrement larges des modes de pollinisation et de dispersion des graines par rapport aux forêts tempérées, ou les co-adaptations très poussées entre hôtes et parasites, insectes pollinisateurs et plantes pollinisées, etc. Les épisodes

¹³ Le fait de circonscrire la communauté à un type biologique particulier, – les phanéropytes *sensu* Raunkiaer (1905) –, rend imprécis l'usage de la terminologie de l'écologie des communautés, qui reconnaît des sous-ensembles géographiques (les communautés), taxonomiques (les assemblages) et trophiques (les guildes) (Fauth *et al.* 1996).

¹⁴ Certains auteurs préfèrent le terme de complexité structurale (e.g. McElhinny *et al.* 2005).

d'isolement géographique, en créant des assemblages aléatoires d'espèces en interactions, auraient favorisé la divergence évolutive des isolats.

La coexistence en sympatrie : Le maintien d'un haut niveau de diversité nécessite que la différenciation génétique résultant de la divergence allopatrique perdure lorsque les populations sont à nouveau en contact. MacArthur et Levins (1967) ont suggéré que l'absence de contrainte liée à la saisonnalité du climat pourrait avoir favorisé la divergence aléatoire des populations isolées, rendant ainsi les espèces suffisamment différentes pour leur permettre de coexister en sympatrie. Mais pour la plupart des auteurs, la persistance actuelle d'un grand nombre d'espèces en FTH n'est possible que si des mécanismes écologiques qui favorisent la coexistence des espèces sont à l'oeuvre dans les communautés.

1.1 Mécanismes de coexistence des espèces

Dans la pléthore des mécanismes invoqués pour expliquer la coexistence des espèces — Palmer (1994) en dénombre plus de 120 ! —, la question des échelles spatiales et/ou temporelles est à la fois déterminante et difficile à cerner (e.g. Hill & Hill 2001, Whittaker 2001). Un moyen de contourner la difficulté consiste à faire l'hypothèse, certes très théorique, que le système est observé à un *état stationnaire*¹⁵, c'est-à-dire à une échelle spatio-temporelle qui exclut les tendances lourdes, liées par exemple à l'évolution, aux changements climatiques ou aux gradients environnementaux globaux. On peut alors résumer les mécanismes de coexistence des espèces pour lesquels il existe des preuves empiriques en FTH, à quelques grands paradigmes qui contrecarrent le principe d'exclusion compétitive de Gause¹⁶ (Wright 2002).

L'hétérogénéité spatiale des ressources abiotiques : L'ouvrage de Richards (1952 in 1996) a contribué à répandre l'idée que les FTH ne se développaient pas dans des conditions de milieu homogènes et que les distributions spatiales de nombreuses espèces pouvaient répondre à certaines spécificités d'habitat, en termes notamment de ressource en eau, lumière et éléments nutritifs. Conformément à la théorie de la niche écologique (Hutchinson 1957), si chaque espèce peut-être considérée comme compétitivement supérieure dans l'exploitation d'une ressource particulière, la diversité est alors fonction du nombre d'habitats disponibles.

¹⁵ On parle aussi d'état d'équilibre ('*equilibrium*'), mais le terme est ambigu car parfois utilisé comme synonyme de *stabilité*, alors que certains modèles de coexistence, comme celui de la dérive écologique de Hubbell (1997, 2001), sont instables, mais peuvent atteindre un point d'équilibre (Chesson 2000).

¹⁶ "*The steady state of a mixed population consisting of two species occupying an identical "ecological niche" will be the pure population of one of them, of the better adapted for a particular set of conditions*" (Gause 1937)

Deux phénomènes peuvent alors expliquer la grande diversité des FTH (Fig. 1) : l'éventail du spectre des ressources disponibles ('*environmental complexity hypothesis*' ; Pianka 1966) et l'hyperspécialisation des espèces tropicales, favorisée par une longue co-évolution ('*niche packing hypothesis*' ; Mac Arthur 1969).

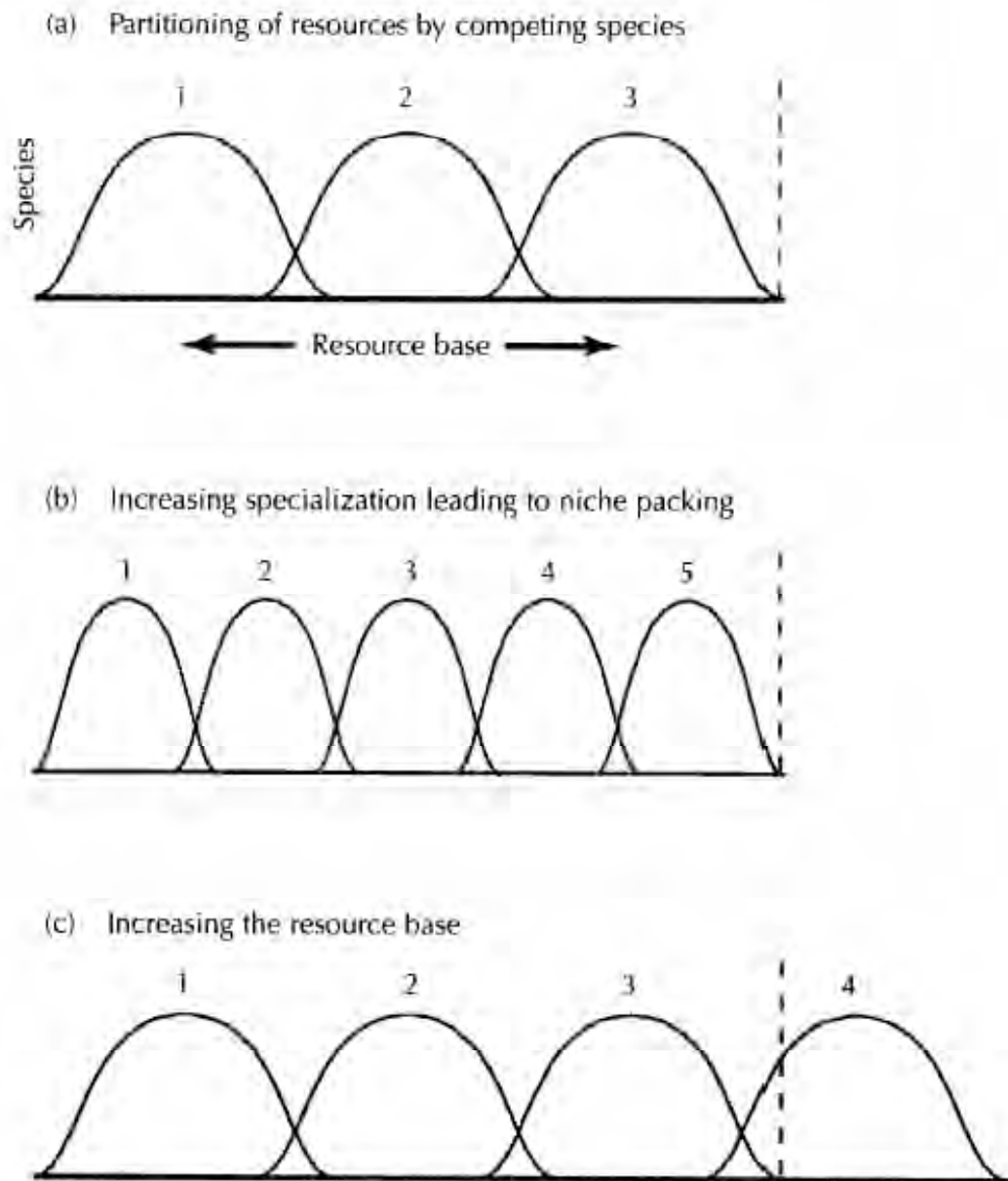


Figure 1. Augmentation du nombre d'espèces lié (b) à l'hyperspécialisation des niches ou (c) à l'élargissement du spectre des ressources disponibles (d'après Hill & Hill 2001).

Les variations temporelles de l'environnement : Les perturbations naturelles, en modifiant la structure des communautés, changent le spectre des ressources disponibles (Pickett & White 1985). Lorsqu'elles sont maintenues à un niveau d'intensité ou de fréquence *intermédiaire*, les perturbations stimulent la coexistence (Connell 1978) : lorsqu'elles deviennent fréquentes, la communauté est dominée par des espèces pionnières capables de coloniser rapidement de nouveaux milieux ('*r-strategists*') ; lorsqu'elles sont peu fréquentes, les espèces pionnières ne survivent pas à la compétition avec les espèces "*climaciques*" ('*k-strategists*'). Un niveau de perturbation intermédiaire favorise la diversité en maintenant la communauté dans un état dit de "*non-équilibre*", où aucune des deux *guildes*¹⁷ n'a le temps d'éliminer l'autre (Fig. 2). Il n'est pas clair cependant qu'en mode de fonctionnement exempt de phénomènes catastrophiques, tels que coupes à blanc, cyclones, glissements de terrain, etc., les FTH soient maintenues au maximum de diversité prévu par la théorie de la perturbation intermédiaire (e.g. Molino & Sabatier 2001). Il n'en reste pas moins que les *chablis*¹⁸, notamment, maintiennent juxtaposées dans l'espace des unités de végétation différentes, qui ensemble assurent la persistance de toutes les espèces (Denslow 1987).

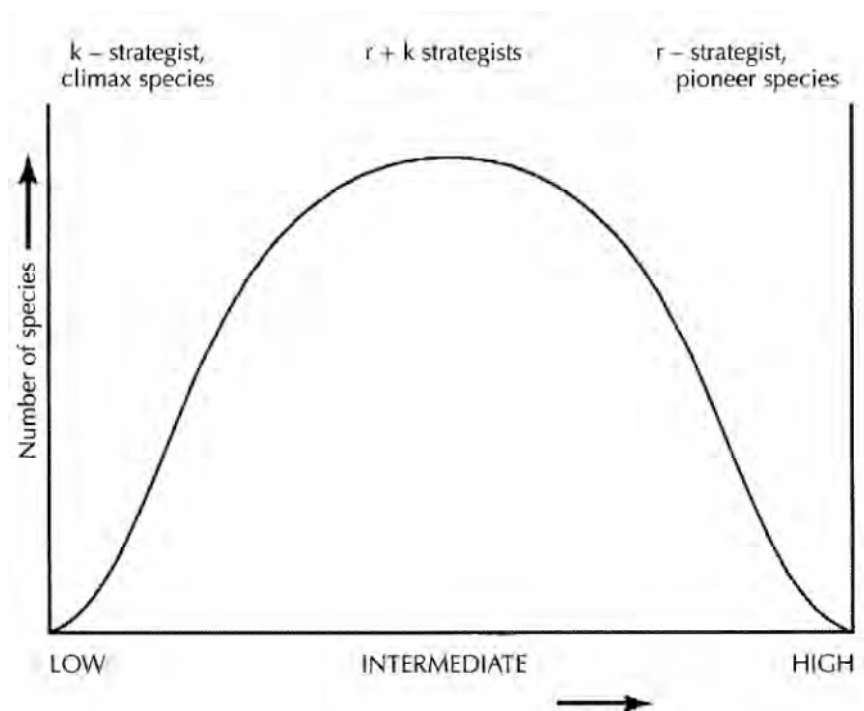


Figure 2. L'hypothèse de la perturbation intermédiaire (d'après Connell 1978).

¹⁷ On appelle *gilde* un sous-ensemble d'espèces d'une communauté qui ont des exigences voisines en termes de ressources naturelles (Simberloff & Dayan 1991). Par exemple, la gilde des espèces héliophiles.

¹⁸ 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*').

Les interactions biotiques : Elles sont tenues pour responsables de deux types d'effet qui favorisent la coexistence des espèces. Le premier est une réduction des *performances*¹⁹ des espèces avec l'augmentation de leur densité ('*negative density dependence*' ; Wright 2002) qui a pour conséquence de favoriser le maintien des espèces rares. C'est le cas notamment pour l'hypothèse dite de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) qui postule une réduction du recrutement à proximité des adultes de la même espèce, due à la présence de parasites et prédateurs spécifiques. Le second est une limitation des opportunités de mise en compétition des espèces, effet par exemple produit par la limitation du recrutement ('*recruitment limitation hypothesis*' ; Hurtt & Pacala 1995, Hubbell *et al.* 1999). Ce dernier mécanisme est susceptible de favoriser la coexistence si chaque espèce peut-être considérée comme compétitivement supérieure quelque part dans l'environnement, mais échoue à coloniser l'ensemble des sites favorables, laissant, par défaut, les espèces compétitivement inférieures s'y installer.

1.2 Structure et dynamique des peuplements forestiers

Indépendamment de sa composition en espèces, une forêt est un (éco)-système tridimensionnel, dont la structure biophysique joue un rôle important dans son fonctionnement : interception de la lumière, régulation du microclimat en sous-bois, différenciation des habitats, etc. En ce sens les FTH ne diffèrent pas tellement des autres types de forêts et l'on considère généralement que la structure est à la fois un résultat et une condition initiale des processus dynamiques de régénération, croissance et mortalité.

Trajectoire de développement forestier : Le développement d'un peuplement forestier est généralement décrit comme une *succession végétale* (Warming 1909 in Goodland 1975), terme faisant explicitement référence au remplacement au cours du temps d'une espèce ou d'un groupe d'espèces par un(e) autre²⁰. Mais on doit surtout aux forestiers tempérés le paradigme de *trajectoire de développement structural* qui résume l'évolution de la structure des peuplements après une perturbation ayant entraîné l'élimination de tous les arbres préexistants ('*stand-replacing disturbance*'; Oliver 1981). Celle-ci est généralement divisée en stades successifs dont le nombre et la longueur varient selon les auteurs, les caractéristiques des peuplements ou les processus envisagés (e.g. Oldeman 1990, Franklin *et al.* 2002). Les paramètres pris en compte relèvent de quatre grandes classes d'attributs : la distribution de la

¹⁹ On entend par *performances* le recrutement, la croissance et la survie des individus.

²⁰ Pour les forêts tropicales, le travail d'Eggeling (1947) en Ouganda reste une référence en la matière.

taille (ou de l'âge) des arbres ; la distribution verticale du feuillage ; la distribution horizontale de l'organisation de la canopée, notamment des trouées ('gaps') ; la distribution du bois mort, notamment des arbres morts sur pied ('snags') et des troncs au sol ('logs'). Un exemple célèbre est le modèle d'accumulation de la biomasse (Bormann & Likens 1979), qualifié de trajectoire en "U" (Fig. 3), s'appliquant plus généralement aux attributs de la structure qui ont un niveau élevé en début de succession et connaissent une première phase de baisse rapide ('reorganization') — p.e. la biomasse totale qui comptabilise les débris ligneux hérités du peuplement préexistant (Spies & Franklin 1988). Viennent ensuite : une phase d'accumulation ('aggradation') jusqu'à la capacité limite du milieu ; puis une courte phase de transition avant l'état d'équilibre ('steady-state'). Les attributs de la structure qui ne connaissent pas de phase initiale de réorganisation (p.e. hauteur de la canopée, diamètre de l'arbre moyen, etc.) suivent une trajectoire en "S" (Fig. 3). Les différentes phases sont associées à l'activation de certains processus de la dynamique forestière. Par exemple la mortalité densité-dépendante, par exclusion compétitive ou autoéclaircie ('self-thinning'), apparaît durant la phase d'accumulation, alors que la mortalité densité-indépendante (sénescence) affecte massivement les cohortes de régénération durant la phase de transition (Franklin *et al.* 2002). Les deux types de mortalité coexistent cependant au stade mature ('old-growth') : le peuplement passe progressivement d'une dynamique homogène à large échelle, à une dynamique hétérogène de régénération dans les trouées de la canopée ('gap dynamics').

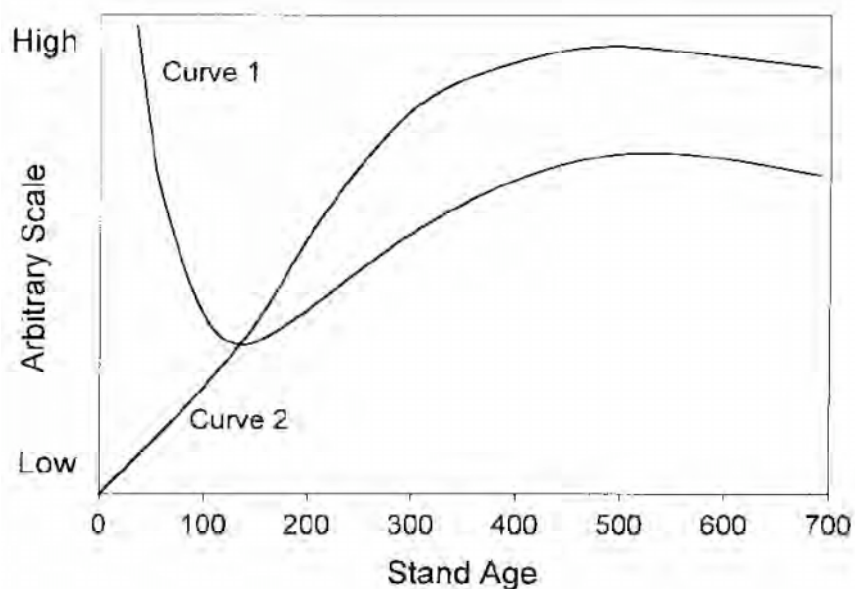


Figure 3. Trajectoires de développements en "U" (Curve 1) ou en "S" (Curve 2) suivies par différents attributs de la structure forestière au cours d'une succession naturelle (d'après Spies & Franklin 1988).

Régulation de la dynamique à l'équilibre : La relative invariance de la relation empirique qui lie la densité et la taille moyenne des arbres dans les peuplements forestiers naturels "à l'équilibre" ou règle de Reineke (1933 in Pretzsch & Biber 2005), a trouvé un certain écho dans la loi d'autoéclaircie (Yoda *et al.* 1963) qui traduit la dépendance entre fertilité, croissance et mortalité dans les populations végétales. Celle-ci s'exprime à travers une relation allométrique entre biomasse et densité qui illustre l'effet de régulation endogène des populations (mortalité densité-dépendante) lorsque la capacité limite du milieu est atteinte. Appliquée aux peuplements forestiers homogènes (i.e. monospécifiques et équiennes) la loi d'autoéclaircie permet de classer les peuplements en niveaux de production ('*yield classes*') selon l'espèce et/ou la fertilité des stations (e.g. Harper 1977). La même idée d'un équilibre dynamique autorégulé par la disponibilité des ressources émerge de la théorie métabolique de Enquist *et al.* (1998). Basée sur un modèle mécaniste d'allocation de ressources à travers un réseau vasculaire ramifié (West *et al.* 1997), celle-ci prédit un système fractal de relations allométriques, c'est-à-dire un facteur d'échelle invariant entre les valeurs de différents attributs de la structure forestière, comme par exemple la biomasse et la densité (Enquist & Niklas 2001)²¹. Le modèle de l'*équilibre démographique*, s'appuie quant à lui sur la loi empirique de De Liocourt (1898 in Pardé & Bouchon 1988), qui décrit une progression géométrique du nombre d'individus par classe de diamètres dans les peuplements forestiers inéquiennes²². Selon cette loi, la distribution des diamètres suit une exponentielle décroissante (Meyer 1953) qui sous-entend des taux de croissance (passage d'une classe à la suivante) et de mortalité, constants dans les différentes classes de taille. Ce modèle, validé pour certaines populations naturelles, notamment en FTH (e. g. Poorter *et al.* 1996, Condit *et al.* 1998), ne s'applique *a priori* à l'échelle du peuplement qu'à la condition que l'exclusion compétitive qui affecte préférentiellement les jeunes tiges soit négligeable face aux perturbations exogènes, telles que les chablis, qui frappent les arbres de toute taille avec la même probabilité (Coomes *et al.* 2003). Des travaux récents (Kohyama *et al.* 2003, Pretzsch 2006, Muller-Landau *et al.* 2006a, b) montrent cependant qu'un modèle démographique liant croissance et mortalité à la taille des arbres, permet de bonnes prédictions des distributions diamétriques observées en FTH. Ce modèle établit ainsi, à l'instar de la théorie métabolique (Brown *et al.* 2004), une relation entre l'équilibre démographique et la disponibilité des ressources, celle-ci étant

²¹ Notons cependant que si l'autoéclaircie prévoit une relation du type $M = kD^{-3/2}$ entre la biomasse (M) et la densité (D), la théorie métabolique prévoit la même relation mais avec un exposant de $-4/3$.

²² A l'origine, des "Sapinières jardinées", c'est-à-dire des peuplements fortement monodominants, voire monospécifiques, faisant l'objet d'interventions sylvicoles régulières destinées à assurer une production en bois régulière (Pardé & Bouchon 1988).

cependant susceptible de varier en fonction de la taille des arbres. Ces phénomènes peuvent être vus comme des propriétés émergentes de la dynamique forestière relevant de lois d'auto-organisation susceptibles de se manifester à différentes échelles (e.g. Solé & Manrubia 1995).

1.3 Phytoécologie des Forêts Tropicales Humides

S'agissant d'arbres, organismes biologiques dont la longévité dépasse largement celle d'une vie d'homme, l'étude des mécanismes de la dynamique des peuplements (*'processes'*) limite l'expérimentation et passe avant tout par l'analyse des modes d'organisation des peuplements (*'patterns'*). C'est le thème central de la *phytoécologie* (Daget & Godron 1982), volet "*végétal*" de ce que l'on appelle de nos jours l'*écologie des communautés* (*'community ecology'*). Sans entrer dans une relation historique détaillée qu'on trouvera ailleurs (e.g. Noy-Meir & Van der Maarel 1987, Chazdon & Denslow 2002), on peut poser quelques jalons qui ont mené de la description botanique des grands explorateurs naturalistes du XIX^{ème} siècle²³ à l'écologie moderne des communautés d'arbres tropicaux.

De l'association végétale à la mosaïque forestière : La recherche d'*associations végétales*²⁴ en FTH, rencontre ses premières limites avec les travaux de Davis & Richards (1933, 1934 in Richards 1996) en Guyane Britannique. Ceux-ci définissent sur la base de relevés d'abondance, outre quelques faciès mono-dominants inféodés à des sols particuliers, le type le plus répandu, *'the mixed rain forest'*, comme un assemblage d'espèces dont l'abondance relative varie (fortuitement ?) dans l'espace et dans le temps. Mais c'est Aubréville (1938) qui le premier mettra en doute l'existence d'associations stables en équilibre avec les conditions de milieu pour les FTH. Sur la base de relevés réalisés en forêt de Côte d'Ivoire, cet auteur fait deux observations fondamentales : celle d'une forte variabilité de la combinaison d'espèces qui dominent localement le peuplement et celle d'une absence quasi systématique de correspondance entre les espèces qui dominent et celles qui régénèrent en sous-bois. Il en déduit que la variabilité spatiale de la composition floristique des FTH résulte d'une variabilité temporelle, le remplacement des espèces dominantes étant assuré par d'autres espèces, elles-mêmes potentiellement dominantes ailleurs dans la même forêt. Ainsi la forêt se présente comme une juxtaposition de petites unités de végétation de compositions différentes, ce que Richards (1952 in 1996) appellera plus tard, la *mosaïque forestière*.

²³ voir par exemple les extraits de Von Humboldt & Bonpland (1814-21), Wallace (1895) ou Schimper (1903) reproduits et commentés par Chazdon & the Earl of Cranbrook (2002).

²⁴ "*groupement végétal de composition floristique déterminée présentant une physionomie uniforme et croissant dans des conditions stationnelles uniformes*" (Flahaut & Schröter 1910 in Weber *et al.* 2000).

Gradients floristiques et facteurs du milieu : On doit probablement à Ashton (1964) l'une des premières applications en FTH des méthodes modernes d'ordination numérique des relevés floristiques, développées avec l'essor des ordinateurs dans les années 50 (e.g. Curtis & McIntosh 1951, Goodall 1953, 1954, Bray & Curtis 1957). Ashton décrit grâce à celles-ci, des gradients floristiques en forêt de Brunei qu'il met en relation avec des gradients environnementaux, en fonction notamment de l'humidité des sols le long de catenas topographiques. Il montre que ces gradients sont produits par des variations d'abondance des principales espèces, de *Dipterocarpaceae* notamment, dont les distributions sont à la fois étroites et très souvent chevauchantes le long du gradient d'humidité des sols, à la manière des coenoclines de Whittaker (1956). Ces travaux ont largement promu l'idée de relations sols-espèces en FTH (e.g. Poore 1968, Austin et al. 1972, Newbery & Proctor 1984, Tuomisto & Ruokalainen 1994). Mais pour Ashton, ils rendent fatalement arbitraire, bien que parfois nécessaire, toute tentative de délimitation de communautés en FTH et accèdent *'the individualistic concept of plant association'* de Gleason (1926) : la forêt serait localement constituée d'un assemblage d'espèces toutes susceptibles d'exprimer à un moment ou à un autre un avantage compétitif dans l'habitat considéré²⁵.

Le cycle sylvigénétique et les 'gap models' : De manière à peu près concomitante, Oldeman (1974) et Hallé *et al.* (1978) d'une part, sur la base d'une analyse morphogénétique de l'architecture des arbres, Whitmore (1975) d'autre part, s'inspirant des travaux de Watt (1947) sur les successions naturelles des Iles Britanniques, remettent en perspective la mosaïque forestière d'Aubréville dans une dynamique cyclique de régénération dans les trouées de la canopée (*'gap phase dynamics'*). Ce schéma instaure résolument le chablis comme moteur de la sylvigénèse : la trouée créée par la chute d'un à quelques arbres (*'gap phase'*) est cicatrisée par l'installation précoce d'espèces pionnières peu à peu remplacées par des espèces plus tolérantes à l'ombre (*'building phase'*) qui reconstituent le peuplement mature (*'mature phase'*). Le paradigme du *cycle sylvigénétique* a suscité de nombreux travaux sur la régénération dans les chablis au cours des années 80 (e.g. Hartshorn 1978, Brokaw 1982, Riéra 1983, Whitmore 1989), et fait émerger les *'gap models'* (e.g. Botkin *et al.* 1972, Shugart 1984) comme outils de simulation et d'investigation de la dynamique des FTH.

Autécologie et groupes fonctionnels : Nombre d'auteurs ont vu dans le modèle de régénération dans les trouées un avatar de la théorie de la niche (Hutchinson 1957),

²⁵ Pour Gleason (1926), l'avantage compétitif d'une espèce dans un habitat favorable donné est proportionnel à la probabilité de migration de cette espèce vers cet habitat.

conduisant à un partage des ressources (essentiellement lumière, eau et nutriments du sol) entre espèces capables ou non de régénérer dans les ouvertures de la canopée (e.g. Grubb 1977, Denslow 1980). Cette idée a fait revivre les essais de classification des espèces en *groupes fonctionnels* (e.g. Van Steenis 1958, Budowski 1965), notamment en fonction de leurs exigences au stade de la régénération (e.g. Alexandre 1982, Schupp *et al.* 1989, Oldeman & Van Dijk 1991). Le seul consensus qui semble cependant s'en être dégagé est une distinction entre deux groupes extrêmes, celui des espèces pionnières ('*pioneers*', '*light-demanding species*', '*gap specialists*') qui régénèrent uniquement dans les trouées de la canopée et les autres espèces, souvent dites sciaphiles ('*shade-tolerant species*', '*nonpioneers*', '*climax species*'). Mais pour beaucoup d'auteurs cette dichotomie ('*gap vs. non-gap paradigm*') caricature un continuum de tempéraments répondant au gradient de lumière disponible en sous-bois (e.g. Lieberman *et al.* 1989, 1995, Nicotra *et al.* 1999). Il a ainsi été démontré que beaucoup d'espèces de canopée étaient capables de s'établir et d'attendre en sous-bois à l'état de plantule une ouverture de la canopée pendant de très longues durées (Martinez-Ramos & Alvarez-Buylla 1998). De plus, d'autres travaux récents ont mis en évidence des variations des exigences de certaines espèces vis-à-vis de la lumière au cours de l'ontogénie (e.g. Clark & Clark 1992, Yamada *et al.* 2005), si bien que la seule distinction de groupes fonctionnels d'espèces selon leur capacité ou non à germer dans les ouvertures de la canopée est aujourd'hui insuffisante.

'Forests are not just Swiss cheese' (Lieberman *et al.* 1989) : Le constat précédent a conduit à faire évoluer les '*gap models*' au cours des années 90 vers des formes de modélisation rendant mieux compte du partage des ressources entre les individus. Pour les FTH, on prend principalement en compte la ressource lumineuse (mais parfois aussi l'espace et la ressource en eau) en modélisant soit l'effet des voisins sur la croissance individuelle par l'intermédiaire d'indices de compétition — notion d'*interactions compétitives* — (e.g. Kohyama 1992, Moravie *et al.* 1999, Vincent *et al.* 2002), soit plus directement la disponibilité de cette ressource pour la croissance, ce qui implique de quantifier la lumière interceptée par les houppiers — notion de *transfert radiatif* — (e.g. Chazdon & Field 1987, Chave 1999, Vincent & Harja Asmara 2002). Dans les deux cas, le saut qualitatif a nécessité de passer de modèles dits *indépendants des distances*²⁶ à des modèles dits *dépendants des*

²⁶ Même si les arbres sont parfois représentés individuellement dans les '*gap models*', ceux-ci sont généralement classés parmi les modèles *indépendants des distances* : la disponibilité des ressources ou les interactions compétitives sont modélisées par un *champ moyen* qui s'applique de manière uniforme (ou presque) à

distances entre arbres (Houllier 1992). Les modèles spatialement explicites diffèrent également les uns des autres par leur mode de représentation des arbres : les plus simples associent à une carte des arbres au sol, une liste de paramètres décrivant les dimensions aériennes (hauteur totale, diamètre de la couronne, etc. ; e.g. Gourlet-Fleury 1997) ; d'autres utilisent des représentations tridimensionnelles simplifiées (e.g. Moravie *et al.* 1997, Chave 1999, Vincent & Harja 2008 ; Fig. 4). Outre leur précision pour simuler la croissance individuelle, les modèles spatialement explicites sont également intéressants pour simuler la régénération naturelle, puisque la disponibilité de la ressource lumineuse (ou inversement la pression de compétition) au niveau du sol, peut être estimée en tout point (Chave 2001).

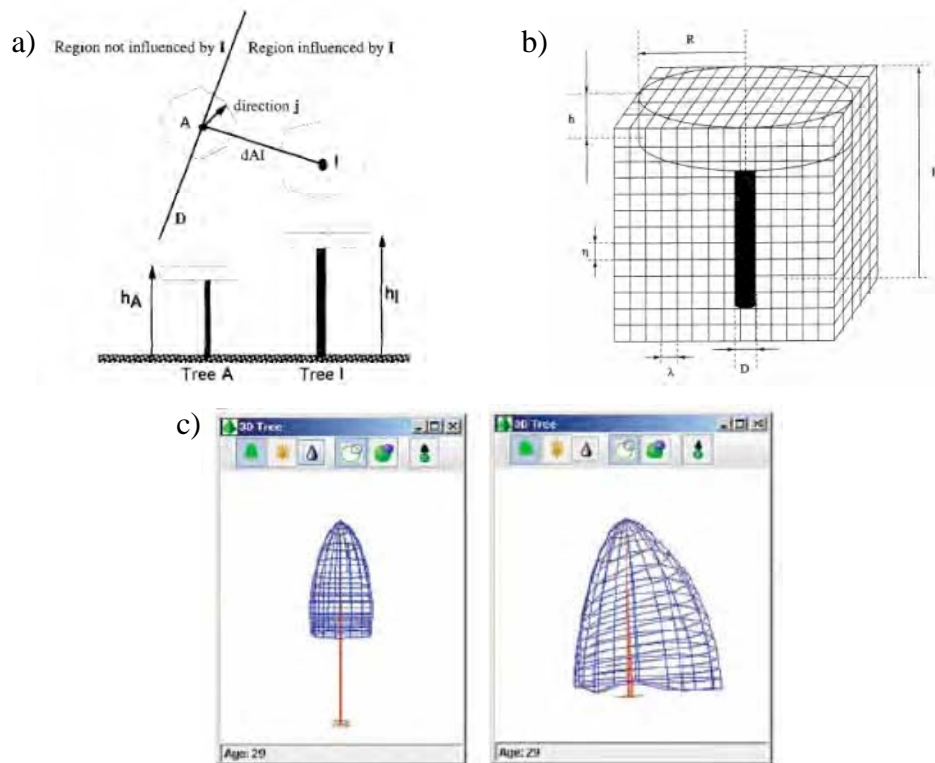


Figure 4. Représentation des arbres dans les modèles spatialement explicites de la dynamique forestière de (a) Moravie *et al.* (1999) ; (b) Chave (1999) ; (c) Vincent & Harja (2008).

Rôle de la dispersion et théorie neutraliste : Jusqu'aux années 80, la phytoécologie des FTH met l'accent sur le rôle déterministe des facteurs du milieu dans l'assemblage des communautés ('*niche-assembly models*'). On doit à Hubbell (1979) et Hubbell & Foster

l'ensemble des individus d'une unité spatiale se trouvant à un stade donné du cycle de cicatrization des trouées (Moravie 1999).

(1986) d'avoir importé en écologie des communautés les idées *neutralistes* de la génétique des populations (e.g. Moran 1958, Kimura 1968). L'hypothèse fondamentale est que les espèces sont écologiquement équivalentes (ou *neutres*, i.e. sans préférence d'habitats, même capacité de dispersion, etc.) et que les fluctuations d'abondance observées localement dans l'espace et dans le temps résultent de variations aléatoires autour d'un équilibre instable entre démographie et dispersion (*'dispersal-assembly models'*). Hubbell (2001) formalise la théorie neutraliste de la biodiversité sous la forme d'un modèle à deux paramètres et deux compartiments : la métacommunauté en interaction avec une communauté locale maintenue à saturation. La métacommunauté constitue le réservoir (*'pool'*) régional d'espèces dont la diversité (la forme de la distribution d'abondance) caractérisée par le paramètre θ , reflète un état d'équilibre entre spéciation et extinction. Lorsqu'un individu de la communauté locale disparaît, il est remplacé soit par un descendant local, soit par un immigrant provenant de la métacommunauté, donc appartenant ou non à une espèce déjà présente localement. Le paramètre m caractérise le taux d'immigration (Fig. 5). L'hypothèse d'équivalence écologique conduit à des variations stochastiques de la composition spécifique des communautés locales dans l'espace et dans le temps. Ce modèle a donné lieu à de nombreux développements théoriques (e.g. Volkov *et al.* 2003, Etienne & Olff 2004, Etienne 2005), tests empiriques (e.g. Hubbell 2001, Bell 2003) et controverses (e.g. Abrams 2001, Whitfield 2002) ces dernières années.

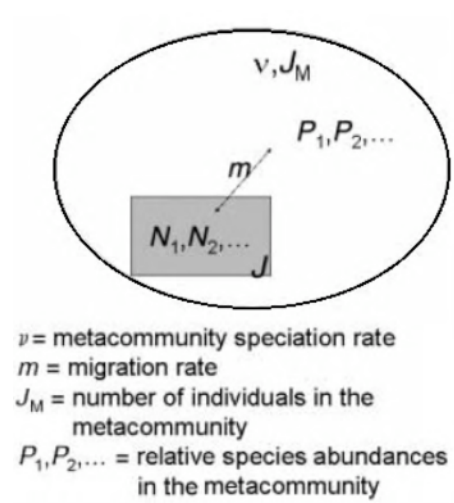


Figure 5. Schéma du principe du modèle neutre d'Hubbell (2001). Le taux de migration, m , figure la dispersion limitée des espèces de la métacommunauté vers la communauté locale (d'après Chave 2004).

2. Résumé des travaux passés

2.1 Caractérisation des structures forestières et de leur dynamique

A l'époque où j'ai commencé à travailler sur le sujet, le paradigme des cycles sylvigénétiques commençait tout juste à être remise en cause (e.g. Loffeier 1989, Lieberman *et al.* 1989). Les acquis des dispositifs permanents d'étude en FTH²⁷ permettaient en outre d'envisager des caractérisations fines des structures dendrométriques et floristiques dans un espace de quelques hectares, en même temps qu'un suivi de l'évolution de ces structures sur quelques années.

Modèles de dynamique spatiale : Mes premiers travaux ont porté sur l'analyse de la dynamique de deux parcelles inventoriées à 10 ans d'intervalle en forêt guyanaise. Une première étude m'a rapidement conduit à l'évidence que les chablis ne constituaient pas le moteur unique de la dynamique forestière, puisque qu'au moins 20% des individus de plus de 5 cm de diamètre étaient morts sur pied entre les deux dates d'inventaire, sans véritablement créer d'ouverture de la canopée (Pélissier & Riéra 1993). Un modèle de simulation basé sur la matrice de transition résumant les flux entre différents types structuraux nous a en effet permis de montrer que la dynamique ne parcourait pas un cycle unique, hypothèse conduisant à une sous-estimation du temps de renouvellement de la forêt à l'équilibre (Riéra *et al.* 1998). Ce travail a été le point de départ de ma problématique de thèse (Pélissier 1995, 1997).

Partant de l'hypothèse que des formes d'organisation du peuplement visiblement contrastées sur le terrain pouvaient révéler des mécanismes de renouvellement de la forêt qui s'expriment à différentes échelles d'espace et de temps, j'ai mis en œuvre, à partir des données du premier inventaire du dispositif permanent de l'IFP, à Uppangala dans les Ghâts occidentaux de l'Inde (Pascal & Pélissier 1996), un certain nombre de méthodes d'analyse structurale *lato sensu*²⁸ aboutissant à des résultats convergents. En bref, des peuplements plus homogènes, plus hauts, moins diversifiés dans les situations de replat et de pente faible ; des peuplements plus ouverts, plus divers, plus irréguliers et moins hauts dans les pentes (Pascal

²⁷ L'installation des grands dispositifs permanents de suivi de la dynamique forestière en FTH datent pour la plupart des années 80 : 1980 et 1986 pour les 50 ha de Barro Colorado Island au Panama et Pasoh Forest Reserve en Malaisie, respectivement (Losos *et al.* 2004) ; 1984 et 1989 pour les dispositifs de Paracou en Guyane française (Gourlet-Fleury *et al.* 2004) et d'Uppangala dans les Ghâts occidentaux de l'Inde (Pascal & Pélissier 1996).

²⁸ c'est-à-dire incluant les composantes dendrométriques (distribution des diamètres, allométrie hauteur-diamètre, répartition spatiale des arbres) et floristiques (composition, dominance, diversité).

& Pélissier 1996, Elouard *et al.* 1997). J'ai dans un second temps proposé des modèles simples de structure spatiale, dérivés de la théorie des processus ponctuels (Ripley 1981), qui permettent, à partir de simulations stochastiques basées sur quelques règles abstraites des observations précédentes (distance minimale entre arbres, portée et intensité des agrégations/inhibitions entre voisins, etc.), de formaliser les processus de la dynamique spatiale à l'origine des structures observées. J'ai ainsi pu montrer (Fig. 6) que les peuplements de replat et de pente faible pouvaient apparaître et se maintenir par des mécanismes faisant intervenir la substitution d'arbres pied à pied (Loffeier 1989, Pascal 1995), ce qui n'était pas le cas pour les pentes, marquées par la juxtaposition de cohortes de cicatrification des ouvertures créés par des chablis répétés (Pélissier 1998). L'analyse des structures spatiales permet alors de délimiter des surfaces qui correspondent aux principaux types d'organisation du peuplement (Pélissier & Goreaud 2001) et représentent des unités fonctionnelles pouvant servir de base à de nouvelles formes de modélisation de la dynamique des FTH. Ce travail a inspiré, au moins en partie, plusieurs thèses de modélisation, notamment celles de Moravie (1999) et Robert (2001), conduites par la suite à Lyon et à l'IFP sous la direction de J.-P. Pascal (DR CNRS, UMR BBE).

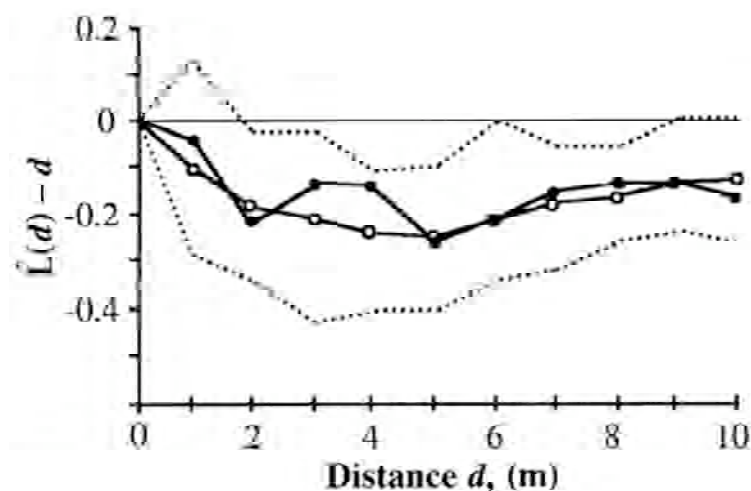


Figure 6. Fonctions de Ripley (probabilité de présence d'un voisin dans une distance d) montrant la similitude des structures spatiales observées (ronds noirs) et simulées (ronds blancs) par un processus de Gibbs mimant une dynamique de remplacement pied à pied (substitution) (d'après Pélissier 1998).

Stratégies et trajectoires de croissance : Un autre aspect de mes recherches sur la dynamique des FTH, a porté sur les déterminants des performances (croissance et mortalité) des arbres en peuplement, notamment par l'analyse directe des données temporelles issues des dispositifs permanents. En effet, une hypothèse forte des 'gap models', qui sous-tend

également les modèles holistiques récents de la dynamique forestière²⁹, est l'invariance des taux de mortalité, voire de croissance (passage d'une classe de diamètres à la suivante) des arbres en peuplement, au-delà de la phase initiale d'installation de la régénération. Celle-ci traduit l'idée que la mortalité exogène (chablis), qui frappent aléatoirement les arbres de toutes tailles et de toutes espèces, dominant la dynamique à l'équilibre, et que par conséquent l'effet des interactions compétitives endogènes est négligeable. Ces considérations m'ont d'une part conduit à m'intéresser à la forme générale des fonctions moyennes de recrutement, mortalité et croissance en diamètre et d'autre part à la variabilité inter-individuelle des trajectoires de croissance des individus dans le peuplement. J'ai ainsi montré que les données empiriques révèlent des différences significatives de performances, entre guildes – selon le tempérament (pionnier ou héliophile *vs.* sciaphile) et la place des espèces dans la structure verticale de la forêt – et entre différentes conditions environnementales – selon le niveau d'éclaircie du peuplement et le type de sol – (Pélissier *et al.* 1998, Madelaine *et al.* 2007). L'analyse de séries de croissance sur plusieurs années a cependant montré, que même corrigée des effets majeurs de l'espèce et de la taille, la variabilité inter-individuelle de la croissance en diamètre restait élevée et ne pouvait que partiellement s'expliquer par la compétition asymétrique locale (nombre de voisins plus grands dans un rayon de 10 m). En particulier, l'observation de brusques changements de certaines trajectoires de croissance (freinage ou accélération) reste imprévisible à partir de ce type de données (Pélissier & Pascal 2000). Une tentative reliée à ce thème et menée plus récemment en collaboration avec les spécialistes de l'architecture végétale de l'UMR AMAP, a consisté à introduire des éléments de *diagnostic architectural* comme révélateurs des contraintes de développement passées dans l'analyse des trajectoires de croissance des individus d'une espèce clé de la forêt guyanaise, l'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amschoff). L'expérience a montré que certains critères morphologiques d'acquisition simple permettaient en effet de reconstruire différentes trajectoires de développement et de les relier à des séries d'accroissement observées sur une période limitée (Nicolini *et al.* 2003). L'ensemble de ces travaux a ouvert des pistes de réflexion et d'investigation autour des notions de stratégies et trajectoires de croissance, qui sont au cœur de la thèse de Cécile Madelaine que je co-dirige actuellement.

²⁹ Tels que ceux basés sur la théorie neutre de la biodiversité (Hubbell 2001) ou sur le modèle de l'équilibre démographique (Coomes *et al.* 2003).

Méthodes d'étude des structures spatiales : Les travaux menés sur les modèles de dynamique spatiale m'ont conduit à m'intéresser aux méthodes d'analyse de la structure spatiale des peuplements forestiers, et notamment à l'application de la théorie des processus ponctuels pour décrire et simuler des cartes d'arbres positionnés en coordonnées (x,y) sur une parcelle d'étude (Goreaud & Péliissier 1999, Péliissier & Goreaud 2001, Goreaud & Péliissier 2003). Ce travail, qui s'est poursuivi en accompagnement de la thèse de François Goreaud (Cemagref, Clermont-Ferrand), a abouti à l'implémentation d'une bibliothèque de routines informatiques pour l'*analyse des données spatialisées, ads*. Celle-ci, d'abord intégrée au logiciel d'analyse des données environnementales, ADE-4, développé par l'équipe d'Ecologie Statistique de Daniel Chessel à Lyon (<http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/>), a été transférée en 2007 dans l'environnement du logiciel libre de statistique R (<http://cran.univ-lyon1.fr/web/packages/ads/index.html>).

Deux autres contributions doivent être mentionnées au chapitre des développements méthodologiques pour l'analyse des structures spatiales. Il s'agit d'une part d'une généralisation de la méthode TTLV (*Two Terms Local Variance* ; Hill 1973) pour l'analyse des structures spatiales unidimensionnelles. Appliquée à des données laser aéroportées cette méthode a permis de dresser une typologie de structures correspondant à des unités géomorphologiques homogènes d'un paysage forestier de Guyane française (Ollier *et al.* 2003). Ce travail a connu des développements ultérieurs dans la thèse de Sébastien Ollier (Ollier 2004). La seconde contribution concerne le premier test en FTH d'une méthode d'analyse de texture par transformée de Fourier d'images aériennes haute-résolution (Couteron 2002), qui s'est révélée très pertinente pour ordonner des images de canopée forestière guyanaise selon un gradient de texture fortement corrélé aux paramètres dendrométriques mesurés au sol, tels que densité, hauteur moyenne, diamètre de l'arbre moyen, etc. (Couteron *et al.* 2005). Ce travail a ouvert la voie vers d'autres développements de la méthode FOTO (*FOurier Textural Ordination* ; Proisy *et al.* 2007a) pour des applications forestières (Proisy *et al.* 2007b, Barbier *et al.* 2009), sujet qui se trouve maintenant au cœur du projet de recherche de l'équipe *Organisation et Dynamique des Peuplements et des Paysages Végétaux* de l'UMR AMAP pour le quadriennal 2011-2014 (*cf.* page 62).

2.2 Organisation spatiale de la diversité des arbres

J'ai commencé à développer ce thème de recherche au moment où j'ai rejoint l'UMR AMAP à Montpellier pour participer à un programme d'étude multi-échelles des couverts

forestiers tropicaux, avec un chantier principal en Guyane. Les orientations principales de ce programme partaient du constat que les travaux traitant de l'organisation spatiale de la diversité des FTH, avaient jusque-là été principalement menés soit à une échelle locale, sur la base d'un petit nombre de dispositifs dont les surfaces n'excédaient pas quelques dizaines d'hectares, soit à une échelle phyto-géographique³⁰, à partir de données floristiques ponctuelles (collections d'herbier) ou de réseaux dispersés de petites parcelles d'inventaire (e.g. Pyke *et al.* 2001). C'est essentiellement pour des raisons pratiques (manque de données, manque d'outils d'exploration, etc.) que les échelles intermédiaires — du massif (~ 10 000 ha) à la région (~100 000 km²) — ont souvent été négligées, alors même que c'est là que s'exprime la demande des décideurs (en tout cas guyanais), en ce qui concerne l'évaluation des ressources forestières ou les enjeux de conservation. Ce programme de recherche, en mettant l'accent sur les échelles intermédiaires, impliquait des développements méthodologiques visant à permettre une meilleure intégration et une meilleure valorisation des différents types de données disponibles.

J'ai donc contribué, en collaboration avec P. Couteron (MdC ENGREF puis DR IRD, UMR AMAP) et l'équipe d'Ecologie Statistique de l'UMR BBE de Lyon, à la définition d'un cadre analytique unifiant l'étude des assemblages d'espèces et de leur diversité. Celui-ci intègre la partition additive de la diversité (Lande 1996) dans le cadre général des modèles linéaires multivariés et des méthodes standard de décomposition de la variance qui lui sont associées. Au-delà de la simple recherche d'une cohérence mathématique, notre objectif a surtout été de rendre accessible aux analyses de diversité des tests d'hypothèses bien établis en statistique, afin de pouvoir non seulement confronter des données d'origines diverses (provenant de sites d'étude échantillonnés selon des protocoles variés), mais également d'être capable de comparer les effets des différents déterminants de l'organisation spatiale de la diversité spécifique en FTH. Les prémices de ces travaux apparaissent dans Péliissier *et al.* (2002) et Couteron *et al.* (2003). Les aspects techniques de la méthode sont développés dans Péliissier *et al.* (2003) et Couteron & Péliissier (2004), puis repris dans deux synthèses récentes (Péliissier & Couteron 2007 et Péliissier *et al.* 2008). Je me suis par ailleurs attaché à valoriser ces travaux méthodologiques sous la forme d'outils d'analyse à travers la librairie *diversity* pour le logiciel libre de statistique, R (Péliissier 2003- ; <http://pelissier.free.fr/Diversity.html>). Ce travail a débouché sur quelques nouvelles collaborations concrètes, dont Réjou-Méchain *et al.* (2008).

³⁰ qu'on qualifierait plutôt aujourd'hui d'échelle macroécologique au sens de Brown (1995).

Deux articles portant sur les stratégies d'échantillonnage de la diversité peuvent être rattachés à ce thème (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998a et Magnussen *et al.* 2006).

2.2.1 Proposition d'un cadre analytique unifié de décomposition de la diversité

L'idée d'utiliser des indices de similarité/dissimilarité pour quantifier les ressemblances/différences entre assemblages d'espèces apparaît avec le coefficient de Jaccard (1900 *in* Legendre & Legendre 1998), alors que celle d'enrichir la simple mesure de la richesse spécifique d'un relevé par des informations concernant la distribution de fréquence des espèces est introduite par Fisher *et al.* (1943). Il existe aujourd'hui toute une collection de tels indices dont les propriétés statistiques d'estimation ont été largement étudiées (e.g. Magurran 2004). Il faut cependant attendre Whittaker (1960, 1972) pour que soient mises en relation les notions de diversité alpha (intra-habitat) et bêta (inter-habitats). Le concept de diversité bêta a rapidement trouvé un écho dans les méthodes d'ordination et de classification multivariées des relevés de végétation (Gauch 1973, Noy-Meir & Whittaker 1977) qui ont connu depuis lors un développement très important (e.g. Legendre & Legendre 1998). Mais de manière frappante, ce développement s'est fait, à de rares exceptions près, sans lien reconnu avec les indices précédents, si bien qu'il n'est pas rare de voir aujourd'hui les mêmes auteurs évaluer les diversités alpha et bêta en se basant sur des techniques quantitatives indépendantes, et donc dans des unités de mesure qui ne sont pas comparables. Sur le plan mathématique, les idées diffusées auprès des thématiciens par l'école lyonnaise d'analyse multivariée des données écologiques (Chessel 1992) fournissent une solution. Elle se base sur une interprétation des indices de diversité usuels comme des fonctions de la variance d'un ensemble de variables indicatrices des espèces, la table d'abondance couramment utilisée pour l'analyse des assemblages d'espèces apparaissant alors dérivée d'une table d'occurrences spécifiques (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998b), notion qui permet plusieurs unifications.

La table des occurrences spécifiques : La plupart des relevés taxonomiques peuvent être considérés comme des listes de n observations d'individus présents dans un ou plusieurs échantillons à un moment donné. La liste, qui contient s espèces différentes, est codée sous la forme d'une matrice à n lignes et s colonnes, qui contient la valeur 1 lorsqu'un individu i (parmi les n observations) appartient à l'espèce j (parmi les s espèces de la liste). Cette *table des occurrences spécifiques* (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998b) peut provenir de la compilation de données d'herbier pour une région forestière, de l'inventaire exhaustif des arbres d'une parcelle permanente (bloc forestier de 1 ha par exemple) ou d'un réseau de placettes

dispersées (Fig. 7).

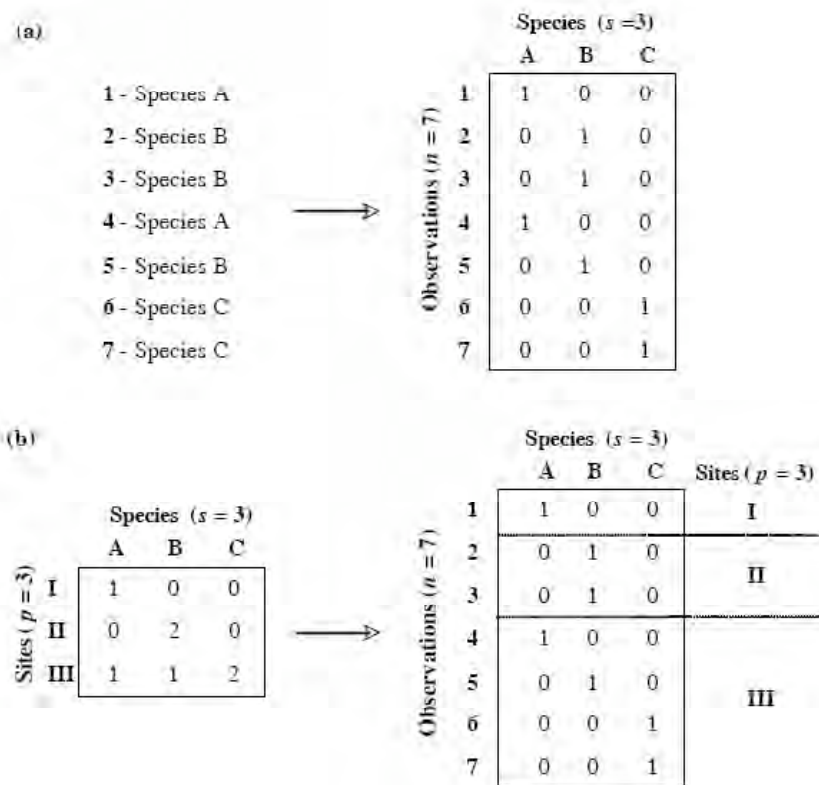


Figure 7. (a) d'une liste de $n = 7$ observations de $s = 3$ espèces à une table d'occurrences spécifiques à 7 lignes et 3 colonnes ; (b) d'une table d'abondance de $s = 3$ espèces dans $p = 3$ sites totalisant $n = 7$ observations à une table d'occurrences spécifiques à 7 lignes et 3 colonnes, partitionnée en $p = 3$ sites (d'après Pélissier & Couteron 2007).

A partir de cette table on donne une définition très générale de la diversité totale du relevé sous la forme d'une somme (pondérée) des variances de chacune des espèces j présentes (les colonnes de la table d'occurrences), ce qui s'écrit :

$$D_T = \sum_{j=1}^s w_j VAR_j \tag{Eq. 1}$$

où VAR_j est la variance de l'espèce j qui vaut simplement $p_j(1-p_j)$ avec p_j la fréquence relative de cette espèce dans le relevé. En choisissant $w_j = 1$ pour toutes les espèces, $w_j = \log(1/p_j)/(1-p_j)$ ou $w_j = 1/p_j$, la diversité totale du relevé est alors exprimée respectivement par l'indice de Simpson, l'indice de Shannon ou par la richesse spécifique moins un³¹. Un des intérêts de cette formulation est qu'elle fait apparaître explicitement dans la mesure de la diversité, les poids relatifs que l'observateur souhaite attribuer aux espèces

³¹ ce qui est bien un indice de diversité puisqu'un relevé contenant une seule espèce aura une diversité nulle.

pour réaliser une caractérisation synthétique d'un ensemble multispécifique (donc multivarié). Ces poids sont ici pris comme fonction de la fréquence relative des espèces sur l'ensemble des relevés. Ainsi, mesurer la diversité par la richesse spécifique donne un poids prépondérant aux espèces rares, alors que l'indice de Simpson privilégie les espèces relativement abondantes, l'indice de Shannon représentant une situation intermédiaire (Fig. 8).

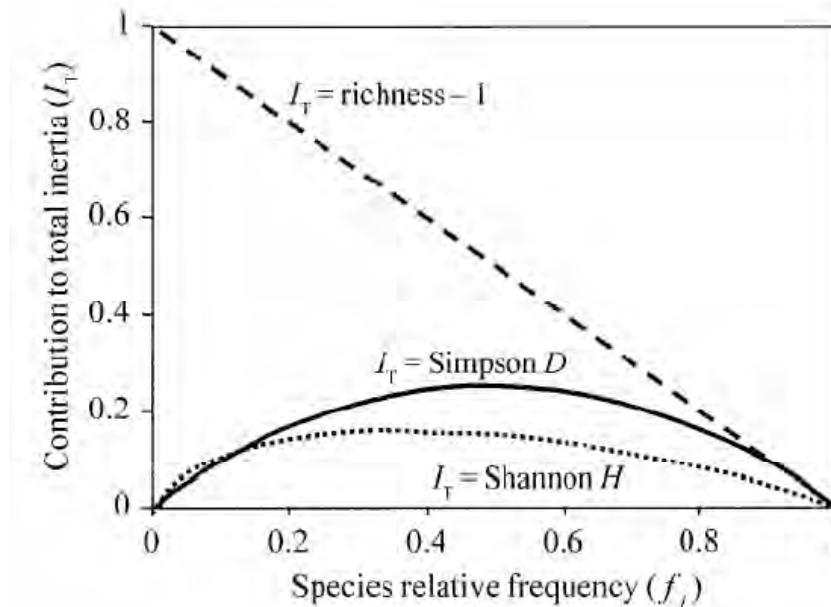


Figure 8. Contribution relative des espèces à la diversité (variance) totale du relevé en fonction de leur fréquence (d'après Pélissier *et al.* 2003).

Mesure de diversité et ordination des tableaux floristiques : A partir de l'expression générale de la diversité (Eq. 1), on peut mettre en relation les indices usuels de diversité avec certaines méthodes d'ordination des tableaux floristiques (Pélissier *et al.* 2003). Ainsi, l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) apparaît liée à une mesure de diversité par la richesse spécifique et privilégie les espèces rares dans la définition des axes d'ordination, une caractéristique bien connue par ailleurs de ce type d'analyse (Legendre & Legendre 1998). Le lien entre l'indice de Simpson et l'Analyse Non-Symétrique des Correspondances (ANSC, Gimaret-Carpentier *et al.* 1998b) apparaît comme une alternative qui donne plus de poids aux espèces abondantes dans la définition des axes d'ordination. L'ANSC se montre notamment plus robuste dans le contexte des FTH où l'étude des assemblages d'espèces est fréquemment bruitée par les apparitions erratiques de nombreuses espèces rares (Couteron *et al.* 2003). Notons qu'une méthode d'ordination liée à l'indice de Shannon et ayant des propriétés intermédiaires entre l'AFC et l'ANSC est également envisageable (Pélissier *et al.* 2003).

On montre par ailleurs que l'ordination « classique » d'une table d'abondance est en réalité une analyse sous contrainte d'échantillonnage (i.e. en référence à une variable indicatrice définissant l'appartenance aux unités d'échantillonnage) d'une table d'occurrences spécifiques, ce qui permet de replacer ces analyses dans le cadre additif de décomposition de la diversité (*sensu* Lande 1996). Ainsi les méthodes d'ordination des tableaux floristiques, qui sont une forme de décomposition de la variance (inertie), donc de la diversité, d'un relevé floristique, peuvent être combinées avec des décompositions en fonction des types d'habitat (analyses partielles ou résiduelles *sensu* Legendre & Legendre 1998) ou en fonction de la distance spatiale entre les unités d'échantillonnage (ordination multi-échelles ; Couteron & Ollier 2005).

Décomposition de la diversité en fonction des types d'habitats : Exprimer la diversité d'un relevé comme une variance permet de replacer la décomposition additive (*additive partitioning* ; Lande 1996) des indices de diversité dans le cadre riche et très bien maîtrisé des analyses de variance/covariance (Couteron & Péliissier 2004). Ainsi, les formules générales de l'analyse de variance multivariée (MANOVA au sens d'Anderson 2001) permettent de décomposer la diversité totale d'un relevé en une part expliquée par les variables de milieu et une part résiduelle, non expliquée par les variables de milieu. Lorsque ces variables définissent des types d'habitats (par exemple des types de sols), on obtient une décomposition en diversité bêta, inter-habitats, et diversité alpha, intra-habitat :

$$D_T = D_\beta + D_\alpha = \sum_{j=1}^s w_j VAR_{inter_j} + \sum_{j=1}^s w_j VAR_{intra_j} \quad \text{Eq. 2}$$

La part de diversité expliquée par les types d'habitats, i.e. D_β / D_T , s'exprime de manière robuste sous la forme d'une statistique F , que l'on teste contre l'hypothèse nulle d'une absence d'effet du type d'habitat par des procédures adaptées de randomisations (Anderson & Ter Braak 2003).

Le cadre plus général du modèle linéaire permet d'étendre cette décomposition à tout type de variables (par exemple à des variables continues décrivant des gradients écologiques), de réaliser des analyses partielles (élimination des effets indésirables de certaines covariables) et de prendre en compte des plans d'échantillonnage de natures variées, emboîtés ou croisés. Ainsi, l'article Couteron & Péliissier (2004) propose des formules explicites de décomposition selon un plan d'échantillonnage hiérarchique. Dans le cas simple à deux niveaux (par exemple des placettes d'observation distribuées sur différents types de sols), la décomposition s'écrit :

$$D_T = D_{\beta_1} + D_{\beta_2} + D_\alpha \quad \text{Eq. 3}$$

où D_{β_1} est la diversité bêta du premier niveau hiérarchique (entre classes de sols), D_{β_2} celle du deuxième niveau hiérarchique (entre placettes d'un même type de sol) et D_α est la diversité résiduelle, intra-placettes.

Dans un plan hiérarchique, la difficulté réside dans la mise au point de procédures de randomisations permettant de tester les effets emboîtés (Anderson & Ter Braak 2003). Dans le cas simple, à deux niveaux, évoqué ci-dessus, l'effet sol est testé par randomisation des placettes (les unités « échangeables » du premier niveau) entre les classes de sols, alors que l'effet placette est testé par randomisations des observations (les unités « échangeables » du deuxième niveau) entre les placettes d'une même classe de sols. La proportion des randomisations qui explique une part de diversité supérieure ou égale à la diversité observée, fournit la probabilité de rejet de l'hypothèse nulle d'une absence d'effet du type d'habitat. Ce schéma de décomposition peut être facilement étendu à des plans d'expériences à plusieurs niveaux (p.e. du local au paysage et à la région ; cf. Crist *et al.* 2003), remplaçant ce type d'analyse dans un cadre méthodologique et statistique bien établi.

Décomposition de la diversité en fonction de la distance : Dans la foulée de la théorie neutraliste de la biodiversité proposée par Hubbell (2001), des enjeux nouveaux sont apparus ces dernières années en matière de décomposition spatialement explicite de la diversité. En effet, l'hypothèse de limitation de la dispersion qui sous-tend la théorie neutraliste prédit l'apparition d'une variation spatiale de l'abondance des espèces, donc de la diversité, pouvant être indépendante de l'hétérogénéité du milieu (Condit *et al.* 2002 ; Chave & Leigh 2002). Nous avons donc étendu notre cadre de décomposition additive de la diversité à une forme bien connue de décomposition de la variance en fonction de classes de distances spatiales, qui sous-tend le semi-variogramme classique. Nous avons en effet montré que le D_β mesurant la diversité entre placettes d'un réseau d'échantillonnage dispersé dans l'espace, pouvait être décomposé en fonction de la distance entre les placettes, en utilisant, comme précédemment, des pondérations des espèces cohérentes avec les indices de diversité usuels (Couteron & Pélissier 2004). Ainsi, la diversité bêta entre les placettes peut également s'exprimer comme une somme de distances floristiques entre placettes prises deux à deux (Legendre & Anderson 1999), ce qui s'écrit :

$$D_\beta = \sum_{j=1}^s w_j VARinter_j = \frac{1}{2} \sum_{k=1}^q \sum_{k'=1}^q p_k p_{k'} D_{(k,k')} \quad \text{Eq. 4}$$

où (k, k') est un couple de placettes de fréquences relatives p_k et $p_{k'}$, dont la dissimilarité est mesurée de façon cohérente avec les indices richesse, Shannon ou Simpson par

$$D_{(k,k')} = \sum_{j=1}^s w_j (p_{kj} - p_{k'j})^2, p_{kj} \text{ et } p_{k'j} \text{ étant respectivement les fréquences relatives de l'espèce } j$$

dans les placettes k et k' .

En s'inspirant de la formule générale du semi-variogramme classique (Cressie 1993), on peut construire un variogramme de dissimilarité donnant $D(h)$, la dissimilarité moyenne entre placettes, en fonction de h , la distance géographique entre les placettes. Un intervalle de confiance pour l'hypothèse nulle d'une absence de structure spatiale est obtenu en réaffectant aléatoirement les vecteurs de composition floristique aux localisations géographiques des placettes et en recalculant le variogramme de dissimilarité pour chaque réaffectation (Couteron & Péliissier 2004). De tels variogrammes peuvent tenir compte de l'hétérogénéité des types d'habitats, par exemple en étant construit pour un sous-ensemble de placettes appartenant à un même type de sols.

2.2.2 Application à l'analyse multi-échelles des forêts de Guyane

Il s'agit de résultats obtenus dans le cadre de trois projets : Analyse Multi-Echelles du couvert forestier guyanais (AME, CPER-Guyane, 1999-2000) ; Evaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise (DIME, EcoTrop-MEDD, 2003-06) ; Caractérisation du couvert forestier guyanais pour mieux le gérer (CARREFOR-FLOR, CPER-Guyane 2004-06). Les données proviennent de la sous-région centre du bassin de la Counamama et du bas Kourou, en particulier de 2 parcelles de 10 ha d'inventaire botanique sur le site de la Piste de St Elie (Sabatier *et al.* 1997), de 411 placettes de 0,3 ha d'un inventaire forestier couvrant 120 000 ha en forêt de Counami (Couteron *et al.* 2003) et d'un système d'échantillonnage par transects, stratifié sur les principaux facteurs environnementaux, mis en place en 2003-06 dans le cadre du projet DIME au site de Crique Plomb-Montagne Plomb.

Relations sol-végétation à l'échelle locale : L'intérêt pour l'étude des relations entre la végétation et les caractéristiques hydrologiques des sols n'est pas nouveau en Guyane (Lescure et Boulet 1985, Sabatier *et al.* 1997, Péliissier *et al.* 2002). Il se dégage de ces travaux, que celles-ci sont principalement dominées par une opposition entre les sols hydromorphes de bas-fonds et les autres types de sols (dits de *terre ferme*), bien qu'apparaisse sur ces derniers un gradient floristique complémentaire lié à la séquence d'altération par

érosion des sols ferrallitiques profonds initiaux. Cependant, lorsqu'on compare les résultats obtenus par AFC et ANSC à St Elie, on constate que la part de diversité expliquée par les types de sols, non significative en AFC, est très significative en ANSC, et deux fois supérieure à la part expliquée en AFC (Pélissier *et al.* 2003).

Ainsi les deux premiers axes de l'ANSC rendent compte d'environ 71% de la diversité bêta des types de sols contre 45% pour les deux premiers axes de l'AFC. De plus, l'ANSC inverse la hiérarchie des gradients floristiques décrit par l'AFC (Fig. 9).

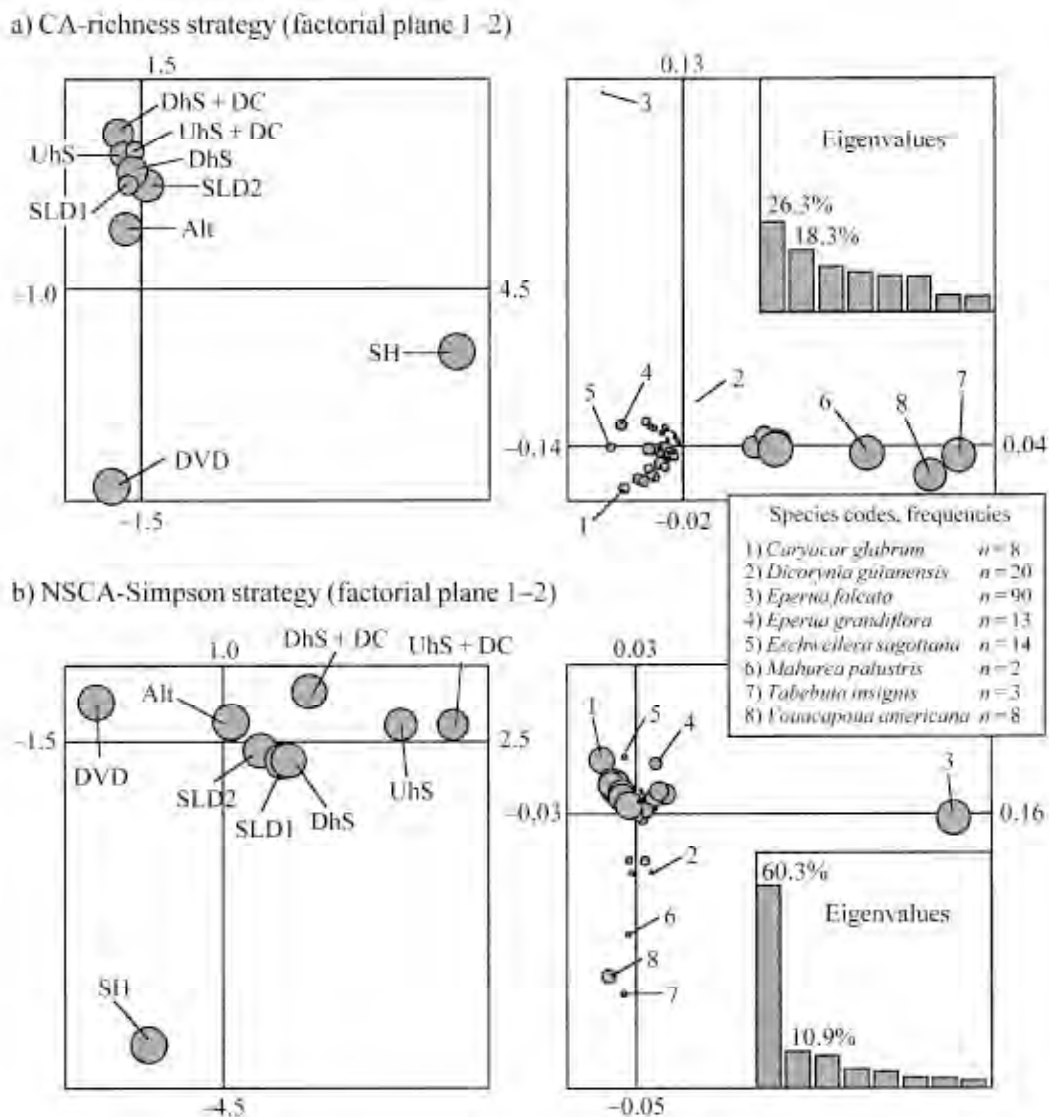


Figure 9. Ordination de la table des occurrences spécifiques sous contrainte des classes de sols sur le dispositif de la Piste de Ste Elie en Guyane : (a) en AFC ; (b) en ANSC (d'après Pélissier *et al.* 2003).

Conformément aux résultats antérieurs, l'AFC met l'accent sur l'originalité des sols hydromorphes de bas-fonds (SH) qui apparaissent isolés sur l'axe 1 (26% de la diversité bêta des types de sols) sur la base de la présence de nombreuses espèces rares, alors que l'axe 2

(18% de la diversité bêta des types de sols) isole les sols ferralitiques profonds (DVD) des autres sols de terre ferme. L'ANSC montre quant à elle un premier axe largement prédominant (60% de la diversité bêta des types de sols) et décrivant bien la séquence d'altération des sols de terre ferme (DVD->Alt->SLD->DhS->UhS) sur la base des variations d'abondance des espèces les plus communes. L'originalité des bas-fonds apparaît secondaire dans cette analyse, ce qui n'est pas incongru compte tenu de leur faible représentation spatiale dans les paysages forestiers considérés. La métrique Simpson³² de l'ANSC, en privilégiant les variations d'abondance des espèces les plus communes le long de la séquence d'altération des sols de terre ferme, permet une caractérisation plus robuste des relations sol-végétation à l'échelle locale.

Détection de motifs spatiaux à l'échelle du paysage : Les inventaires forestiers représentent, en zone tropicale, une importante source d'information sur la structure et la composition des peuplements à méso-échelle (1 à 100 km², Clark *et al.* 1998, 1999), dont la valorisation « écologique », souvent très insuffisante, constitue un enjeu pour passer des études locales détaillées (comme celles menées à St Elie) aux synthèses régionales (e.g. Ter Steege *et al.* 2006). Bien que l'information floristique disponible soit souvent imprécise (noms vernaculaires, appellations commerciales) et la caractérisation du milieu (topographie, substrat) peu détaillée, nous avons montré que l'analyse rigoureuse de ce type de données, en utilisant les techniques combinées de l'AFC et de l'ANSC, pouvait apporter des résultats pertinents sur l'organisation spatiale de la diversité à l'échelle du paysage (Couteron *et al.* 2003, Couteron et Pélissier 2004).

L'analyse des données de l'inventaire pilote de la forêt de Counami, a été menée en comparant systématiquement les résultats obtenus sur la base du traitement d'un tableau floristique réduit aux 59 taxons correspondant à des espèces botaniques identifiées de façon fiable par l'équipe de terrain et ceux provenant d'un tableau floristique « complet » regroupant les 284 dénominations vernaculaires utilisées lors de l'inventaire (Couteron *et al.* 2003). Ainsi, les traitements en AFC et ANSC (Fig. 10) de ces deux tableaux ont révélé deux types de structures floristiques, robustes et cohérentes à l'échelle du paysage (macro-structures). La première, prépondérante en ANSC (41% de la diversité bêta des placettes sur l'axe 1), alors qu'elle n'apparaît que sur l'axe 3 de l'AFC, montre une dominance d'*Eperua falcata*, l'espèce botanique la plus commune, dans le tiers sud-ouest du dispositif (Fig. 10b).

³² Par mesure de commodité, on utilise ici comme dans la suite, le terme de « métrique » pour évoquer les relations entre certaines analyses et les indices de diversité auxquelles elles se rapportent.

La seconde, qui apparaît sur l'axe 2 en AFC comme en ANSC (l'axe 1 de l'AFC ne faisant apparaître que quelques espèces rares et erratiques), marque la présence d'espèces typiques des bas-fonds (e.g. *Symphonia globulifera*, *Euterpe oleracea*), notamment dans la partie alluvionnaire de la plaine de la Counamama sur la frange sud-est du dispositif (Fig. 10c).

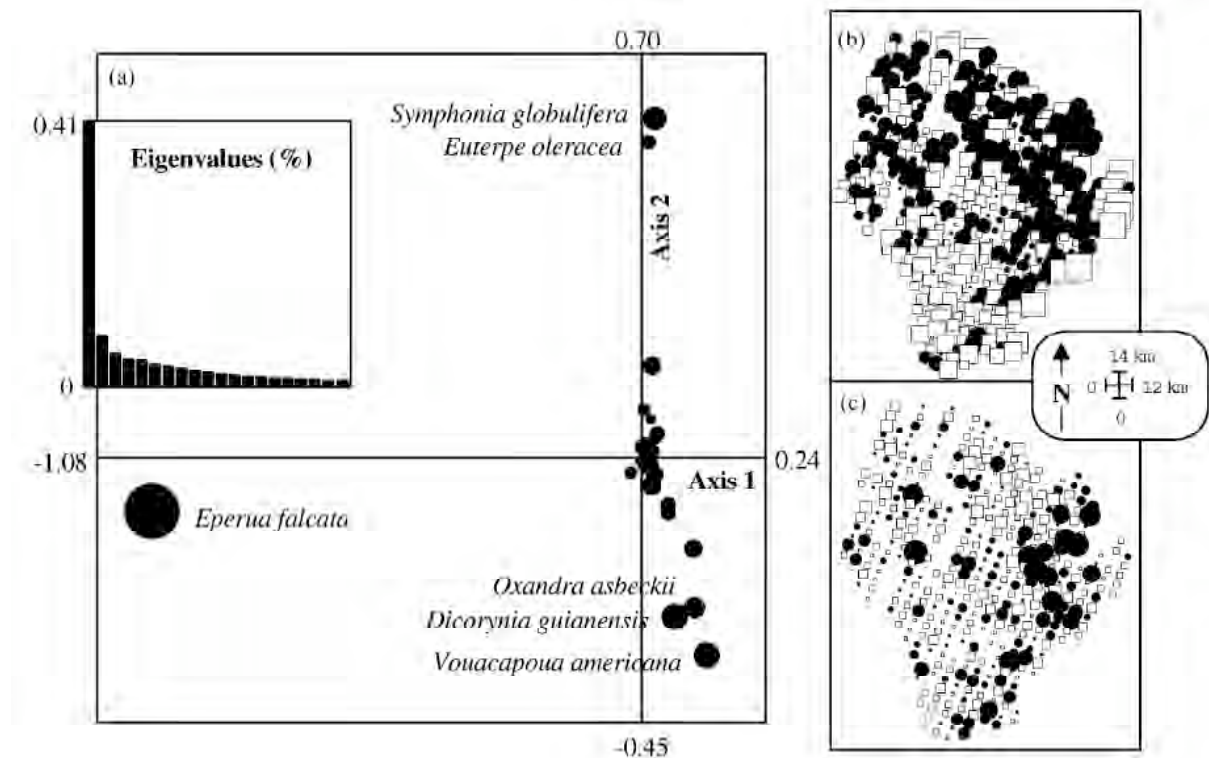


Figure 10. Ordination en ANSC du tableau floristique réduit aux 59 espèces identifiées de façon fiable dans l'inventaire forestier de Counami en Guyane. Les cartes représentent la projection des coordonnées des placettes sur les axes factoriels des deux analyses (cercles noirs = valeurs positives ; carrés blancs = valeurs négatives) (d'après Couteron et al. 2003).

L'analyse des variogrammes de dissimilarité permet d'aller plus loin en prenant explicitement en compte la distance entre placettes dans l'analyse des gradients floristiques (Fig. 11). Ainsi les placettes de terre ferme distantes de moins de 3 km se ressemblent plus qu'attendu en l'absence de structure spatiale (i.e. si les placettes étaient réparties au hasard). Cette autosimilarité que l'on attribue généralement à la dispersion limitée des diaspores (Hubbell et al. 1999), paraît cependant moins déterminante pour les bas-fonds. Au-delà de 7 km, les placettes de terre ferme se ressemblent de moins en moins (apparition d'une macro-structure), alors que les bas-fonds ne montrent pas de structure significative à l'échelle du paysage. La zonation nord-sud, qui s'interprète par un changement de la dominance floristique dans les placettes de terre ferme, ne s'explique pas simplement par les variables écologiques prises en compte. Une hypothèse qui n'a pas été vérifiée, est que cette zonation floristique serait liée à l'organisation géomorphologique du site (Ollier et al. 2003) qui montre un

étagement altitudinal reflétant la chronologie des différents épisodes de cuirassement depuis le Crétacé (Hutter 2001).

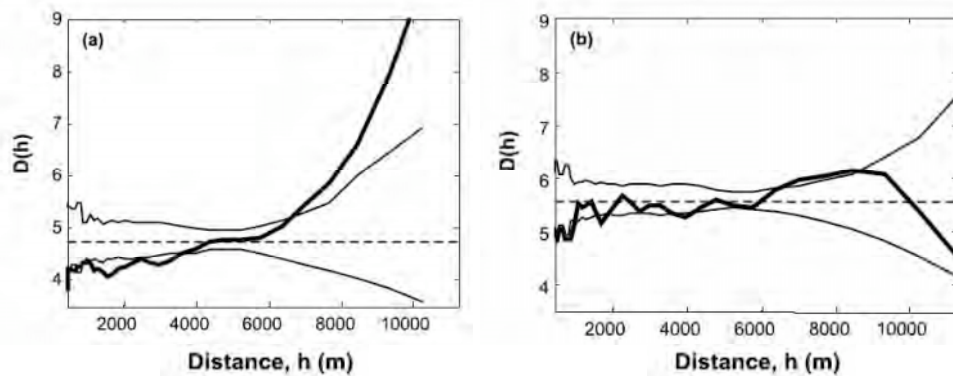


Figure 11. Variogrammes de dissimilarité calculés pour les placettes (a) de terre ferme et (b) de bas-fonds de l'inventaire forestier de Counami en Guyane. Les intervalles de confiance à 90% sont obtenus à partir de 300 réaffectations aléatoires des compositions floristiques à la localisation des placettes (d'après Couteron & Pélissier 2004).

Décomposition hiérarchique de la diversité : Dans le débat actuel sur l'importance relative des déterminants environnementaux stables par rapports à la dérive écologique prédite par la théorie neutraliste de la biodiversité, la question des échelles spatiales tient un rôle central (e.g. Storch *et al.* 2007). Si la limitation de la dispersion permet de prédire une diminution de la similarité avec la distance (Chave & Leigh 2002, Condit *et al.* 2002), les effets de l'environnement sur l'organisation spatiale de la diversité, tels que vu à travers le filtre de l'échantillonnage, sont plus difficile à prévoir. La décomposition additive de la diversité (Lande 1996, Couteron & Pélissier 2004) permet d'aborder cette question.

Nous avons mis en place sur le site Crique Plomb–Montagne Plomb ($\approx 65 \text{ km}^2$) en Guyane, un système d'échantillonnage stratifié sur les facteurs environnementaux (Fig. 12a) et s'appuyant sur une analyse géo-morho-pédologique préalable (Le Fol 2002). L'hypothèse sous-jacente est que la séquence d'altération des sols le long d'un catena topographique (ce que les pédologues appellent un *système sols*) varie en fonction du substrat géologique et sur un même substrat en fonction des unités géomorphologiques qui reflètent différents épisodes de cuirassement. Nous cherchons à déterminer comment la diversité spécifique des arbres répond à ces différents niveaux d'organisation des sols. L'échantillonnage floristique a été mis en place le long des toposéquences pédologiques selon un système baptisé "points-grappes" (*pg*) et composé de 3 transects parallèles séparés de 20 m, le long desquelles des points d'échantillonnage sont établis tous les 20 m (Fig. 12b). A chaque point d'échantillonnage, les 4 arbres de plus de 10 cm de diamètre les plus proches constituent une grappe, chaque

alignement de 3 grappes perpendiculaire à l'axe de la toposéquence constituant un segment disposé sur une courbe de niveau et considéré comme homogène du point de vue du sol. Les deux derniers niveaux de la stratification, bien que purement instrumentaux, n'en sont pas moins structurés dans l'espace.

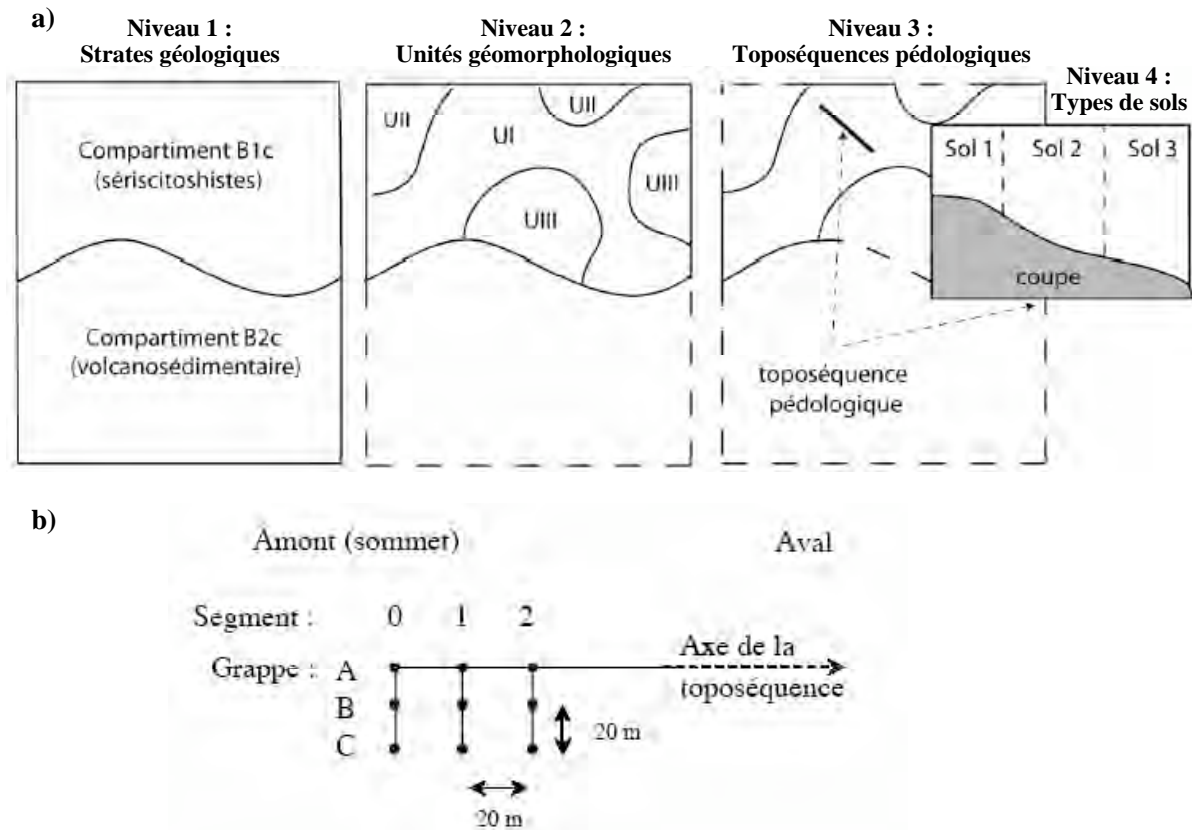


Figure 12. (a) Principe de la stratification géo-morpho-pédologique en niveaux hiérarchiques. (b) Principe de l'échantillonnage floristique par points-grappes (pg) le long des toposéquences pédologiques.

Le modèle de décomposition additive de la diversité associé à la stratification s'écrit :

$$\gamma_{total} = \beta_{comp} + \beta_{g\acute{e}om\ dans\ comp} + \beta_{pg\ dans\ g\acute{e}om} + \beta_{sol\ dans\ pg} + \beta_{seg\ dans\ sol} + \beta_{gr\ dans\ seg} + \alpha_{gr}$$

Tous les termes du modèle sont testés par des randomisations emboîtées (Anderson & Ter Braak 2003). Le modèle est ensuite simplifié en éliminant pas à pas les niveaux les moins significatifs, jusqu'à obtention d'un modèle minimal dont tous les termes sont significatifs. Dans les trois métriques de diversité (richesse, Shannon et Simpson) le modèle minimal est identique avec quatre niveaux qui expliquent une part très significative ($P \leq 0,001$) de la diversité spécifique (Tab. 1) : la diversité inter-grappes dans les segments ($\beta_{gr\ dans\ seg}/\gamma_{tot} \approx 16\%$) ; la diversité inter-segments dans les unités de sols

($\beta_{seg \text{ dans sol}}/\gamma_{tot} \approx 7\%$) ; la diversité inter-sols dans les compartiments ($\beta_{sol \text{ dans comp}}/\gamma_{tot} \approx 1,5$ à 2,5% selon les indices) ; et la diversité inter-compartiments ($\beta_{comp}/\gamma_{tot} < 1\%$).

Tableau 1. *Modèle minimal de décomposition additive de la diversité à Crique Plomb–Montagne Plomb en Guyane. *** $P \leq 0,001$ basé sur 1000 randomisations emboîtées des unités échangeables (classes) du niveau n+1 entre les unités du niveau n appartenant à une même classe de niveau n-1. Par exemple, l'effet segment (seg) est testé par randomisations des grappes (gr) entre les segments d'un même type de sols (sol).*

| | ddl | Richesse | | Shannon | | Simpson | |
|---------------------------------|------|-----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|
| | | Diversité | Pseudo-F | Diversité | Pseudo-F | Diversité | Pseudo-F |
| γ_{tot} | | 529 | | 5,2 | | 0,986 | |
| β_{comp} | 1 | 0,423 | 3,58*** | 0,0125 | 6,93*** | 0,00291 | 7,59*** |
| $\beta_{sol \text{ dans comp}}$ | 65 | 7,67 | 1,11*** | 0,117 | 1,67*** | 0,0249 | 1,86*** |
| $\beta_{seg \text{ dans sol}}$ | 382 | 40,5 | 1,05*** | 0,413 | 1,09*** | 0,0786 | 1,1*** |
| $\beta_{gr \text{ dans seg}}$ | 879 | 88,3 | 1,02*** | 0,869 | 1,04*** | 0,165 | 1,04*** |
| α_{gr} | 3968 | 392 | | 3,79 | | 0,715 | |

De manière un peu surprenante au premier abord, le niveau 2 des unités géomorphologiques apparaît non significatif ($P > 0,05$). Cependant, lorsque celui-ci est éliminé du modèle, la strate immédiatement supérieure des compartiments géologiques devient très significative. L'effet de la composition chimique du substrat géologique sur la végétation n'a pas été testé, mais ces deux compartiments reflètent deux types d'organisations paysagères bien différentes, résultant de processus de formation et d'érosion différentiels des cuirasses ferrallitiques (Le Fol 2002). Cette organisation spatiale se retrouve également dans la structure du peuplement et la texture de la canopée telle que visible à partir d'images aériennes haute résolution (Couteron *et al.* 2005).

Dans les trois métriques de diversité (richesse, Shannon et Simpson) la part de diversité intra-grappes « résiduelle » (celle qui n'est pas expliquée par les facteurs du milieu) est très importante, représentant plus de 70% de la diversité totale (α_{gr}/γ_{tot}). Cette constatation suggère au moins deux hypothèses. Premièrement, il existe des niveaux d'hétérogénéité environnementale (lumière, nutriments), plus fin que les types de sols, qui définissent des micro-habitats auxquels les espèces s'ajusteraient en fonction de leurs exigences physiologiques, notamment dans les jeunes stades de leur cycle de développement (Nicotra *et al.* 1999 ; Baraloto 2001). Deuxièmement, des mécanismes biotiques liés à la dispersion limitée des diaspores (Nathan & Müller-Landau 2000 ; Dalling 2002) ou la mise à distance du

recrutement par rapport aux adultes de même espèce (hypothèse dite de Janzen-Connell ; cf. Condit *et al.* 1992), pourraient contribuer au maintien d'une très forte diversité locale. Quantifier l'importance relative de ces mécanismes par rapport aux effets de l'environnement nécessite d'être capable d'intégrer les attendus de ces hypothèses dans le modèle de décomposition additive de la diversité.

3. Projet de recherche

Mon projet de recherche actuel peut être vu comme un exercice de *mésocéologie de la diversité des Forêts Tropicales Humides*, en référence à une terminologie employée par Maurer (1999), pour préciser qu'on s'intéresse à des processus qui opèrent à une échelle intermédiaire ('*mesoscale*' ; Holt 1993) entre le pool régional et la communauté locale — parfois également appelée *échelle du paysage* (Lawton 1999). Dans la continuité de mes travaux antérieurs, il vise plus spécifiquement à une meilleure intégration des échelles spatiales et temporelles par (1) la confrontation, dans un contexte biogéographique déterminé, de jeux de données variés, du local au régional, et (2) l'utilisation de la modélisation pour explorer les liens dynamiques entre ces échelles. Dans le cadre de mon détachement à l'Institut Français de Pondichéry (IFP) depuis fin 2007, ce projet de recherche s'intéresse prioritairement aux forêts de la région des Ghâts occidentaux dans le Sud de l'Inde, terrain d'étude privilégié de l'IFP depuis plus de 30 ans. Il reste toutefois fortement lié aux activités de l'équipe *Organisation et Dynamique des Peuplements et des Paysages* de l'UMR AMAP à Montpellier³³, sur la base d'une complémentarité thématique avec les recherches menées par cette équipe sur les forêts de Guyane, et depuis peu d'Afrique Centrale, donc une communauté d'approches, conceptuelle et méthodologique.

3.1 Cadre du projet

Le Département d'Ecologie de l'Institut Français de Pondichéry : Dès sa création en 1955, l'IFP a mené des études de végétation en Asie du Sud et du Sud-Est et notamment dans le Sud de l'Inde. On trouvera une synthèse des travaux réalisés dans les 30 premières années dans Pascal & Legris (1988). Dans une première période, les équipes de l'IFP conduisent de nombreux inventaires et études des formations végétales naturelles et des bioclimats, qui ont permis de produire des synthèses continentales sur les types de végétations, en particulier sous

³³ que je réintégrerai à l'issue de mon détachement à l'IFP en septembre 2010.

la forme de cartes. Parallèlement se développe une activité d'études palynologiques, notamment autour de l'analyse de la morphologie des grains de pollen, fossiles et actuels. A partir du milieu des années 1970, les travaux se focalisent sur la région des montagnes de la côte Sud-Ouest de la péninsule indienne, la chaîne des Ghâts occidentaux, aujourd'hui reconnue comme l'un des *hotspots* de la biodiversité mondiale (Myers 1990). A la demande des services forestiers des états du Sud de l'Inde (Karnataka, Kerala et Tamil Nadu), les inventaires de la végétation forestière de cette région s'intensifient, aboutissant à la publication d'une synthèse écologique (Pascal 1984, 1988) et d'une série de cartes détaillées de végétation, au 1/250 000^{ème} (Pascal *et al.* 1982a,b, 1984, 1992, Ramesh *et al.* 1997a, 2002), qui font encore aujourd'hui référence, notamment auprès des services forestiers. Une typologie des sols à l'échelle régionale est également entreprise (Bourgeon 1989, 1992). Sur la base de ces acquis, se développent à partir des années 1985-90 : 1) des études plus localisées sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers des Ghâts occidentaux, en particulier sur les relations sol-végétation (Bourgeon & Pascal 1986, Pascal *et al.* 1988), l'impact des exploitations sélectives (e.g. Loffeier 1988, Pélissier *et al.* 1998) et la dynamique forestière (e.g. Pascal & Pélissier 1996, Pélissier 1998, Moravie *et al.* 1999) — c'est notamment à cette époque que débutent les travaux de modélisation de la dynamique forestière à partir du site permanent de la station d'Uppangala, terrain de ma thèse de Doctorat (e.g. Moravie *et al.* 1997, Moravie 1999, Robert 2001, Moravie & Robert 2003, Robert 2003) ; 2) grâce à la création du Laboratoire d'Informatique Appliquée et de Géomatique (1994), des études spatialisées orientées vers la conservation de la biodiversité et les changements d'usage des terres (e.g. Ramesh & Pascal 1997, Ramesh *et al.* 1997b, Ramesh & Gurukkal 2007) dans les Ghâts occidentaux. Le Département d'Ecologie que je dirige depuis 2007 est fort d'une vingtaine de personnes (chercheurs, ingénieurs et techniciens), et travaille sur des projets qui représentent une chaîne opérationnelle allant de l'exploration botanique de terrain, à l'analyse et la modélisation des processus écologiques, jusqu'à des études appliquées de conservation/gestion de la biodiversité (<http://www.ifpindia.org/-Ecology-.html>).

Les forêts de la région des Ghâts occidentaux de l'Inde : Les Ghâts occidentaux forment une chaîne montagneuse qui longe la côte Sud-Ouest de l'Inde sur plus de 1 500 km, depuis l'extrême Sud (Cape Comorin) jusqu'à la latitude de Mumbai (Bombay). Bien qu'entrecoupée de passes et hérissée de sommets atteignant 2 500 m d'altitude, la chaîne des Ghâts occidentaux forme une barrière relativement continue à une altitude moyenne de 1 000 m, contre laquelle viennent se déverser les très fortes pluies de la mousson d'été. On

enregistre au niveau de la plaine côtière et des contreforts occidentaux des précipitations annuelles moyennes de l'ordre de 3 000 à 5 000 mm, atteignant assez couramment 6 000 à 8 000 mm en altitude, avec des records locaux dépassant les 10 000 mm certaines années (notamment dans la région d'Agumbe). La région est ainsi marquée par plusieurs gradients bioclimatiques forts. Le principal est lié au mouvement de flux et reflux du front de mousson qui entraîne une diminution des précipitations totales annuelles et une augmentation de la durée de la saison sèche du Sud vers le Nord. Ce gradient qui s'exprime sur une distance de plus de 1 000 km n'a que peu d'équivalents dans le monde tropical et représente une opportunité exceptionnelle pour l'étude des relations espèces-environnement à l'échelle régionale. Un second gradient pluviométrique, qui s'exprime souvent sur des courtes distances (quelques dizaines de kilomètres), correspond à la diminution rapide des pluies de mousson en fonction de la distance à la côte et du franchissement de la crête des Ghâts ; on passe de pluviométries supérieures à 5 000 mm à moins de 1 000 mm parfois en moins de 50 km. Le troisième gradient marque la diminution des températures avec l'altitude. Les forêts des Ghâts occidentaux, de par leur histoire (isolement ancien par rapport aux forêts tropicales humides d'Asie du Sud-Est) et l'existence de forts gradients climatiques, sont caractérisées par un fort taux d'endémisme spécifique.

L'interaction de ces gradients environnementaux détermine des types forestiers variés et bien documentés. Les travaux antérieurs du Département d'Ecologie de l'IFP ont débouché sur l'identification, la description détaillée et la cartographie de 19 types principaux de forêts (Pascal 1984, 1988), avec une distinction fondamentale entre types sempervirents et semi-décidus, mais aussi l'individualisation de 11 types floristiques différents dans le domaine sempervirent. Les relations dynamiques entre les types, ainsi que les formes de dégradations anthropiques ont aussi été décrites et analysées.

3.2 Objectifs, hypothèses et démarche

Le débat scientifique actuel au sujet des processus qui permettent le maintien d'un haut niveau de diversité dans les forêts tropicales tend à intégrer les approches traditionnelles de la phytogéographie (distributions et origines des flores régionales) et de la phytoécologie (analyses des relations espèces-environnement), avec celles plus théoriques de l'écologie des communautés (modèles d'assemblage et de coexistence d'espèces ; Ricklefs 1987, 2004, Lawton 1999, Gaston & Chown 2005). Sous-jacente à ce mouvement est la volonté, mise en avant par les promoteurs de la macroécologie (Brown & Maurer 1989, Brown 1995, Gaston &

Blackburn 2000), de mieux prendre en compte différentes échelles spatio-temporelles dans notre compréhension des phénomènes. On considère généralement que la structure des communautés résulte de l'interaction entre trois grands types de processus qui s'expriment à des échelles différentes (e.g. Bestelmeyer *et al.* 2003), mais avec une certaine concordance spatio-temporelle (Fig. 13) : les processus stochastiques (colonisation, dispersion) qui régissent la dynamique spatiale des populations aux échelles régionales (plusieurs centaines à quelques milliers de km²) et historiques ; le filtrage environnemental (préférences d'habitat) qui détermine les variations d'abondance des espèces à l'échelle du paysage (de quelques ha à quelques dizaines de km²), en relation avec leurs exigences en termes de niche écologique ; les interactions biotiques (compétition/facilitation) qui règlent l'organisation et la dynamique des communautés aux échelles locales d'espace (de quelques à quelques dizaines d'arbres) et de temps (une à quelques générations).

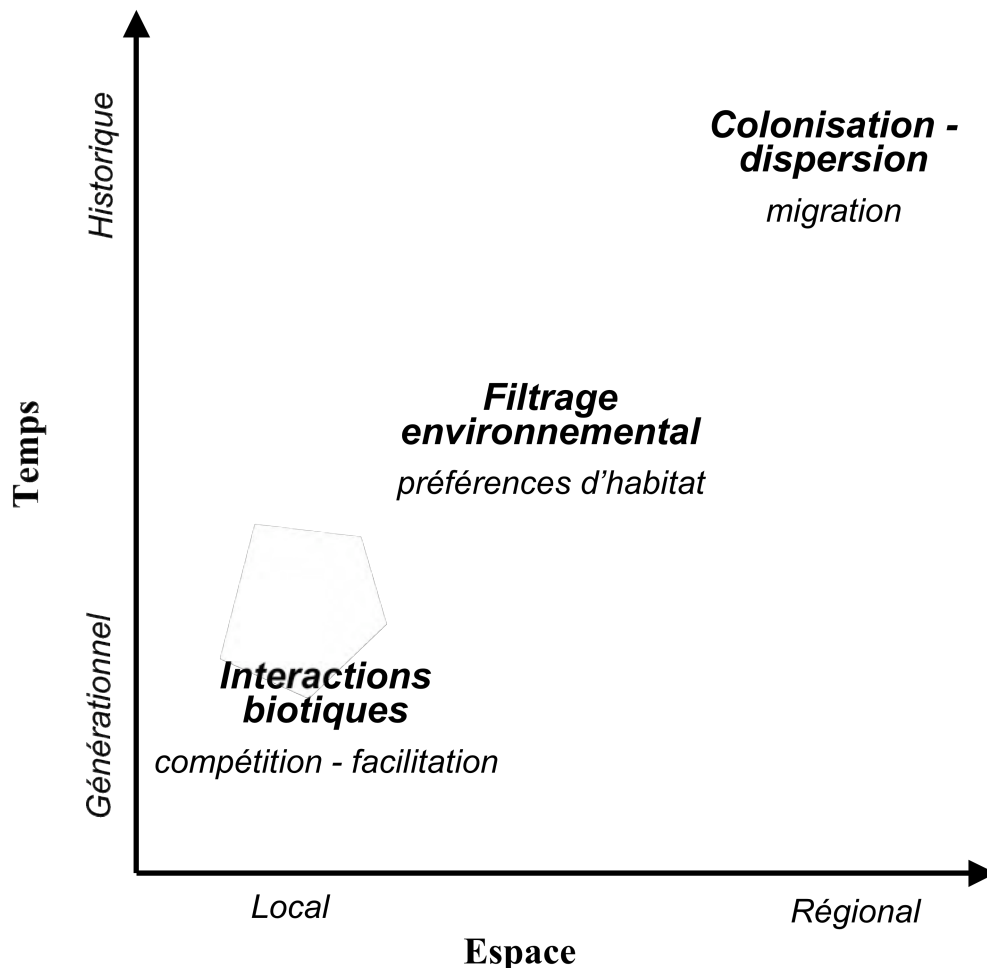


Figure 13. Schéma de l'interaction, dans l'espace et dans le temps, des processus biologiques qui maintiennent la diversité des communautés végétales, en particulier de Forêt Tropicale Humide.

L'étude de chacun de ces processus fait appel à des outils d'investigation (théories, modèles) et des types de données qui lui sont propres. L'objectif du projet consiste, dans un contexte biogéographique déterminé (les forêts des Ghâts occidentaux) pour lequel on dispose de jeux de données riches et variés (occurrences de collections d'herbier, réseaux de placettes échantillons, dispositifs permanents), à tenter de faire dialoguer les différentes approches. Ceci implique : 1) d'avoir recours à la modélisation pour générer des attendus au-delà du strict domaine d'observation, forcément restreint en temps et en espace, dont on dispose (objectif d'extrapolation/prédiction) ; 2) de faire les adaptations méthodologiques nécessaires pour rendre ces attendus compatibles avec les données disponibles (objectif de confrontation/validation). Ce programme a commencé à être déployé à travers différentes collaborations et partenariats sous la forme de trois sous-projets brièvement décrits ci-dessous.

Dispersion neutraliste et diversité bêta liée à l'environnement : Ce sous-projet s'organise autour de collaborations avec P. Couteron, F. Munoz (UMR AMAP), O. Hardy (Univ. Libre Bruxelles) et B. R. Ramesh (IFP), de la thèse de Doctorat de C. R. Beeravolu (BSTD IRD) que je co-dirige et du projet OSDA (EcoTrop-MEDD) dont j'assure la coordination. Il a pour objectif de confronter dans un même cadre d'analyse les attendus de la théorie neutraliste de la biodiversité et les variations de diversité en fonction de l'environnement (diversité bêta) issues des études empiriques. La plupart des modèles neutres spatialement implicites dérivées de la forme originelle de Hubbell (2001), s'intéresse à la distribution moyenne d'abondance des espèces qui sous-tend la notion de diversité alpha. La diversité bêta traditionnellement utilisée par les études empiriques pour rendre compte des variations de la distribution d'abondance entre échantillons (e.g. Legendre *et al.* 2005), avait jusqu'à récemment fait essentiellement l'objet d'attention dans le cadre des modèles neutres en espace continu (e.g. Chave & Leigh 2002, Condit *et al.* 2002). Ceux-ci sont cependant basés sur une hypothèse de stationnarité des noyaux de dispersions qui est peu réaliste dans un contexte d'exploration de grands domaines régionaux échantillonnés par des réseaux de placettes (Beeravolu *et al.* 2009). A la suite de Munoz *et al.* (2007b), plusieurs contributions ont proposé des modèles neutres spatialement implicites capables d'inférer des taux de migration variables en fonction des placettes d'un réseau (Etienne 2007, Munoz *et al.* 2008, Jabot *et al.* 2008). Les travaux actuellement en cours se réfèrent au modèle à trois compartiments de Munoz *et al.* (2008) qui permet de s'affranchir d'hypothèses difficilement vérifiables sur la forme de la distribution d'abondance dans la métacommunauté, en mesurant

l'isolement relatif de chaque communauté par rapport au pool régional. La statistique utilisée, dérivée du *Gst* de la génétique des populations (Nei 1973), se définit comme une dissimilarité (non pas entre deux échantillons, mais entre un échantillon et le pool régional) dont la formulation analytique peut être rendue compatible avec le cadre général de décomposition additive de la diversité présenté au paragraphe 2.2.1 (Pélissier & Couteron 2007, Pélissier *et al.* 2008). L'idée est de quantifier la part de l'isolement relatif des communautés (p.e. placettes indépendantes d'un réseau d'échantillonnage régional) attribuable à un ensemble de variables environnementales et la part résiduelle exprimant les effets de dispersion (thèse de C. R. Beeravolu). Les travaux en cours s'intéressent à la stabilité des estimations (en fonction du nombre et de la taille des placettes d'échantillonnage) et à la confrontation de jeux de données régionaux, Ghâts occidentaux et région du Canal de Panama en Amérique Centrale (données de Pyke *et al.* 2001).

Aires de distribution et assemblages d'espèces : Ce second sous-projet est en phase de démarrage autour d'une collaboration avec P. Couteron, C. Gaucherel, F. Munoz (UMR AMAP), B. R. Ramesh (IFP), le projet Post-Doctoral de V. Deblauwe (Univ. Libre Bruxelles), le projet Doctoral de Q. Renard (IFP) et le projet PI@ntNet (Agropolis Fondation) pour lequel j'assume la coordination des opérations en Inde. Il s'agit de tirer parti de la base de données des occurrences de l'IFP qui répertorie tous les points d'observations de présence d'individus enregistrés lors des nombreuses missions de prospections botaniques dans la région des Ghâts occidentaux (Ramesh and Pascal 1997)³⁴, pour modéliser les aires de distribution des espèces d'arbres des forêts sempervirentes. Les modèles de distribution d'espèces ('*Species Distribution Models*' ou SDM) sont classiquement des modèles empiriques qui établissent des relations statistiques entre des points de présence d'une espèce et un ensemble de variables environnementales prédictives (voir une synthèse dans Guisan & Zimmermann 2000), à partir desquels peuvent ensuite être dérivées des cartes d'aires potentielles ('*suitability maps*'). Une hypothèse forte qui sous-tend ces modèles est que les espèces sont en équilibre avec les conditions environnementales (Guisan & Theurillat 2000, Phillips *et al.* 2006), c'est-à-dire qu'ils ignorent les processus de dispersion et de compétition entre espèces. Ces dernières années cependant, dans un mouvement parallèle à celui de l'avènement des modèles de métacommunautés en écologie des communautés, les attendus des modèles de dispersion d'espèces (Carey 1996) ou de dynamique de métapopulations

³⁴ pour les seules espèces endémiques des Ghâts occidentaux, cette base représente plus de 10 000 points d'occurrence de 337 espèces.

(Hanski 1998) ont commencé à être introduits dans les SDM (e.g. Dullinger *et al.* 2004, Guisan & Thuiller 2005, Munoz 2006). Au-delà de l'intérêt des SDM pour des questions de conservation d'espèces menacées dans les Ghâts occidentaux (e.g. Giriraj *et al.* 2008), une perspective plus générale concerne la possibilité de reconstruire des assemblages d'espèces et de prédire d'éventuels modifications de la composition floristique des types forestiers liés aux perturbations anthropiques ou au changement climatique (e.g. Leathwick *et al.* 1996, Ferrier *et al.* 2002). Ce type d'approche qui reste très difficile à imaginer pour les FTH hyper-diversifiées, d'Amazonie ou d'Asie du Sud-Est par exemple, est tout à fait envisageable pour les forêts des Ghâts occidentaux dont les différents types ne contiennent généralement pas plus d'une centaine d'espèces. Ce sous-projet aborde donc des questions méthodologiques concernant l'analyse spatiale (Guisan *et al.* 1999, Munoz *et al.* 2007a) et la modélisation des distributions d'espèces (projet Post-Doctoral de V. Deblauwe) et des questions plus appliquées concernant la diversité des forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde (projet Doctoral de Q. Renard).

Dynamique forestière et coexistence des espèces : Il s'agit d'un sous-projet qui implique G. Vincent et P. Couteron (UMR AMAP), N. Ayyappan (IFP), la thèse de Doctorat de C. Madelaine (IFP) que je co-dirige et le projet OSDA (EcoTrop-MEDD) dont j'assure la coordination. Il a pour objectif d'étudier comment la dynamique locale, i.e. le développement individuel et les interactions entre voisins, peut faire émerger des propriétés d'ensemble d'un peuplement et notamment permettre la coexistence d'un grand nombre d'espèces en FTH. Une hypothèse courante suggère qu'en condition de ressources limitées la coexistence est possible grâce aux effets de compensation ('*trade-offs*') entre les traits d'histoire de vie des espèces³⁵ (e.g. Tilman 1994, Rees *et al.* 2001). De nombreuses preuves empiriques ont en effet démontré l'existence de différences entre espèces et ont conduit à la définition de stratégies écologiques (Grime 1974) puis de groupes fonctionnels ('*Plant Functional Types*', PFT) pour pouvoir en rendre compte dans les modèles de dynamique forestière (e.g. Purves & Pacala 2008). En milieu forestier hétérogène, notamment en FTH, les comportements de croissance restent cependant très mal prédits par les modèles déterministes de compétition pour les ressources³⁶ (e.g. Moravie *et al.* 1999, Gourlet-Fleury & Houllier 2000). Clark *et al.* (2003,

³⁵ un exemple classique est l'opposition entre les espèces pionnières à vie courte et croissance rapide et les espèces sciaphiles à vie longue et croissance lente. Cette hypothèse contredit évidemment l'hypothèse d'équivalence des modèles neutres.

³⁶ généralement lumière et espace, ce dernier étant un proxy pour la compétition symétrique pour des ressources non quantifiées (eau, éléments nutritifs, ...) dont l'effet s'ajoute à celui de la compétition asymétrique pour la ressource lumineuse.

2004) montrent en effet que ce type de modèle néglige plusieurs sources d'incertitude, notamment dans la manière dont les ressources disponibles sont quantifiées, perçues, et utilisées par les individus (variabilité d'ordre génétique, sanitaire, historique, etc.). Il en résulte une très grande stochasticité du système et une variabilité intra-spécifique qui dépasse, sans les niées, les différences entre espèces. Celles-ci seraient donc en mesure d'exploiter des niches chevauchantes et c'est la stochasticité du système, i.e. l'interaction entre la variabilité des ressources et la variabilité des réponses individuelles, qui permettrait la coexistence. Ce sous-projet aborde ces questions sur la base de données longitudinales de croissance en diamètre (couvrant une 20^{aine} d'années) sur le dispositif permanent de la forêt d'Uppangala en Inde et de données issues d'analyses synchroniques de la morphologie tridimensionnelle des individus (thèse de C. Madelaine). Ce travail développe les notions de plasticité, stratégies et trajectoires de croissance³⁷, à travers l'étude des séries d'accroissement et des variations des relations allométriques de quatre espèces principales. Il s'appuie également sur un modèle tridimensionnel individu-centré de simulation de la dynamique forestière (Stretch sous Capsis ; <http://capsis.cirad.fr/>) pour étudier le comportement du système à plus long terme.

3.3 Perspectives

Mes perspectives à moyen terme (5 à 10 ans) s'inscrivent dans le cadre du projet scientifique quadrienal (2011-2014) de l'UMR AMAP que je rejoindrai à l'issue de mon détachement en Inde, fin 2010. Plus précisément, je suis candidat dans ce projet à la co-Direction de l'équipe "*Organisation et Dynamique des Peuplements et des Paysages Végétaux*". L'objectif général de l'équipe est de comprendre, modéliser puis prédire, à différentes échelles spatio-temporelles, l'organisation et la dynamique des couverts végétaux, essentiellement forestiers et agro-forestiers. Les trois questions de recherche que se propose d'aborder cette équipe sont : 1) comment la modélisation de la dynamique locale peut permettre une compréhension de la dynamique d'ensemble d'un peuplement, notamment certaines de ces propriétés émergentes (distribution spatiaux-temporelle des individus, des trouées, des diamètres, hauteurs et biomasse ; coexistence des espèces en fonction de leur stratégies et trajectoires de croissance) ; 2) dans quelle mesure l'étude de ces propriétés d'ensemble peut être menée à grande échelle pour des peuplements hétérogènes ou peu

³⁷ C'est-à-dire à la fois les attributs spécifiques de l'allocation préférentielle des ressources à la croissance en hauteur, diamètre, taille et surface de couronnes (stratégie), leur séquence en fonction des stades de développement (trajectoire) et leur variabilité (plasticité) en réponse aux changements des conditions environnementales locales pour un stade donné (C. Madelaine non publié).

documentés (tropicaux notamment) au travers du couplage entre l'observation spatiale (télédétection optique, radar, laser), la reconnaissance de formes et la modélisation dynamique ; comment ce type d'approche peut permettre d'inférer des paramètres de structure ou de fonctionnement pour différents types de peuplements ; 3) comment la modélisation de la dynamique peut être couplée à celle du fonctionnement, de façon à contribuer, à grande échelle (peuplements, mosaïques de peuplements, paysages végétaux), à l'évaluation de la variabilité spatio-temporelle des bilans de biomasse et de carbone, et à la prédiction de la réaction (vulnérabilité, résilience) de certains écosystèmes au forçage environnemental.

En termes de recherche, ma participation personnelle à ce projet s'intéressera à la *contribution des stratégies de croissance et de développement tridimensionnel (architectural) à la dynamique des peuplements forestiers hétérogènes (FTH) et à la coexistence des espèces*, sous-thème dont j'aurai la responsabilité. L'enjeu est de documenter des trajectoires de croissance et de variations des relations allométriques au cours des stades de développement, à partir desquelles sera analysée l'importance relative des facteurs déterministes (environnementaux ou spécifiques) et stochastiques (individuels) et leurs conséquences sur la dynamique des peuplements, les bilans de biomasse et la coexistence des espèces. Ce projet, qui s'inscrit dans une continuité par rapport au travail actuel autour de la thèse de Doctorat C. Madelaine (cf. § 3.2 ci-dessus et les sujets des stages en cours de T. Flavenot et P. Ploton, page 20), engagera des collaborations étroites avec les deux autres équipes de l'UMR, "*Diversité des plantes et des écosystèmes végétaux*" (thème "*Ecologie des communautés*") et "*Diversité, fonctionnement et évolution des architectures végétales*" (thèmes "*Trajectoires ontogénétiques*" et "*Plasticité architecturale*").

4. Références citées

- Abrams, P. A. 2001. A world without competition. *Nature* **412**: 858-859.
- Alexandre, D. Y. 1982. Etude de l'éclaircissement du sous bois d'une forêt dense humide sempervirente (Taï, Côte d'Ivoire). *Acta Oecologica/Ecologia Generalis* **4**: 407-447.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**: 32-46.
- Anderson, M. J. and Ter Braak, C. J. F. 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation* **73**: 85-113.
- Ashton, P. S. 1964. Ecological studies in the mixed dipterocarp forest of Brunei State. *Oxford Forestry Memoirs* **25**: 1-74.
- Aubréville, A. 1938. La forêt coloniale : les forêts d'Afrique Occidentale Française. *Annales de l'Académie des Sciences Coloniales* **9**: 1-245.
- Austin, M. P., Ashton, P. S. and Greig-Smith, P. 1972. The application of quantitative methods to vegetation survey. III - A re-examination of rain forest data from Brunei. *Journal of Ecology* **60**: 309-324.

- Baraloto, C., 2001. *Tradeoffs between neotropical tree seedling traits and performance in constraining environments*. PhD Thesis, Univ. Michigan. 302 pp.
- Barbier, N., Couteron, P., Proisy, C. and Malhi, Y. 2009. The variation of apparent crown size and canopy heterogeneity across lowland Amazonian forests. *Global Ecology and Biogeography*, sous presse.
- Beeravolu, C. R., Couteron, P., Pélissier, R. and Munoz, F. 2009. Studying species communities from the neutral standpoint: state of the art and prospects. *Ecological Modelling*, doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.06.041.
- Bell, G. 2003. The interpretation of biological surveys. *Proceedings of the Royal Society of London* **B270**: 2531-2542.
- Bestelmeyer, B. T., Miller, J. R. and Wiens, J. A. 2003. Applying species diversity theory to land management. *Ecological Applications* **13**: 1750-1761.
- Bormann, F. H. and Likens, G. E. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystems*. Springer, New York.
- Botkin, D. B., Janak, J. F. and 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, India. 204 pp.
- Bourgeon, G. 1992. *Les sols rouges de l'Inde péninsulaire méridionale: pédogenèse fersiallitique sur socle cristallin en milieu tropical*. Institut Français de Pondichéry, India. 271 pp.
- Bourgeon, G. and Pascal, J.-P. 1986. Influence des héritages morphopédologiques dans la répartition des formations forestières : région de Sorab-Siddapur (Inde du sud). *Bois et Forêts des Tropiques* **214**: 3-21.
- Bray, J. R. and Curtis, J. T. 1957. The ordination of upland forest communities in southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**: 325-349.
- Brokaw, N. V. L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. Pp. 101-108 In E. G. J. Leigh, A. S. Rand and D. M. Windsor (Eds.). *Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago and London. 269 pp.
- Brown, J. H. and Maurer, B. A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* **243**: 1145-1150.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. and West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**: 1771-1789.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* **15**: 40-42.
- Carey, P.D. 1996. DISPERSE: a cellular automaton for predicting the distribution of species in a changed climate. *Global Ecology and Biogeography Letter* **5**: 217-226.
- Chave, J. 1999. Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model. *Ecological Modelling* **124**: 233-254.
- Chave, J. 2001. Spatial patterns and persistence of woody plant species in ecological communities. *The American Naturalist* **157**: 51-65.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* **7**: 241-253.
- Chave, J. and Leigh, E. G. J. 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* **62**: 153-158.
- Chazdon, R. L. and Field, C. B. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* **73**: 525-532.
- Chazdon, R. L. and Denslow, J. S. 2002. Floristic composition and species richness. Pp. 513-522 In R. L. Chazdon and T. C. Whitmore (Eds.). *Foundations of tropical forest biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chazdon, R. L. and the Earl of Cranbrook 2002. Tropical naturalists of the sixteenth through nineteenth centuries. Pp. 5-14 In R. L. Chazdon and T. C. Whitmore (Eds.). *Foundations of tropical biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chessel, D. 1992. *Echanges interdisciplinaires en analyse des données écologiques*. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Univ. Claude Bernard, Lyon. 107 pp.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 343-366.
- Clark, D. A. and Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecological Monographs* **62**: 315-344.
- Clark, D. B., Clark, D. A. and Read, J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* **86**: 101-112.
- Clark, D. B., Palmer, M. W. and Clark, D. A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* **80**: 2662-2675.
- Clark, J. S., Mohan, J., Dietze, M. and Ibanez, I. 2003. Coexistence: how to identify trophic trade-offs. *Ecology* **84**: 17-31.

- Clark, J. S., LaDeau, S. and Ibanez, I. 2004. Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis. *Ecological Monographs* **74**: 415-442.
- Condit, R., Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a Neotropical forest. *The American Naturalist* **140**: 261-286.
- Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* **152**(4): 495-509.
- Condit, R., Pitman, N. C. A., Leigh, E. G. J., Chave, J., Terborgh, J., Foster, M. S., Nunez Vargas, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H., Losos, E. and Hubbell, S. P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* **295**: 666-669.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine mammals and rain forest trees. Pp. 298-312 In P. J. Den Boer and G. R. Gradwell (Eds.). *Dynamics and populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Connell, G. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- Coomes, D. A., Duncan, R. P., Allen, R. B. and Truscott, J. 2003. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecology Letters* **6**: 980-989.
- Couteron, P. 2002. Quantifying change in patterned semi-arid vegetation by Fourier analysis of digitised aerial photographs. *International Journal of Remote Sensing* **23**: 3407-3425.
- Couteron, P. and Ollier, S. 2005. A generalized, variogram-based framework for multiscale ordination. *Ecology* **86**: 828-834.
- Couteron, P. and Pélissier, R. 2004. Additive partitioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos* **107**: 215-221.
- Couteron, P., Pélissier, R., Mapaga, D., Molino, J.-F. and Tellier, L. 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **172**: 89-108.
- Couteron, P., Pélissier, R., Nicolini, E. and Paget, D. 2005. Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *Journal of Applied Ecology* **42**: 1121-1128.
- Cressie, N. A. C. 1993. *Statistics for spatial data*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 900 pp.
- Crist, T. O., Veech, J. A., Gering, J. C. and Summerville, K. S. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha-, beta-, and gamma-diversity. *The American Naturalist* **162**: 734-743.
- Curtis, J. T. and McIntosh, R. P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border of Wisconsin. *Ecology* **32**: 476-496.
- Daget, P. and Godron, M. 1982. *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris. 163 pp.
- Dalling, J. W., Muller-Landau, H., Wright, H. C. and Hubbell, S. P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 714-727.
- Davis, T. A. W. and Richards, P. W. 1933-34. The vegetation of the Moraballi creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I (1933) *Journal of Ecology* **21**: 350-384. Part II (1934) *Journal of Ecology* **22**: 106-155.
- de Liocourt, F. 1898. De l'aménagement des Sapinières. *Bulletin de la Société Forestière de Franche Comté et des provinces de l'est, tome IV*: 396-409 et 645-647.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* **Suppl. 12**: 47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 431-451.
- Désiré, M., Magri, M.-H. and Solari, A. 2007. *Interprétation des facteurs d'impact du Journal Citation Report® Science Edition 2007 - Référentiel Notoriétés 2007*. INRA, Jouy-en-Josas. 234 pp.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* **38**: 209-221.
- Dullinger, S., Dirnbock, T. and Grabherr, G. 2004. Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology* **92**: 241-252.
- Eggeling, W. J. 1947. Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *Journal of Ecology* **34**: 20-87.
- Elouard, C., Pélissier, R., Houllier, F., Pascal, J.-P., Durand, M., Aravajy, S., Moravie, M.-A., Gimaret-Carpentier, C. and Ramesh, B. R. 1997. Monitoring the structure and dynamics of a dense moist evergreen forest in the Western Ghats (Kodagu District, Karnataka, India). *Tropical Ecology* **38**: 193-214.
- Enquist B. J. & Niklas, K. J. 2001. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature* **410**: 655-660
- Enquist B. J., Brown J. H. & West G. B. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* **395**: 163-165.
- Etienne, R. S. 2005. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters* **8**: 253-260.

- Etienne, R. S. 2007. A neutral sampling formula for multiple samples and "exact" test of neutrality. *Ecology Letters* **10**: 608-618.
- Etienne, R. S. and Olff, H. 2004. A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecology Letters* **7**: 170-175.
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J. J., Van Burskirk, J. and McCollum, S. A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* **147**: 282-286.
- Ferrier, S., Drielsma, M., Manion, G. & Watson, G. 2002. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in north-east New South Wales. II. Communitylevel modelling. *Biodiversity and Conservation* **11**: 2309-2338.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. and Williams, C. B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* **12**: 42-58.
- Flahault, C. and Schröter, C., 1910. *Nomenclature phytogéographique*. Rapports et propositions du 3ème Congrès International de Botanique de Bruxelles. Zucher & Furrer, Zurich.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Van Pelta, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keetona, W. S., Shawh, D. C., Biblea, K. and Chen, J. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* **155**: 399-423.
- Gaston, K. J. and Blackburn, T. M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K. J. and Chown, S. L. 2005. Neutrality and niche. *Functional Ecology* **19**: 1-6.
- Gauch, H. G., Jr. 1973. The relationship between sample similarity and ecological distance. *Ecology* **54**: 618-622.
- Gause, G. F. 1937. Experimental populations of microscopic organisms. *Ecology*, **18**: 173-179.
- Gimaret-Carpentier, C., Péliissier, R., Pascal, J.-P. and Houllier, F. 1998a. Sampling strategies for the assesment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science* **9**: 161-172.
- Gimaret-Carpentier, C., Chessel, D. and Pascal, J.-P. 1998b. Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* **138**: 97-112.
- Giriraj, A., Irfan-Ullah, M., Ramesh, B. R., Karunakaran, P. V., Jentsch, A. and Murthy, M. S. R. 2008. Mapping the potential distribution of *Rhododendron arboreum* Sm. ssp. *nilagiricum* (Zenker) Tagg (Ericaceae), an endemic plant using ecological modelling. *Current Science* **94**: 1605-1612.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **53**: 7-26.
- Goodall, D. W. 1953-54. Objective methods for the classification of vegetation. I (1953) The use of positive interspecific correlation. *Australian Journal of Botany* **1**: 39-63. III (1954) An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany* **2**: 304-324.
- Goodland, R. J. 1975. The tropical origin of ecology: Eugen Warming's jubilee. *Oikos* **26**: 240-245.
- Goreaud, F. and Péliissier, R. 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. *Journal of Vegetation Science* **10**: 433-438.
- Goreaud, F. and Péliissier, R. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: population independence vs. random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science* **14**: 681-692.
- Gourlet-Fleury, S. 1997. *Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française)*. Thèse de Doctorat, Univ. Claude Bernard, Lyon. 274 pp.
- Gourlet-Fleury, S. and Houllier, F. 2000. Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **131**: 269-289.
- Gourlet-Fleury, S., Guehl, J. M. and Laroussinie, O. 2004. *Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier SAS, Paris. 311 pp.
- Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**: 26-31.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* **52**: 107-145.
- Guisan, A. & Theurillat, J.-P. 2000. Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? *Phytocoenologia* **30**: 353-384.
- Guisan, A. and Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**: 993-1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling* **135**: 147-186.
- Guisan, A., Weiss, S.B. and Weiss, A.D. 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant distribution. *Plant Ecology* **143**: 107-122.

- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **165**: 131-137.
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A. and Tomlinson, P. B. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Berlin, Springer Verlag. 441 pp.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**: 41-49.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London. 892 pp.
- Hartshorn, G. S. 1978. Treefall and tropical forest dynamics. Pp. 617-638 In P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman (Eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York.
- Hill, M. O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* **61**: 225-235.
- Hill, J. L. and Hill, R. A. 2001. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography* **25**: 326-354.
- Hirsch, J. E. 2005. An index to quantify an individual's scientific research output. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **102**: 16569-16572.
- Holt, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. Pp 77-88 In Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (Eds.), *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Houllier, F. 1992. Analyse et modélisation de la dynamique des peuplements forestiers - Applications à la gestion des ressources forestières. Habilitation à Diriger des Recherches, Univ. Claude Bernard, Lyon. 67pp.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* **203**: 1299-1309.
- Hubbell, S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical forests and coral reefs. *Coral Reefs* **16**: 9-21.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton & Oxford. 375 pp.
- Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1986. Biology, change, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Pp. 314-329 In J. Diamond and T. J. Case (Eds.). *Community ecology*. Harper & Row, New York.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J. and Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* **283**: 554-557.
- Hurtt, G. C. and Pacala, S. W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* **176**: 1-12.
- Hutchinson 1957. Concluding remarks. Pp 415-427 In Proceedings of CSH Symposia on Quantitative Biology, "Population Studies: Animal Ecology and Demography", Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY.
- Hutter, S. 2001. Stratification géomorphologique du massif de Counami. Mémoire de Maîtrise de Géographie, Univ. Paul Valéry, Montpellier. 67 pp.
- Jabot, F., Etienne, R. S. and Chave, J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* **117**: 1308-1320.
- Jaccard, P. 1900. Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles* **36**: 87-130.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* **104**: 501-528.
- Kimura, M. 1968. Genetic variability in a finite population due to mutational production of neutral nearly neutral isoalleles. *Genetics Research* **11**: 247-269.
- Kohyama, T. 1992. Density-size dynamics of trees simulated by a one-sided competition multi-species model of rain forest stands. *Annals of Botany* **70**: 451-460.
- Kohyama, T., Suzuki, M., Partomihardjo, T., Yamada, T. and Kubo, T. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* **91**: 797-806.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**: 5-13.
- Lawton, J.H. (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**: 177-192.
- Leathwick, J.R., Whitehead, D. and McLeod, M. 1996. Predicting changes in the composition of New Zealand's indigenous forests in response to global warming: a modelling approach. *Environmental Software* **11**: 81-90.
- Le Fol, J., 2002. *Etude géomorphologique des sites de Paracou, Crique Plomb, Piste de Saint-Elie*. Mémoire de DEA de Géographie, Environnement et Paysage. Univ. du Mirail, Toulouse. 126 pp.
- Legendre, P. and Anderson, M. J. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* **69**: 1-24.
- Legendre, P. and Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam. 853 pp.

- Legendre, P., Borcard, D. and Peres-Neto, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75**: 435-450.
- Lescure, J. P. and Boulet, R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* **17**: 155-164.
- Lieberman, M., Lieberman, D. and Peralta, R. 1989. Forests are not just Swiss cheese: stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* **70**: 550-552.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Peralta, R. and Hartshorn, G. S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* **11**: 161-178.
- Loffeier, M. E. 1988. Reconstitution après exploitation sélective en forêt sempervirente du Coorg (Inde). *Acta Oecologica/Ecologia Generalis* **9**: 69-87.
- Loffeier, M. E. 1989. *Sylviculture et sylvigénèse en forêt sempervirente du Coorg (sud-ouest de l'Inde)*. Institut Français de Pondichéry, Inde. 211 pp.
- Losos, E. and Leigh, E. G. J. 2004. *Tropical Forest Diversity and Dynamism - Finding from a large-scale plot network*. The University of Chicago Press, Chicago. 645 pp.
- MacArthur, R. H. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* **101**: 377-385.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the Tropics. *Biological Journal of the Linnean Society* **1**: 19-30.
- Madelaine, C., Pélissier, R., Vincent, G., Molino, J.-F., Sabatier, D., Prévost, M.-F. and de Namur, C. 2007. Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 277-287.
- Magnussen, S., Pélissier, R. and Ramesh, B. R. 2006. An assessment of sample-based estimators of tree species richness in two wet tropical forest compartments in Panama and India. *International Forestry Review* **8**: 417-431.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., Malden, USA. 256 pp.
- Martinez-Ramos, M. and Alvarez-Buylla, E. R. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science* **3**: 400-406.
- Maurer, B. A. 1999. *Untangling Ecological Complexity: The Macroscopic Perspective*. University of Chicago Press, Chicago. 251 pp.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. and Bauhus, J. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* **218**: 1-24.
- Meyer, H.A., 1953. *Forest Mensuration*, Pennsylvania University Press.
- Molino, J.-F. and Sabatier, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* **294**: 1702-1704.
- Moran, P. A. P. 1958. Random processes in genetics. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* **54**: 60-72.
- Moravie, M.-A. 1999. *Un modèle d'arbre dépendant des distances pour l'étude des relations entre la dynamique et la structure spatiale d'une forêt dense sempervirente*. Thèse de Doctorat, Univ. Claude Bernard, Lyon. 225 pp.
- Moravie, M.-A. and Robert, A. 2003. A model to assess relationships between forest dynamics and spatial structure. *Journal of Vegetation Science* **14**: 823-834.
- Moravie, M.-A., Durand, M. and Houllier, F. 1999. Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management* **117**: 221-240.
- Moravie, M.-A., Pascal, J.-P. and Auger, P. 1997. Investigating canopy regeneration processes through individual-based spatial models: application to a tropical rain forest. *Ecological Modelling* **104**: 241-260.
- Muller-Landau, H., Condit, R., Chave, J., Thomas, S. C., Bohlman, S. A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R. B., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K. E., Hart, T., Hubbell, S. P., Itoh, A., Kassim, A. R., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Makana, J.-R., Ohkubo, T., Sukumar, R., Sun, I.-F., Supardi, N. M. N., Tan, S., Thompson, J., Valencia, R., Munoz, G. V., Wills, C., Yamakura, T., Chuyong, G., Dattaraja, H. S., Esufali, S., Hall, P., Hernandez, C., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Suresh, H. S., Thomas, D., Vallejo, M. I. and Ashton, P. 2006a. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* **9**: 575-588.

- Muller-Landau, H. C., Condit, R. S., Harms, K. E., Marks, C. O., Thomas, S. C., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Co, L., Davies, S., Foster, R. B., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hart, T., Hubbell, S. P., Itoh, A., Abd. Rahman, K., Kenfack, D., LaFrankie, J. V., Lagunzad, D., Lee, H. S., Losos, E., Makana, J.-R., Ohkubo, T., Samper, C., Sukumar, R., Sun, I.-F., Nur Supardi, M. N., Tan, S., Thomas, D., Thompson, J., Valencia, R., Vallejo, M. I., Villa Munoz, G., Yamakura, T., Zimmerman, J. K., Dattaraja, A. S., Esufali, S., Hall, P., He, F., Hernandez, C., Kiratiprayoon, K., Suresh, H. S., Wills, C. and Ashton, P. 2006b. Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models. *Ecology Letters* **9**: 589-602.
- Munoz, F., 2006. *Distribution régionale des espèces et dynamique des métapopulations : Modèle hiérarchique d'habitat et inférence du taux relatif extinction/colonisation*. Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier 2. 247 pp.
- Munoz, F., Cheptou, P. O. and Kjellberg, F. 2007a. Spectral analysis of distribution maps provides insights into metapopulation dynamics. *Ecological Modelling* **105**: 314-322.
- Munoz, F., Couteron, P., Ramesh, B. R. and Etienne, R. S. 2007b. Estimating parameters of neutral communities: from one single large to several small samples. *Ecology* **88**: 2482-2488.
- Munoz, F., Couteron, P. and Ramesh, B. R. 2008. Beta-diversity in spatially implicit neutral models: a new way to assess species migration. *The American Naturalist* **172**: 116-127.
- Myers, N. 1990. The biodiversity challenge: expanded hot-spot- analysis. *The Environmentalist* **10**: 243-256.
- Nathan, R. and Muller-Landau, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 278-285.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **70**: 3321-3323.
- Newbery, D. M. and Proctor, J. 1984. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Journal of Ecology* **72**: 475-493.
- Nicolini, E., Caraglio, Y., Péliissier, R., Leroy, C. and Roggy, J.-C. 2003. Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpinaceae). *Annals of Botany* **92**: 97-105.
- Nicotra, A. B., Chazdon, R. L. and Iriarte, S. V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* **80**: 1908-1926.
- Noy-Meir, I. and Van Der Maarel, E. 1987. Relations between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives. *Vegetatio* **69**: 5-15.
- Noy-Meir, I. and Whittaker, R. H. 1977. Continuous multivariate methods in community analysis: some problems and developments. *Vegetatio* **33**: 79-98.
- Oldeman, R. A. A. 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. ORSTOM, Paris. 204 pp.
- Oldeman, R. A. A. 1990. *Forests: elements of silvology*. Springer Verlag, Berlin. 624 pp.
- Oldeman, R. A. A. and van Dijk, J. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. Pp. 21-65 In J. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore and M. Hadley (Eds.). *Rain Forest Regeneration and Management*. Parthenon Publishing Group, Carnford.
- Oliver, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* **3**: 153-168.
- Ollier, S., 2004. *Des outils pour l'intégration des contraintes spatiales, temporelles et évolutives en analyse des données écologiques*. Thèse de Doctorat, Univ. Lyon 1. 272 pp.
- Ollier, S., Chessel, D., Couteron, P., Péliissier, R. and Thioulouse, J. 2003. Comparing and classifying one-dimensional spatial patterns: an application to laser altimeter profiles. *Remote Sensing of Environment* **85**: 453-462.
- ONU 1992. *Déclaration de Rio sur l'environnement et le développement*. Principes de gestion des forêts. Sommet Planète Terre, Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement tenue à Rio de Janeiro du 3 au 14 juin 1992.
- ONU 2007. *Convention cadre sur le changement climatique*. Rapport de la treizième session de la Conférence des Parties tenue à Bali du 3 au 15 décembre 2007.
- Palmer, M. W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica*, **29**: 511-530.
- Pardé, J. and Bouchon, J. 1988. *Dendrométrie*. ENGREF, Nancy. 328 pp.
- Pascal, J.-P. 1984-88. *Les forêts denses humides sempervirentes des Ghâts occidentaux de l'Inde : écologie, structure, floristique, succession*. Institut Français de Pondichéry, Inde. 318 pp. Version anglaise (1988). 345 pp.
- 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**: 237-249.
- Pascal, J.-P. and Legris, P. 1988. L'Institut Français de Pondichéry : trente ans de recherche en Inde. *Bois et Forêts des Tropiques* **216**: 3-19.

- Pascal, J.-P. and Pélissier, R. 1996. Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in southwest India. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 195-218.
- Pascal, J.-P., Sunder, S. and Meher-Homji, V. M. 1982a. *Forest Map of South India - Map 2: Shimoga*. Institut Français de Pondicherry, Inde.
- Pascal, J.-P., Sunder, S. and Meher-Homji, V. M. 1982b. *Forest Map of South India - Map 3: Mercara-Mysore*. Institut Français de Pondichéry, Inde.
- Pascal, J.-P., Sunder, S. and Meher-Homji, V. M. 1984. *Forest Map of South India – Map 1: Belgaum – Darwar –Panaji*. Inde, Institut Français de Pondichéry, Inde.
- Pascal, J.-P., Ramesh, B. R. and Bourgeon, G. 1988. The "Kan Forests" of the Karnataka plateau (India): structure and floristic composition, trends in the changes due to their exploitation. *Tropical Ecology* **29**: 9-23.
- Pascal, J.-P., Ramesh, B. R. and Kichenassamy, K. 1992. *Forest Map of South India – Map 4: Bangalore – Salem*. Institut Français de Pondichéry, Inde.
- Pélissier, R. 1995. *Relations entre l'hétérogénéité spatiale et dynamique de renouveau d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala, Ghâts occidentaux de l'Inde)*. Thèse de Doctorat, Univ. Lyon 1, 236 pp.
- Pélissier, R. 1997. *Hétérogénéité spatiale et dynamique d'une forêt dense humide dans les Ghâts occidentaux de l'Inde*. Institut Français de Pondichéry, Inde. 148 pp.
- Pélissier, R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots in a South Indian moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 1-16.
- Pélissier, R. 2003-. *diversity.R : an R package for the analysis of species diversity*. <http://pelissier.free.fr/Diversity.html>.
- Pélissier, R. and Couteron, P. 2007. An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology* **95**: 294-300.
- Pélissier, R. and Goreaud, F. 2001. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *Journal of Vegetation Science* **12**: 99-108.
- Pélissier, R. and Pascal, J.-P. 2000. Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 429-446.
- Pélissier, R. and Riéra, B. 1993. Dix ans de dynamique d'une forêt dense humide de Guyane française. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **48**: 21-33.
- Pélissier, R., Dray, S. and Sabatier, D. 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology* **162**: 143-156.
- Pélissier, R., Couteron, P. and Dray, S. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology* **89**: 3227-3232.
- Pélissier, R., Couteron, P., Dray, S. and Sabatier, D. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology* **84**: 242-251.
- Pélissier, R., Pascal, J.-P., Houllier, F. and Laborde, H. 1998. Impact of selective logging on the dynamics of a low elevation dense moist evergreen forest in the Western Ghats (South India). *Forest Ecology and Management* **105**: 107-119.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. and Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**: 231-259.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* **100**: 33-46.
- Pickett, S. T. A. and White, P. S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando, Academic Press.
- Poore, M. E. D. 1968. Studies in Malaysian rain forest - The forest of triassic sediments in Jengka forest reserve. *Journal of Ecology* **56**: 143-196.
- Poorter, L., Bongers, F., Van Rompaey, R. S. A. R. and de Klerk, M. 1996. Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management* **84**: 61-69.
- Pretzsch, H. 2006. Species-specific allometric scaling under selfthinning. Evidence from long-term plots in forest stands. *Oecologia* **146**: 572-583.
- Pretzsch, H. and Biber, P. 2005. A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. *Forest Science* **51**: 304-3280.
- Proisy, C., Couteron, P., Pélissier, R., Barbier, N. and Engel, J. 2007. Monitoring canopy grain of tropical forest using Fourier-based textural ordination (FOTO) of very high resolution images. Pp 4324-4326 in *Proceedings of the International Geoscience And Remote Sensing Symposium, IGARSS 2007*, IEEE International.

- Proisy, C., Couteron, P. and Fromard, F. 2007. Predicting and mapping mangrove biomass from canopy grain analysis using Fourier-based textural ordination of IKONOS images. *Remote Sensing of Environment* **109**: 379-392.
- Puig, H. 2001. *La forêt tropicale humide*. Paris, Belin. 447 pp.
- Purves, D. and Pacala, S. 2008. Predictive models of forest dynamics. *Science* **320**: 1452-1453.
- Pyke, C. R., Condit, R., Aguilar, S. and Lao, S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* **12**: 553-566.
- Raunkiaer, C., 1905. *Types biologiques pour la géographie botanique*. Bulletin annuel n°5, Académie Royales des Sciences et des Lettres du Danemark, Copenhagen.
- Ramesh, B. R. and Pascal, J.-P. 1997. *Atlas of endemics of the Western Ghats (India). Distribution of tree species in the evergreen and semievergreen forests*. Institut Français de Pondicherry, Pondicherry, India. 403 pp.
- Ramesh, B. R. and Gurukkal, R. 2007. *Forest landscapes of the Southern Western Ghats, India: biodiversity, human ecology and management strategies*. Institut Français de Pondichéry, Inde. 298 pp.
- Ramesh, B. R., de Franceschi, D. and Pascal, J.-P. 1997a. *Forest Map of South India – Map 6: Thiruvananthapuram – Tirunelveli*. Institut Français de Pondichéry, Inde.
- Ramesh, B. R., Menon, S. and Bawa, K. S. 1997b. A vegetation based approach to biodiversity gap analysis in the Agastyamalai region, Western Ghats, India. *Ambio* **26**: 529-536.
- Ramesh, B. R., de Franceschi, D. and Pascal, J.-P. 2002. *Forest Map of South India – Map 5: Coimbatore – Thrissur*. Institut Français de Pondichéry, Inde.
- Reineke, L. H. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* **46**: 627-638.
- Réjou-Méchain, M., Péliissier, R., Gourlet-Fleury, S., Couteron, P., Nasi, R. and Thompson, J. D. 2008. Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *Journal of Tropical Ecology* **24**: 663-674.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. and Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* **293**: 650-655.
- Richards, P. W. 1996. *The tropical rain forest - 2nd edition*. Cambridge University Press, Cambridge. 575 pp. First edition in 1952.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* **235**: 167-171.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* **7**: 1-15.
- Riéra, B. 1983. Chablis et cicatrization en forêt guyanaise. Univ. Paul Sabatier, Toulouse. 191 pp.
- Riéra, B., Péliissier, R. and Houllier, F. 1998. Caractérisation d'une mosaïque forestière et de sa dynamique en forêt tropicale humide sempervirente. *Biotropica* **30**: 251-260.
- Ripley, B. D. 1981. *Spatial statistics*. Wiley, New-York. 252 pp.
- Robert, A. 2001. *Modélisation de l'effet de la topographie sur la dynamique et la structure de peuplements forestiers hétérogènes*. Thèse de Doctorat, Univ. Claude Bernard, Lyon. 220 pp.
- Robert, A. 2003. Simulation of the effect of topography and tree falls on stand dynamics and stand structure of tropical forests. *Ecological Modelling* **167**: 287-303.
- Sabatier, D., Grimaldi, M., Prévost, M.-F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M. and Curmi, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* **131**: 81-108.
- Saunders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, **925**: 243-282.
- Schemske, D. W. 2002. Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. Pp 163-173 In R. L. Chazdon and T. C. Whitmore (Eds.) *Foundations of tropical forest biology. Classic papers with commentaries*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Schimper, A. F. W. 1898-1903. *Planzengeographie auf physiologischer grundlage*. Gustav Fisher, Jena. English version by W. R. Fisher (1903) Clarendon Press, Oxford. 839 pp.
- Shugart, H. H. 1984. *A theory of forest dynamics - The ecological implications of forest succession model*. Springer-Verlag, New York. 278 pp.
- Schupp, E. W., Howe, H. F., Augspurger, C. K. and Levey, D. J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* **70**: 562-564.
- Simberloff, D. and Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**: 115-43.
- Solé, R. V. and Manrubia, S. C. 1995. Are rainforests self-organized in a critical state? *Journal of Theoretical Biology* **173**: 31-40.
- Spies, T. A. 1998. Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Science* **72**: 34-39.
- Spies, T. A. and Franklin, J. F. 1988. Old-growth and forest dynamics in the Douglas-Fir region of western Oregon and Washington. *National Areas Journal* **8**: 190-201.

- Storch, D., Marquet, P. A. and Brown, J. H. 2007. *Scaling Biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge. 470 pp.
- Ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Phillips, O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., Von Hildebrand, P. and Vasquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* **443**: 444-447.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**: 2-16.
- Trochain J.-L. 1957. Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bulletin Institut d'Etudes Centrafricaines* **13-14**: 55-93.
- Tuomisto, H. and Ruokolainen, K. 1994. Distribution of Pterodophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* **5**: 25-34.
- Valencia, R., Balslev, H. and Paz Y Mino, G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* **3**: 21-28.
- Van Steenis, C. G. J. (1958). Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types - The biological nomad theory. Pp. 215-222 In *Study of Tropical Vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium, Ceylon*. UNESCO, Paris.
- Vincent, G. and Harja, D. 2002. SLIM software: a simple light interception model for multi-species, multi-strata forests. *Bois et Forêts des Tropiques* **272**: 97-100.
- Vincent, G., De Foresta, H. and Mulia, R. 2002. Predictors of tree growth in a Dipterocarp-based agroforest: a critical assessment. *Forest Ecology and Management* **161**: 39-52.
- Vincent, G. and Harja, D. 2008. Exploring ecological significance of tree crown plasticity through three-dimensional modelling. *Annals of Botany* **101**: 1221-1231.
- Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. and Maritan, A. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* **424**: 1035-1037.
- Von Humboldt, A. and Bonpland, A. 1814-21. *Personal narrative of travels to the Equinoctial regions of the New Continent, during the years 1799-1804*. Translation by Helen Maria Williams (1821) Longman, Hurst, Rees, Orme, and Brown, London.
- Wallace, A. R. 1895. *Natural selection and tropical nature*. Macmillan, London.
- Warming, J. E. B. 1895-1909. of *Plantensamfund, Grundtraek af den okologiske Plantegeografi*. Eenglish translation by Philipsen Ed. (1909) Clarendon Press, Oxford.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in plant community. *Journal of Ecology* **35**: 1-22.
- Weber, H. E., Moravec, J. and Theurillat, J.-P. 2000. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition. *Journal of Vegetation Science* **11**: 739-768.
- West, G. B., Brown, J. H. and Enquist, B. J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* **276**: 122-126.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**: 213-227.
- Whitfield, J. 2002. Neutrality versus the niche. *Nature* **417**: 480-481.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rain forest of the far east*. Commonwealth Forestry Institute Paper 46. 282 pp.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. Pp. 635-639 In P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman (Eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**: 536-538.
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* **26**: 1-80.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**: 213-251.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. and Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* **28**: 453-470.
- Wilson, E. O. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**: 1-14.
- Yamada, T., Ngakan, P. O. and Suzuki, E. 2005. Differences in growth trajectory and strategy of two sympatric congeneric species in an Indonesian floodplain forest. *American Journal of Botany* **92**: 45-52.
- Yoda, K. T., Kira, T., Ogawa, H. and Hozumi, K. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Institute Polytechnic of Osaka University* **D14**: 107-129.

III – TEXTE DES PRINCIPALES PUBLICATIONS

- 1. Pélissier, R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 1-16.**

Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest

RAPHAËL PÉLISSIER¹

Institut Français de Pondichéry, PO Box 33, Pondicherry 605001, India

Accepted 15 July 1997

ABSTRACT. In a primary dense moist evergreen forest of southern India, spatial patterns of trees ≥ 30 cm gbh were investigated from three contrasting 0.4-ha plots that differed in topography and amount of disturbance due to treefall. Exploratory data analysis is based on second-order neighbourhood and pair-correlation statistics used to describe the degree of clustering/regularity in patterns of all trees, and the degree of attraction/repulsion between young trees and adults. Stochastic simulations from the Markov point process models are then used to fit spatial interaction models. The results show that spatial patterns can be related to particular dynamic processes which depend on both exogenous and endogenous factors: on steep slopes disturbed by many treefalls, spatial pattern displays large clusters which can be interpreted as within-gap regeneration stages of various ages, while in areas undisturbed over a long period, interactions between young trees and adults give rise to spatial patterns consistent with substitution dynamic processes implying standing mortality rather than treefalls. Characterizing forest dynamics through spatial patterns of trees opens up the possibility of mapping structural units that might be considered as elementary functional patches of the forest mosaic.

KEY WORDS: Forest dynamics, forest mosaic, India, rainforests, spatial point patterns, spatial point processes, Western Ghats.

INTRODUCTION

Most models of tropical forest functioning are based on the gap-dynamics paradigm. The so-called ‘gap models’ (Bossel & Krieger 1991, Botkin 1993, Koop 1989, Shugart 1984) consider openings as the starting points of the silvigenetic cycle (Hallé *et al.* 1978). In regions not affected by major climate catastrophes

¹*Present address:* Laboratoire de Biométrie, Génétique et Biologie des Populations, Université Claude Bernard, Lyon 1, Bât. 711, 43 boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

like hurricanes or cyclones, openings are created by the fall of one (or a few) canopy tree(s), called ‘chablis’. Depending on the size of the gap, increase in light availability allows the growth of saplings previously suppressed, seedlings newly established or the germination of seeds from the soil bank (Riéra 1983, 1995).

If gap-models have proved to be useful for large-scale (in time and space) predictions of mean parameters (density, basal area, etc.), they do not account for certain field observations. (i) It is now generally acknowledged that there is a spatial variability in treefall frequency within the forest, some parts being more affected than others (Poorter *et al.* 1994, Putz & Milton 1982, Riéra & Alexandre 1988), which raises to the question of how areas undisturbed over a long period evolved. (ii) The rate of formation of treefall gaps is not always closely related to the rate of tree mortality. For example, in a primary forest in French Guiana, Durrieu de Madron (1994) has shown that *c.* 50% of trees with diameter ≥ 10 cm die standing without creating large openings. (iii) Certain substitution processes imply the standing death of old trees rather than treefalls and involve the growth of pre-existing young trees rather than the germination of seeds. Pascal (1995) has described such mechanisms for the southwestern Indian moist evergreen forests: after a canopy tree dies standing without immediately falling it is often replaced by a younger one growing in its vicinity.

An earlier study carried out in a wet evergreen forest in southern India (Pélissier 1995) demonstrated that structural variations in the composition, abundance and dominance of species, diameter distribution and height *vs.* diameter relationships within the stand could be related to the spatial patterns of tree distribution. Considering that the local structure of the forest is the result of its history and simultaneously determines its short-term future dynamics, this paper aims to (i) identify and characterize contrasting spatial patterns of tree distribution, and (ii) interpret them in terms of silvigenetic processes. The method used is based on techniques developed in the field of spatial point processes (Diggle 1983, Ripley 1981, Stoyan *et al.* 1987). The results lead to a discussion of the gap-dynamics paradigm as a basis for modelling tropical forest functioning.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The site studied is the undisturbed dense wet evergreen forest of Uppangala (12°30′N, 75°39′W) in the Western Ghats of India where the French Institute of Pondicherry set up a permanent plot of 28 ha in 1990. It is a lowland dipterocarp forest situated in the foothills of the Ghats (alt. 500–600 m asl) and classified under the *Dipterocarpus indicus* – *Kingiodendron pinnatum* – *Humboldtia brunonis* type by Pascal (1984, 1988).

The climate of the area is characterized by a period of heavy rainfall brought

by the south-west monsoon winds, alternating with a dry season lasting *c.* 4–5 mo (a month being dry if the mean rainfall (in mm) is less than twice the mean temperature (in °C); see Bagnouls & Gaussen 1953). At the site, the mean annual rainfall is *c.* 5100 mm and the mean annual temperature is *c.* 22.7 °C (Ferry 1994).

The mean density and basal area of the plot, for trees with girth at breast height (gbh) ≥ 30 cm in 1990, were recorded as 635 ha⁻¹ and 39.7 m² ha⁻¹, respectively (Pascal & Pélissier 1996). Four species were very dominant and practically determined the structure of the stand. These species, which represent more than 48% of the total number of trees and *c.* 55% of the total basal areas, were: (i) the emergent, *Dipterocarpus indicus* Bedd. (Dipterocarpaceae); (ii) the main upper canopy tree, *Vateria indica* L. (Dipterocarpaceae); (iii) the most abundant species of the subcanopy layer, *Myristica dactyloides* Gaertn. (Myristicaceae); (iv) the main species of the understorey, *Humboldtia brunonis* Wall. (Fabaceae). Despite the high dominance of a few species, floristic diversity was quite high because of a large number of infrequent and rare species (Shannon's index $H' = 4.56$, maximum diversity $H_{\max} = 6.54$ and equitability $E = 0.70$). One hundred and three species of trees have been recorded in the 28 ha (Pascal & Pélissier 1996).

Sample plots and data

Three 0.4-ha (50-m \times 80-m) plots (R, S and T) were selected to represent specific and contrasting conditions within the 28 ha: plot R, located on a plateau of an interfluve (slope *c.* 30–35°), presents a tall and highly structured stand in four vertical layers which remains undisturbed by natural chablis for a long time (of the order of a few decades); the neighbouring plot S, also undisturbed, is situated on a steep slope ($> 40^\circ$) where the forest is not as highly structured as in R because of topographical heterogeneity (presence of small ravines and rocky boulders which point to a strong superficial erosion); plot T is also on a steep slope, but presents an heterogeneous stand disturbed by many more or less recent treefalls (as evidenced by uprooted trees lying on the forest floor).

The plots were divided into 10-m \times 10-m quadrats in which all trees with gbh ≥ 30 cm were recorded. They were identified using Pascal & Ramesh's (1987) field key and then height and diameter measured. In each quadrat, spatial coordinates of the trees were determined from the south-east corner using an ultrasonic distance calculator.

In tropical dense moist evergreen forests with a high diversity including emergent, canopy, subcanopy and understorey species, the height *vs.* diameter relationship is commonly used to retrace the growth phases of trees competing for light (Cusset 1980, Hallé *et al.* 1978; Oldeman 1974, 1990). According to these authors, the tree morphology expressed in the h/d ratio (where h is the height and d the diameter), reflects the characteristics of (i) trees competing for light which grow more in height than in diameter, so have $h > 100 \cdot d$ (trees

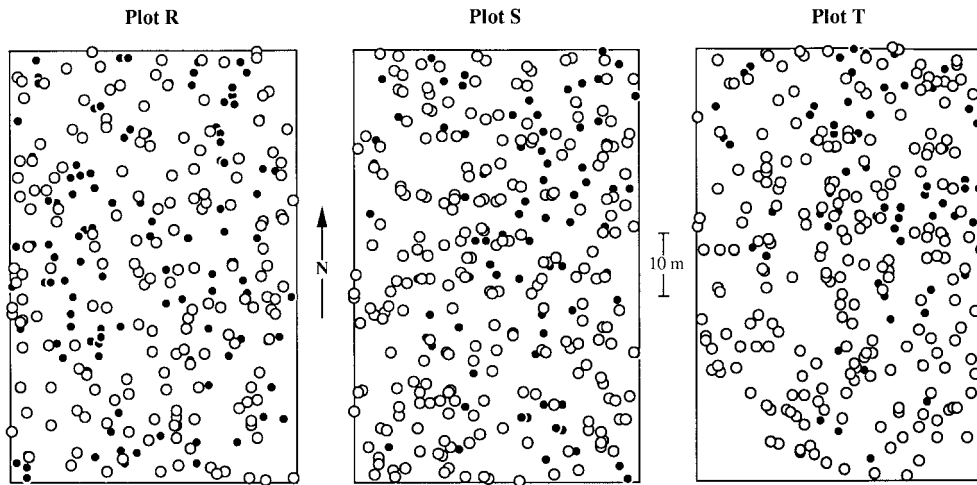


Figure 1. Stem maps of the three 0.4-ha plots in Uppangala forest, Western Ghats, India. According to their height/diameter ratio. Trees ≥ 30 cm gbh are divided into (●) young trees ($h/d \geq 100$) and (○) adult trees ($h/d < 100$).

of the ‘future’), (ii) trees which have overtopped their competitors, begun to reiterate and have $h < 100 \cdot d$ (trees of the ‘present’), and (iii) senescent old trees with $h \ll 100 \cdot d$ (trees of the ‘past’). We used this empirical rule to divide trees of ≥ 30 cm gbh into ‘young trees’ with $h/d \geq 100$ and ‘adults’ with $h/d < 100$. This simple and perhaps arbitrary partition was guided by the need for analysis to get discrete subsets, one may be considered to pool younger trees than the other. Thus plots R, S and T contained respectively 106, 85 and 71 young trees, and 173, 228 and 220 adult trees.

Spatial point processes

The theory of spatial point processes (Diggle 1983, Ripley 1981, Stoyan *et al.* 1987, Tomppo 1986, Upton & Fingleton 1985) offers various techniques to forest ecologists for the characterization of spatial interaction patterns of trees, under the assumption that the system is homogeneous and isotropic. The points corresponding to tree positions, homogeneity means that tree density is constant throughout the plot and isotropy that there is no preferential direction for their placement. A quick inspection of the stem maps of the three plots (Figure 1) confirms that these assumptions were not too seriously violated. Spatial patterns and processes were thus studied by means of (i) exploratory methods of second-order neighbourhood and pair-correlation analysis, and (ii) simulation of Markov point process models.

Testing for randomness and describing spatial patterns. Second-order neighbourhood analysis is based on Ripley’s $K(d)$ function (Ripley 1976, 1977) and its intertype extension, Lotwick & Silverman’s $K_{12}(d)$ function (Diggle 1983, Lotwick & Silverman 1983). It involves counting all pairs of neighbours which are $\leq d$ apart.

Ripley's statistic considers one unique type of points (e.g. trees ≥ 30 cm gbh), while Lotwick & Silverman's function takes into account the combined pairs of type 1 and 2 neighbours $\leq d$ apart (e.g. young trees and adults). Cases of d greater than the distance to the nearest plot boundary require an edge-correction (see Diggle 1983, Getis & Franklin 1987, Haase 1995). $K(d)$ is a cumulative function which can be interpreted as the expected number of further trees within distance d of an arbitrary tree of the pattern, divided by the overall tree density. A linearized estimator $\hat{L}(d) = \sqrt{\hat{K}(d)/\pi}$ (or $\hat{L}_{12} = \sqrt{\hat{K}_{12}(d)/\pi}$ for the intertype analysis) enables an interpretation of the type of spatial pattern as a function of distance by plotting $\hat{L}(d) - d$ against d . For a completely random pattern $\hat{L}(d) - d = 0$; $\hat{L}(d) - d$ becomes negative when the pattern is regular and positive when trees are clustered. Similarly, values of $\hat{L}_{12}(d) - d = 0$ indicate an independence of the two types of points; $\hat{L}_{12}(d) - d < 0$ (> 0) indicate attraction (repulsion) effects. Confidence envelopes for these second-order statistics whose distribution functions are unknown, are generated using Monte Carlo methods (Besag & Diggle 1977, Diggle 1983, Moeur 1993). This consists of a comparison of observed values of the functions with those obtained from multiple realizations of a Poisson forest (i.e. a completely random pattern). To test departures from randomness, Diggle (1983) suggests taking as 90% confidence limits, the 5th and 95th values of 100 simulated values of $\hat{L}(d) - d$ arranged in ascending order.

Since Ripley's function is a cumulative function (analogous to the distribution function for random variables), it is useful for tests but difficult to interpret in terms of range and intensity of between-trees interaction processes. Stoyan *et al.* (1987) proposed a complementary tool for exploratory data analysis called a pair-correlation function of the interpoint distance (analogous to the probability density function for random variables). It takes into consideration pairs of neighbours separated by $d \pm \sigma$ with a continuously decreasing contribution with the difference from d . Values of $\hat{g}(d)$ higher (lower) than 1 indicate that the interpoint distances around d are more frequent (rarer) than under a completely random point process, so that the pattern tends to be generated by a clustering (inhibition) process. The intertype extension of the pair-correlation function (Gavrikov & Stoyan 1995, Stoyan 1988) has a similar interpretation: values of $\hat{g}_{12}(d)$ higher (lower) than 1 indicate attraction (repulsion) processes between the two types of points at distance d . Edge-correction and smoothing methods for estimating pair-correlation functions are described by, for example, Penttinen *et al.* (1992).

For each plot, the following were computed with a 1-m step up to $d = 10$ m: $\hat{L}(d) - d$ and $\hat{g}(d)$ for all the trees ≥ 30 cm gbh; $\hat{L}_{11}(d) - d$ and $\hat{g}_{11}(d)$ for adult trees (i.e. those having $h/d < 100$); $\hat{L}_{22}(d) - d$ and $\hat{g}_{22}(d)$ for young trees (i.e. those having $h/d \geq 100$); and, $\hat{L}_{12}(d) - d$ and $\hat{g}_{12}(d)$ to describe interactions between adults and young trees.

Simulating tree distributions. Describing spatial patterns is a static analysis which

can provide information about the dynamic processes of silvigenesis only indirectly. Spatial point processes are not only able to generate point configurations, but can reproduce biological phenomena of spatial interactions between points (trees) with a temporal dimension. A class of stochastic models known as Markov point processes (or spatial birth-and-death processes) was introduced in biology by Ripley (1977) – see also Penttinen *et al.* (1992) and Tomppo (1986) for an application in forestry. These processes can be simulated following Diggle’s (1983) stepwise deletion-replacement procedure derived from an algorithm proposed by Ripley (1979). From an initial realization of a pattern of N points uniformly distributed in A (with N corresponding to the number of sampled trees and A to the region of study) one randomly chosen point is deleted at each step of the process and then replaced by a new one generated at random in A . Let $d(x_i; y)$ be the distance between that new point y and each of the $N - 1$ remaining points x_i . The point y is retained in the pattern with a probability which depends on the product of the pairwise interactions between y and the $N - 1$ points x_i , defined by the function:

$$h\{d(x_i; y)\} = \begin{cases} c, & 0 \leq d(x_i; y) < \rho \\ 1, & \text{otherwise} \end{cases}$$

where $c \leq k$, ρ is a constant defining the range of interaction and k is the upper bound of $h\{d(x_i; y)\}$. If $c = 1$, the process is a Poisson process, if $0 \leq c < 1$, the interaction is repulsive and if $c > 1$, the interaction is attractive. In the following, $d(x_i; y)$ will simply be noted as d and $h\{d(x_i; y)\}$ as $h(d)$.

In this study soft-core processes were modelled using the following pairwise interaction function (Ripley 1977):

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

where the first term imposes a minimum distance σ between two points, the second discourages pairs of neighbours less than ρ apart (producing a regular pattern), and the third generates a random distribution beyond ρ . Parameters σ and ρ were directly estimated by examination of $\hat{g}(d)$ graph, while γ was adjusted by trial and error.

Markov point processes, consisting of two types of points, follow by extension $h_{11}(d)$, $h_{22}(d)$ and $h_{12}(d)$ defining interactions between points of type 1 and 2. The Monte Carlo approach was used to generate confidence envelopes for the simulated models. For constrained simulations, the highest and lowest values of 19 realizations give the boundaries of a two-sided test with a 10% significance level (Penttinen *et al.* 1992).

All calculations and simulations were computed using the Turbo PASCAL[®] Macintosh 1.1 software (Borland 1986)¹.

RESULTS

Plot R

Figure 2 shows $\hat{L}(d) - d$ and $\hat{g}(d)$ for all trees ≥ 30 cm gbh in plot R. $\hat{L}(d) - d$ tends towards regularity at all distances and falls below the lower 90% confidence boundary of a Poisson forest for $2 < d \leq 7$ m. In this range, the number of observed trees in the neighbourhood of any arbitrary tree is less than expected for a completely random pattern. The estimated pair-correlation function indicates that inhibition between trees ($\hat{g}(d) < 1$) has maximum intensity for small distances and does not go beyond *c.* 6 m. For $d > 6$ m fluctuations of $\hat{g}(d)$ are interpreted as random around 1 (Poisson process).

In spite of the fact that no absolute inhibition between points (i.e. any hard-core process such as $\hat{L}(d) = 0$) were detected, it would be natural to consider a minimum distance between points because trees have a physical dimension. But, as this process is not accessible with a 1-m step analysis, a Markov point process conditioned to produce 279 trees in R was fitted with interaction function: $h(d) = 0$ for $d = 0$ (which avoids interpoint distances equal to zero); $h(d) = \exp[\gamma(d - 6)]$ for $0 < d \leq 6$; and $h(d) = 1$ for $d > 6$. Parameter $\gamma = 0.07$ was empirically determined by simulation to obtain a good fit of $\hat{L}(d) - d$ (Figure 2).

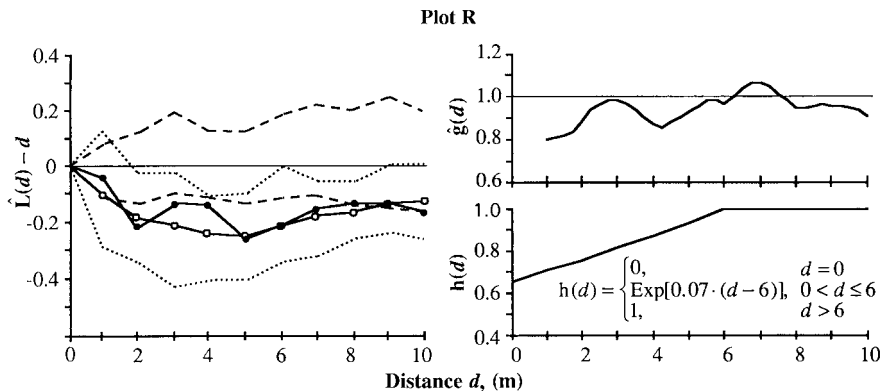


Figure 2. Estimates of second-order neighbourhood [$\hat{L}(d) - d$] and pair-correlation [$\hat{g}(d)$] functions describing the spatial pattern of all 279 trees ≥ 30 cm gbh in plot R. $\hat{L}(d) - d$ from the observed point pattern (—●—); 90% confidence envelope of 100 simulated Poisson forests (---); mean (—○—) and 90% confidence envelope (···) of 19 simulated Markov point processes constrained by $h(d)$.

¹Exploratory data analysis and Monte Carlo simulation programs for Apple Macintosh microcomputers are freely available on the internet at the following URL (Uniform Resource Locator):

For adult trees taken separately (i.e. trees ≥ 30 cm gbh with $h/d < 100$), $\hat{L}_{11}(d) - d$ in plot R falls below the lower confidence boundary of a Poisson forest for $d = 2$ m and $4 < d \leq 7$ m. The pair-correlation function $\hat{g}_{11}(d)$ indicates an inhibition process acting from 0 to 6 m approximately (Figure 3a). $\hat{L}_{22}(d) - d$ lies within the 90% confidence envelope of a Poisson forest: pattern of young trees (i.e. trees ≥ 30 cm gbh with $h/d \geq 100$) does not differ significantly from randomness. Fluctuations of $\hat{g}_{22}(d)$ can then be considered as non-significant around 1 (Figure 3b). The intertype $\hat{L}_{12}(d) - d$ function shows a significant repulsive effect between young trees and adults in the range of 2–5 m. For d less than 1 m, $\hat{L}_{12}(d) - d$ shows a slight but not significant tendency towards attraction, which indicates that the repulsive effect is not operative on young trees very close to the adults. The behaviour of $\hat{g}_{12}(d)$ for small distances confirms that small interpoint distances between young trees and adults are as frequent as under a Poisson process. For higher values of d , the pair-correlation function $\hat{g}_{12}(d)$ describes fluctuations but nevertheless indicates that the pattern tends to be generated by an inhibition process up to *c.* 5 m (Figure 3c). Fluctuations of the function are probably artefacts due to the conjunction of inhibition between adults, repulsion between young trees and adults, and independence of young trees. Such artefacts are well known in the field of regionalized variables studies using variograms (Bacachou & Décourt 1976).

These results were synthesized in a Markov point process model conditioned to produce 173 adults and 106 trees in plot R, with pairwise interaction functions: $h_{11}(d)$ among adult trees; $h_{22}(d)$ among young trees; and $h_{12}(d)$ between adults and young trees (Figure 3).

Plot S

For all trees ≥ 30 cm gbh in plot S, $\hat{L}(d) - d$ shows a remarkable shape with a significant peak of clustering at 1 m and a tendency towards regularity for larger distances with a significant peak at 3 m (Figure 4). The pair-correlation function indicates that these fluctuations correspond to: (i) a cluster process ($\hat{g}(d) > 1$) acting for small values of d (≤ 1 m approximately); (ii) an inhibition process ($\hat{g}(d) < 1$) in the range of *c.* 1–3.5 m. Beyond 3.5 m the function lies close to 1 (Poisson process).

It is theoretically possible to test this hypothesis by the simulation of a Markov point process introducing an element of attraction for $0 < d \leq 1$ and an element of repulsion for $1 < d \leq 3.5$. The attraction requires $h(d) > 1$ which becomes the upper bound of the function. Unfortunately, Diggle's procedure is unable to simulate such a process for 313 trees in a reasonable period of time: a high-performance computer is required because the acceptance probability of new points y becomes extremely small. It is nevertheless possible to show that a Markov point process which imposes only the repulsion effect cannot reproduce the clustering peak of $\hat{L}(d) - d$ (Figure 4).

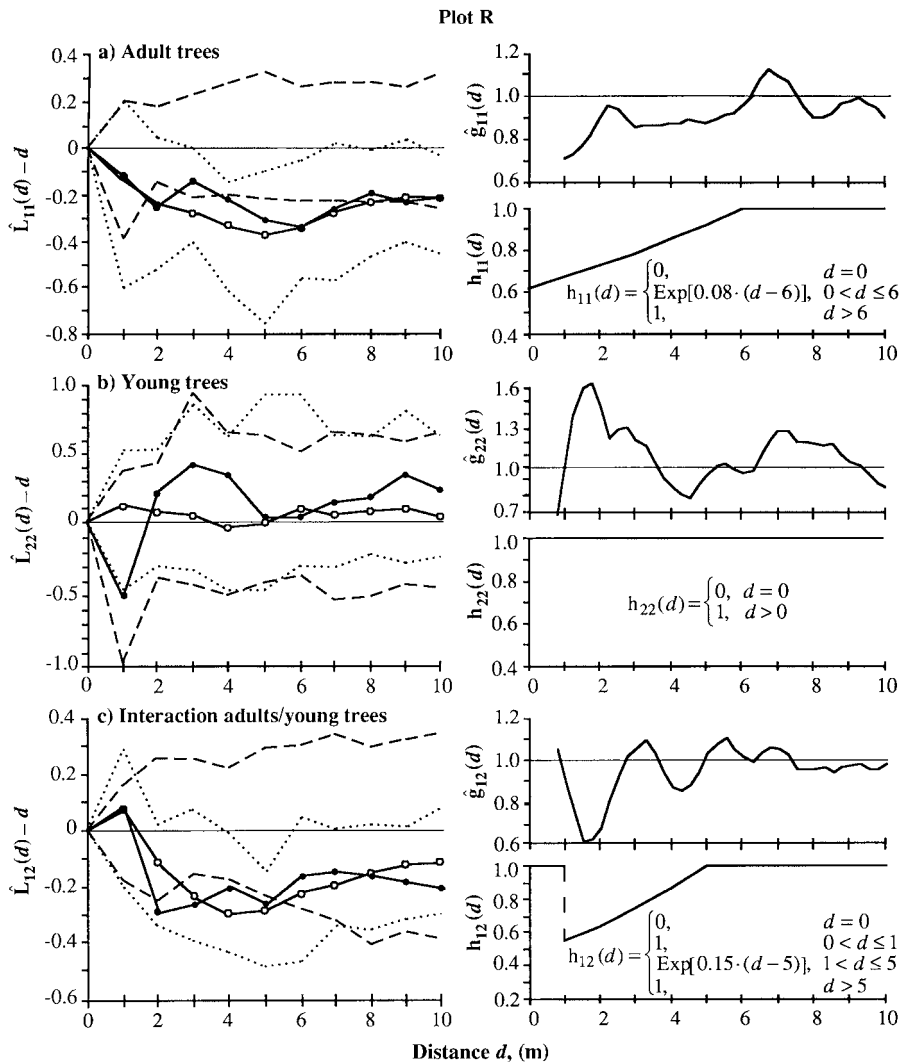


Figure 3. Estimates of second-order neighbourhood $[\hat{L}_{ij}(d) - d]$ and pair-correlation $[\hat{g}_{ij}(d)]$ functions describing the spatial interaction of 173 adult trees (index 1) and 106 young trees (index 2) in plot R. $\hat{L}_{ij}(d) - d$ from the observed point pattern (—●—); 90% confidence envelope of 100 simulated Poisson forests (---); mean (—○—) and 90% confidence envelope (···) of 19 simulated Markov point processes constrained by $h_{ij}(d)$.

In plot S, $\hat{L}_{11}(d) - d$ and $\hat{L}_{22}(d) - d$ as well as $\hat{L}_{12}(d) - d$, lie within the 90% confidence envelope of a Poisson forest (Figure 5). But $\hat{L}_{11}(d) - d$ and $\hat{L}_{12}(d) - d$ take the same general shape as $\hat{L}(d) - d$ (cf. Figure 4): values of the functions are positive (tendency towards clustering/attraction) for small distances and negative (tendency towards regularity/repulsion) for large distances. The pair-correlation functions indicate that small intertree distances are more frequent

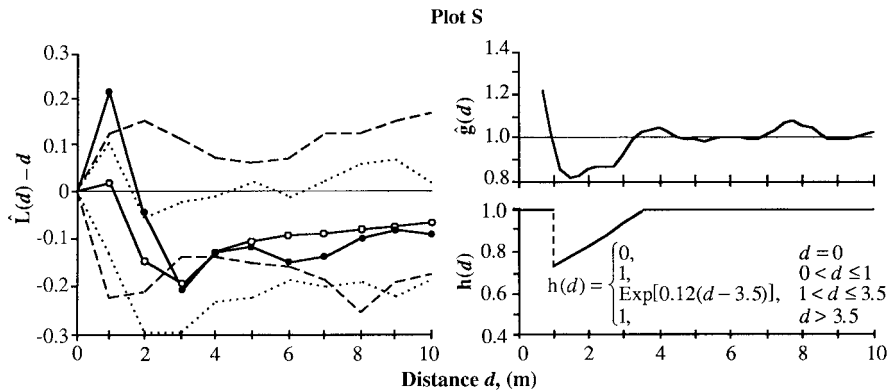


Figure 4. Estimates of second-order neighbourhood $[\hat{L}(d) - d]$ and pair-correlation $[\hat{g}(d)]$ functions describing the spatial pattern of all 313 trees ≥ 30 cm gbh in plot S. Key is the same as in Figure 2.

than under a Poisson process when both the neighbours are adults ($\hat{g}_{11}(d) > 1$), or when one is an adult and the other is a young tree ($\hat{g}_{12}(d) > 1$). Conversely, small intertree distances are quite rare when both the neighbours are young trees ($\hat{g}_{22}(d) < 1$).

Plot T

$\hat{L}(d) - d$ for all trees ≥ 30 cm gbh in plot T (Figure 6) shows a strong significant deviation towards clustering for large d which indicates a spatial heterogeneity within the plot (Szwagrzyk 1991). Fluctuations of $\hat{g}(d)$ above 1 show that spatial heterogeneity is due to the juxtaposition of clusters of different sizes. For small distances, both functions reveal a clustering effect similar to the one detected in plot S.

Separate $\hat{L}_{11}(d) - d$, $\hat{L}_{22}(d) - d$ and the intertype $\hat{L}_{12}(d) - d$ (Figure 7) show that: (i) adult trees are randomly distributed; (ii) young trees are significantly clustered; (iii) interaction between the two categories is significantly attractive for large distances. In plot T, clusters of different sizes imply young trees, or young trees and adults together.

As plot T shows evidence of more or less recent treefalls which involve a specific mortality (primary mortality and subsequent secondary mortality due to breaking of trees by the initial chablis), a Markov point process is inadequate for the simulation of the spatial pattern.

DISCUSSION

Dynamic processes

For plots R and S, the observed spatial structures can be summarized through Markov point process models using pairwise interaction functions. Biological interpretation of the deletion-replacement procedure that allows simulation of these processes is interesting: the acceptance probability of points

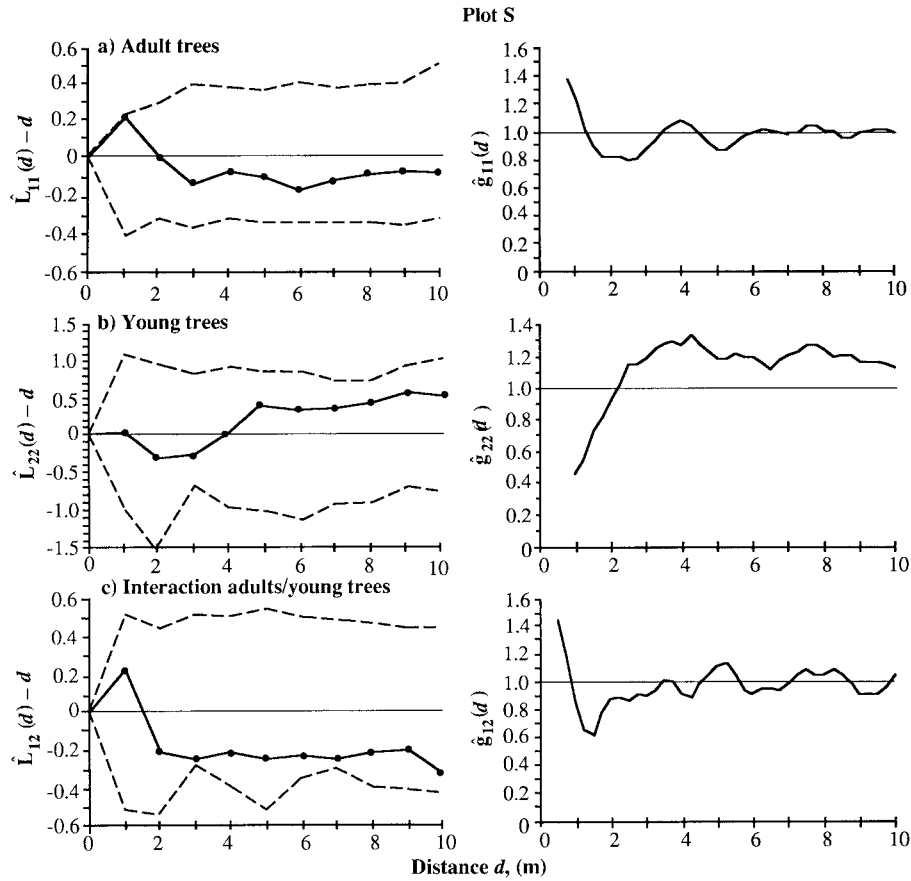


Figure 5. Estimates of second-order neighbourhood $[\hat{L}_{ij}(d) - d]$ and pair-correlation $[\hat{g}_{ij}(d)]$ functions describing the spatial interaction of 228 adult trees (index 1) and 85 young trees (index 2) in plot S. Key is the same as in Figure 3.

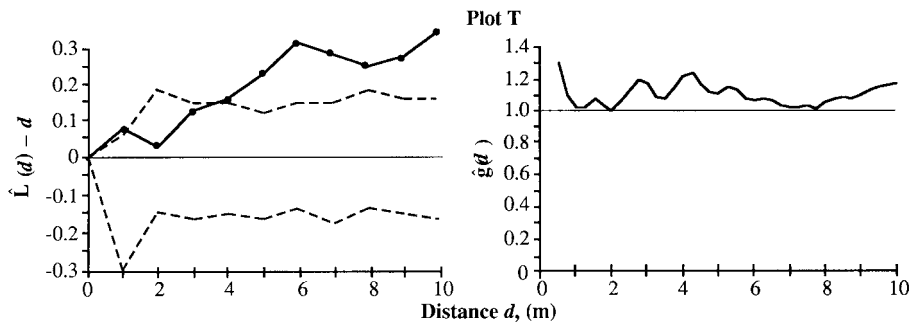


Figure 6. Estimates of second-order neighbourhood $[\hat{L}(d) - d]$ and pair-correlation $[\hat{g}(d)]$ functions describing the spatial pattern of all 291 trees ≥ 30 cm gbh in plot T. Key is the same as in Figure 2.

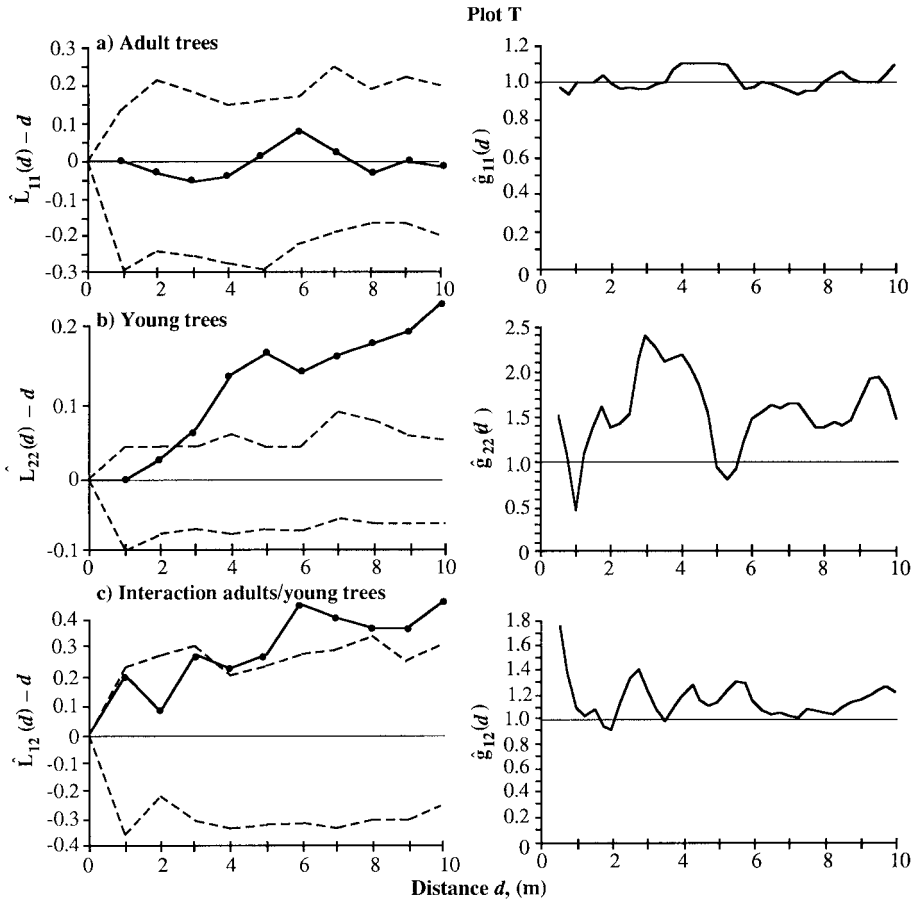


Figure 7. Estimates of second-order neighbourhood $[\hat{L}_{ij}(d) - d]$ and pair-correlation $[\hat{g}_{ij}(d)]$ functions describing the spatial interaction of 220 adult trees (index 1) and 71 young trees (index 2) in plot T. Key is the same as in Figure 3.

generated at each step of the process may be interpreted as a survival probability of seedlings distributed at random. Thus the chance that a new individual has to survive up to 30 cm girth depends (i) on its distance to previously existing trees, and (ii) on the number of neighbours interacting with it. In plots R and S, the exponentially decreasing intensity of inhibition with intertree distance introduced by the pairwise interaction functions, reproduces a kind of inter-individual competition (for light, water or space) discouraging the appearance of neighbours all the more as it takes place close to previously existing trees. Conversely, when the inhibitory effect is inoperative for distances ≤ 1 m, neighbours can survive very close to each other, indicating an attraction due to favourable factors (like mycorrhizas, soil nutrient concentrations or capillarity currents created by the roots).

Table 1 summarizes the results in terms of aggregation and competitive inhibition for the three plots.

Table 1. Spatial interactions of trees for plots R, S and T in Uppangla forest, Western Ghats, India.

| Plot | Interactions | | | |
|------|--|--|--|---|
| | Among all trees | Among adults | Among young trees | Between young trees and adults |
| R | Strong competitive inhibition from 0 to 6 m | Strong competitive inhibition from 0 to 6 m | No interaction | No interaction from 0 to 1 m Strong competitive inhibition from 1 to 5 m |
| S | Strong aggregation effect from 0 to 1 m Strong competitive inhibition from 1 to 3.5 m | Tendency towards aggregation for small distances | No interaction | Tendency towards aggregation for small distances |
| T | Strong aggregation for large distances | No interaction | Strong aggregation for large distances | Strong aggregation for large distances |

In plot R, which is located on a large flat plateau, competitive inhibition processes reproduce a plausible form of appearance (and maintenance) of regular spatial patterns due to a high mortality rate around the adults. This process leads to the formation of circular structural units formed by young trees growing at crown edge of long-standing upper canopy trees, like those described in the papers of Moravie *et al.* (in press), Pascal (1995) and Pascal *et al.* (in press).

In plot S, trees very close to each other (with intertree distances ≤ 1 m) are in a much higher proportion than under a Poisson process. Such proximity situations exist also in R but in proportion not significantly different than that in a Poisson forest. This phenomenon results from an attraction among adult trees or between young trees and adults which leads to spatial configurations consistent with another substitution mechanism of Pascal (1995) which involves young trees surviving very close to adults. As an endogenous process (such as vegetative reproduction) must be excluded, it can be hypothesised that the spatial pattern is influenced by topographical heterogeneity: the steepness of the slope on which the plot is located might make the seed setting partly dependent on the already existing trees (upslope sides of the trees and superficial roots may act as traps that prevent the seeds from being washed away). For greater intertree distances, the pattern shows an inhibitory effect of smaller range than in plot R.

In plot T, the spatial pattern of trees shows a juxtaposition of large clusters composed of young trees or of young trees and adults which can be interpreted as regeneration stages of more or less ancient disturbances (i.e. chablis).

Functional heterogeneity

These examples show that spatial patterns of trees vary within the forest and can be related to particular dynamic processes depending on both exogenous (topography, soil) and endogenous (initial structure of the stand) factors. As the three plots were chosen to be representative of the main (topographic and

structural) stand conditions found in Uppangala, their specific dynamics can be considered responsible for a functional heterogeneity at the scale of 0.5 to 1 ha. Indeed, the general concept of a mosaic of chablis regeneration phases (i.e. the gap-dynamics paradigm) seems to be still valid for illustrating the dynamics of sensitive parts of the forest (steep slopes) or of areas made sensitive by initial large chablis (e.g. plot T). But for areas which were undisturbed over a long period, natural thinning processes must be considered. Depending on the topography, these processes lead to spatial patterns consistent with the predominance of one of Pascal's (1995) substitution mechanisms.

We thus consider that an accurate model of Uppangala forest dynamics can only be achieved by taking into consideration the functional heterogeneity of the stand. The different processes identified are distinguishable through spatial patterns they generate. The cartographic method of Getis & Franklin (1987) based on the interpolation of individual $\hat{L}_i(d) - d$ statistics attached to each tree i , opens up the possibility of mapping areas that exhibit particular spatial patterns (cf. Péliissier 1995 for an example). These structural units which differ fundamentally from the 'eco-units' of Oldeman (1983, 1990) which are only successive stages having the chablis as an origin, might thus be considered as elementary functional patches of the forest mosaic.

Conclusions and perspectives

Analysis of spatial point patterns and processes appeared to be pertinent statistical tools in the field of tropical forest dynamics: exploratory data analysis and point process modelling provide quantitative tools for the description of between-trees interaction which can be extended to spatial interactions between species or between tree variables such as diameter, height, etc. (for marked point processes see, for example, Penttinen *et al.* 1992 or Gavrikov & Stoyan 1995). But the method is also effective to identify various dynamic processes which can play an important role in the functioning of tropical forests and delineate areas where these processes are in action. This last point is of particular interest for the concept of an ecosystem-level simulator because the functional units might be considered as elementary spatial units which evolve according to specific models of fine-scale dynamics. Durability of such units remains a question to be addressed.

However, the results obtained to date in Uppangala require confirmation by an extension of the method shown here, first at the compartment level (10–30 ha), and then to other permanent sites in the tropics, for example at Paracou in French Guiana, Danum or Pasoh in Malaysia.

ACKNOWLEDGEMENTS

The Uppangala project is a research programme of the French Institute of Pondicherry undertaken in collaboration with the Laboratoire de Biométrie,

Génétique et Biologie des Populations, University of Lyon and with the permission of the Karnataka Forest Department. The author is grateful to F. Houllier, J.-P. Pascal and two anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript. He also thanks the FIP staff, particularly S. Ramalingam for field assistance, S. Rammohan for help in computer programming and K. Thanikaimoni for correcting the English.

LITERATURE CITED

- BACACHOU, J. & DÉCOURT, N. 1976. Étude de la compétition dans les plantations régulières à l'aide de variogrammes. *Annales des Sciences Forestières* 33:177–198.
- BAGNOULS, F. & GAUSSEN, H. 1953. *Saison sèche et régime xérothermique*. Documents pour les Cartes de Productions Végétales, Tome III(1), Toulouse. 47 pp.
- BESAG, J. & DIGGLE, P. 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics* 26:327–333.
- 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. 309 pp.
- CUSSET, G. 1980. Sur les paramètres intervenant dans la croissance des arbres: a relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien. *Candollea* 35:231–255.
- DIGGLE, P. J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London. 148 pp.
- DURRIEU DE MADRON, L. 1994. Mortalité des arbres en forêt primaire de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques* 239:43–57.
- FERRY, B. 1994. *Les humides forestiers des Ghâts occidentaux en Inde du Sud*. Publications du Département D'écologie, 34, Institut français de Pondichéry, Inde. 260 pp.
- GAVRIKOV, V. & STOYAN, D. 1995. The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies. *Environmental and Ecological Statistics* 2:331–344.
- GETIS, A. & FRANKLIN, J. 1987. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* 68:473–477.
- HAASE, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6:575–582.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Spinger Verlag, Berlin. 441 pp.
- KOOP, H. 1989. *Forest dynamics: SILVI-STAR, a comprehensive monitoring system*. Springer-Verlag, Berlin. 229 pp.
- LOTWICK, H. W. & SILVERMAN, B. W. 1983. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society B* 44:406–413.
- MOEUR, M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science* 39:756–775.
- MORAVIE, M.-A., PASCAL, J.-P. & AUGER, P. (in press). Investigating canopy regeneration processes through individual-based spatial models: application to a tropical rain forest. *Ecological Modelling*.
- OLDEMAN, R. A. A. 1974. *L'architecture de la forêt Guyanaise*. Mémoires ORSTROM, 73. 204 pp.
- OLDEMAN, R. A. A. 1983. Tropical rain forest: architecture, sylvigenesis, diversity. Pp. 139–150 in Sutton, S. L., Whitmore, T. C. & Chadwick, A. C. (eds). *Tropical rain forest: ecology and management*. British Ecological Society, Special Publication 2, Blackwell Scientific Publications, Oxford. 498 pp.
- OLDEMAN, R. A. A. 1990. *Forests: elements of silvology*. Springer Verlag, Berlin. 624 pp.
- PASCAL, J.-P. 1984. *Les forêts denses humides sempervirentes des Ghâts occidentaux de l'Inde: écologie, structure, floristique, succession*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome XX, Institut Français de Pondichéry, Inde. 318 pp.
- PASCAL, J.-P. 1988. *Wet evergreen forests of the Western Ghats of India: ecology, structure, floristic composition and succession*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome XXbis, Institut Français de Pondichéry, Inde. 345 pp.
- 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)* 50:237–249.
- PASCAL, J.-P. & RAMESH, B. R. 1987. *A field key to the trees and lianas of evergreen forests of the Western Ghats (India)*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, Tome XXIII, Institut Français de Pondichéry, Inde. 263 pp.
- PASCAL, J.-P. & PÉLISSIER, R. 1996. Structure and floristic composition of a tropical rain forest in southwest India. *Journal of Tropical Ecology* 12:195–218.

- PASCAL, J.-P., MORAVIE, M.-A., JOURET, P. O. & AUGER, P. (in press). Modelling forest dynamics: investigating spatial patterns. *Mathematical Modelling and Scientific Computing*, Special Issue 6.
- PÉLISSIER, R. 1995. *Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala – Ghâts occidentaux de l'Inde)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon. 239 pp.
- PENTTINEN, A., STOYAN, D. & HENTTONEN, H. M. 1992. Marked point processes in forest statistics. *Forest Science* 38:806–824.
- 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 Taï National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology* 10:385–398.
- PUTZ, F. E. & MILTON, K. 1982. Tree mortality rate on Barro Colorado Island. Pp. 95–100 in Leigh, E. G. Jr., Rand, A. S. & Windsor, D. M. (eds). *Ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 468 pp.
- RIÉRA, B. 1983. *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise*. Thèse de 3ème cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse. 191 pp.
- RIÉRA, B. 1995. Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 50:209–222.
- RIÉRA, B. & ALEXANDRE, D. Y. 1988. Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta Oecologica/Ecologia Generalis* 9:211–220.
- RIPLEY, B. D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13:255–266.
- RIPLEY, B. D. 1977. Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society B* 39:172–212.
- RIPLEY, B. D. 1979. Simulating spatial patterns: dependent samples from a multivariate density. *Applied Statistics* 28:109–112.
- RIPLEY, B. D. 1981. *Spatial statistics*. J. Wiley, New York. 252 pp.
- SHUGART, H. H. 1984. *A theory of forest dynamics*. Springer, New York. 278 pp.
- STOYAN, D. 1988. Thinnings of point processes and their use in the statistical analysis of a settlement pattern with deserted villages. *Statistics* 19:45–56.
- STOYAN, D., KENDALL, W. S. & MECKE, J. 1987. *Stochastic geometry and its applications*. Wiley, New York. 345 pp.
- SZWAGRZYK, J. 1991. A small scale cartographic approach to forest community structure: problems and preliminary results. Pp. 47–50 in Falinski, J. B. (ed.). *Vegetation processes as subject of geobotanical map*. Proceedings of XXXIII Symposium of IAVS, Warsaw, April 8–12, 1990.
- TOMPPONEN, E. 1986. *Models and methods for analysing spatial patterns of trees*. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 138. The Finnish Forest Research Institute, Helsinki, Finland. 65 pp.
- UPTON, G. & FINGLETON, B. 1985. *Spatial data analysis by example, Vol. 1: Point pattern and quantitative data*. Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics, J. Wiley & Sons, New York. 410 pp.

2. **Pélissier, R. & Goreaud, F. 2001. A practical approach to studying the spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation stands. *Journal of Vegetation Science*, 12: 99-108.**

A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation

Pélissier, Raphaël^{1,*} & Goreaud, François^{2,3}

¹ IRD, Laboratoire ERMES, 5 rue du Carbone, 45072 Orléans cedex 2, France; ²ENGREF, Laboratoire de Recherche en Sciences Forestières, 14 rue Girardet, 54042 Nancy, France; ³Present address: CEMAGREF, Laboratoire d'Ingénierie pour les Systèmes Complexes, 24 avenue des Landais, BP 50085, 63172 Aubière cedex 1, France; *Corresponding author; Fax+33238496534; E-mail raphael.pelissier@orleans.ird.fr

Abstract. Spatial heterogeneity is a characteristic of most natural ecosystems which is difficult to handle analytically, particularly in the absence of knowledge about the exogenous factors responsible for this heterogeneity. While classical methods for analysis of spatial point patterns usually require the hypothesis of homogeneity, we present a practical approach for partitioning heterogeneous vegetation plots into homogeneous subplots in simple cases of heterogeneity without drastically reducing the data. It is based on the detection of endogenous variations of the pattern using local density and second-order local neighbour density functions that allow delineation of irregularly shaped subplots that could be considered as internally homogeneous. Spatial statistics, such as Ripley's *K*-function adapted to analyse plots of irregular shape, can then be computed for each of the homogeneous subplots. Two applications to forest ecological field data demonstrate that the method, addressed to ecologists, can avoid misinterpretations of the spatial structure of heterogeneous vegetation stands.

Keywords: Local density function; Point pattern; Ripley's *K*-function; Second-order local neighbour density function.

Abbreviation: CSR = Complete spatial randomness.

Introduction

Heterogeneity is a characteristic of natural ecosystems that can be observed both in space and time (Kolasa & Pickett 1991). In a spatial context, heterogeneity occurs when some quantitative or qualitative descriptors of an ecosystem vary significantly from one location to another. This variation can result either from exogenous factors, i.e. external to the biological community under study (soil, climate, etc.) or endogenous factors, i.e. inherent to the system's internal functioning (life-history variation, competition, etc.). For instance, soil properties, water availability and topography influence plant growth, population density or species abundance and consequently

affect vegetation dynamics and thus spatial structure (e.g. Newbery & Proctor 1984; Peterson & Pickett 1990; Tilman 1993; Huston & DeAngelis 1994; Couteron & Kokou 1997; Sabatier et al. 1997; Moreno-Casasola & Vázquez 1999). Moreover, natural processes such as birth, development, reproduction, competition, predation and senescence can induce a spatially heterogeneous pattern of populations (e.g. Sterner et al. 1986; Kenkel 1988; Forget 1994; Blate et al. 1998; Couteron 1998; Desouhant et al. 1998). Because the spatial organization of individuals in an ecosystem depends, to a great extent, on biological processes (Begon et al. 1986), heterogeneity of the spatial structure is often considered as the expression of a functional heterogeneity (Kolasa & Rollo 1991).

As far as sessile organisms are concerned, heterogeneity applies to the point pattern describing their physical location. Spatial point patterns that vary in a systematic way from place to place are thus called heterogeneous (Ripley 1981). However, interpretations of spatial variations of point locations in a specific study area may differ depending on observation scales: as compared with the size of the study area, fine-scale variations can generally be considered as elements of structure and broad-scale variations as heterogeneity (e.g. Wiens 1989; Kolasa & Rollo 1991; Holling 1992; He et al. 1994; Goreaud 2000). For instance, the patchy distribution of a tree species often determines repeated structures at a forest scale, whereas a single patch generates heterogeneity at a finer scale of a sampling plot.

Analysis of the spatial structure of heterogeneous point patterns is difficult, because the simple methods used to analyse spatial point patterns have been developed for homogeneous point patterns, i.e. for patterns resulting from stationary point processes whose properties are invariant under translation (e.g. Pielou 1969; Ripley 1981; Diggle 1983; Greig-Smith 1983; Upton & Fingleton 1985; Stoyan et al. 1987; Cressie 1993). Indeed, these methods often use indices or functions that are averaged over the whole study area and thus only

make sense for homogeneous processes. The classical exploratory approach with these methods is to compare a given point pattern to one generated by a Poisson process which corresponds to the null hypothesis of complete spatial randomness (CSR; Diggle 1983) and a stationary point process. For non-stationary processes the null hypothesis of CSR should be represented by inhomogeneous Poisson or Cox processes (see, for instance, Diggle 1983), but the corresponding mathematical tools are quite complicated (Dessard 1996; Batista & Maguire 1998). In practice, when one computes simple indices or functions of spatial statistics, one assumes, at least implicitly, that the underlying point process is stationary, i.e. that the pattern is homogeneous. This can sometimes lead to misinterpretation of spatial structure when the pattern is actually heterogeneous.

One solution is to define, within a heterogeneous study area, some smaller homogeneous subplots and to analyse the spatial structure within these separately. Two cases have to be distinguished, depending on the nature of the factor generating heterogeneity (Legendre & Legendre 1998). When an exogenous factor of heterogeneity is identified and mapped, one can partition the pattern into subplots corresponding respectively to different values of this factor. For instance, Collinet (1997; see also Forget et al. 1999 and Goreaud & Pélissier 1999) defined subplots of homogeneous edaphic properties from a soil map, in order to analyse the spatial structure of tree species in a rain forest of French Guiana. The problem is more difficult to solve when no exogenous factor responsible for heterogeneity of the point pattern is known.

This paper proposes a practical approach, intended for ecologists, based on the detection of endogenous variation of the pattern using local density and second-order local neighbour density functions that allow delineation of irregularly shaped and internally homogeneous patterns. The basic theory and functions are presented, followed by two applications of forest ecological data sets to demonstrate how the method can avoid, in simple cases of heterogeneity, misinterpretations of the spatial structure from Ripley's (1976, 1977) K -function which has been previously adapted to analyse plots of irregular shape (Goreaud & Pélissier 1999).

Theory

When no exogenous factor responsible for heterogeneity of a point pattern is identified, some homogeneous subplots can be defined from endogenous local properties of the pattern. Let us call $f(x,y)$ such a local property related to the point pattern of interest (e.g. density, mean height, species composition). The map of $f(x,y)$ can play

the same role as the map of an exogenous factor: homogeneous subplots can be defined as those that share the same or arbitrarily similar ranges of values of $f(x,y)$. In this paper, we propose the use of local density and second-order local neighbour density functions as endogenous factors to define homogeneous subplots.

Local density

Density, which corresponds to the number of points per unit area, is the simplest first-order characteristic of a point pattern. At any location, a value of this density is estimated on a small sampling region of area s by:

$$\hat{n}(x,y) = N(s) / s \quad (1)$$

where $N(s)$ corresponds to the number of points in s . For a homogeneous Poisson process of intensity λ , we have:

$$E [n(x,y)] = \lambda \quad (2)$$

In this case, $N(s)$ follows a Poisson distribution with parameter λs .

In this paper, the values of $\hat{n}(x,y)$ were estimated by computing $N(s)$ at each node of a systematic grid of elementary side a and covering the whole study area. The sampling region s is a circle of radius r , centred on the corresponding node. Thus, at the locations (x,y) near the boundary of the study area, the number of points in the sampling region is underestimated. In order to take this edge effect into account, we used the correction factor proposed by Ripley (1977) for his K -function: the contribution of point i to $N(s)$ corresponds to the inverse of the proportion of the perimeter of the circle centred at the node and passing through i , which is inside the study area (e.g. Goreaud & Pélissier 1999).

Note that, if $a < 2r$, the sampling regions overlap and the corresponding values of $N(s)$ are not independent, a situation quite usual in practice when the study region is small and the number of sampling points is high. Non-independence between samples prohibits formal statistical tests of the frequency distribution of $N(s)$ against its theoretical distribution. Therefore, we used a less rigorous but pragmatic approach, which consists of a combined analysis of the frequency distribution and the map of $N(s)$ to detect first-order heterogeneity and to partition the pattern into homogeneous subplots. Fig. 1 illustrates this approach on a virtual 1 ha plot where the two parts (south and north) correspond to independent realizations of Poisson processes with intensities 0.01 and 0.05, respectively (Fig. 1a). The frequency distribution of $N(s)$ has a clear bimodal shape corresponding to the mixture of the two Poisson distributions (Fig. 1b).

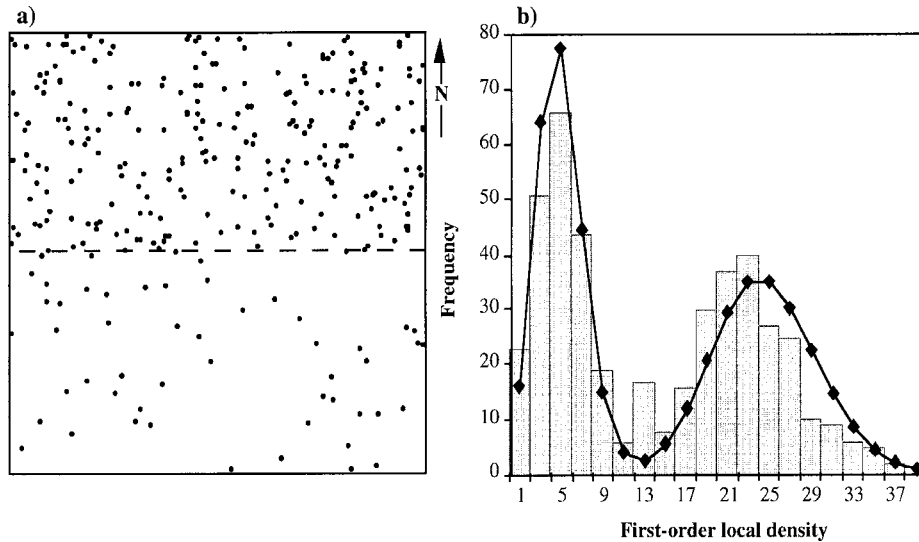


Fig. 1. Simulated heterogeneous point pattern in a 100 m × 100m virtual plot. **a.** The two parts (south and north) correspond to independent realisations of Poisson processes with intensities 0.01 and 0.05, respectively. **b.** Frequency distribution of the local density function $N(s)$, computed in circles of radius 12.5 m regularly distributed on a systematic grid of 5 m × 5 m. The curve corresponds to the theoretical values expected for the mixture of the two Poisson distributions.

Second-order local neighbour density

The second-order property of a point pattern is related to the joint density of the occurrence of two points at a given distance (Ripley 1977; Diggle 1983). It characterises the number of points encountered in the neighbourhood of an arbitrary point of the pattern and allows interpreting the spatial structure in terms of interaction processes (aggregation, inhibition, etc.).

Sometimes, overall (first-order) local density is homogeneous while the fine-scale structure varies from one place to another within the study area. In this case the second-order characteristic of the pattern is termed heterogeneous. To allow close inspection of these characteristics of spatial patterns, we define an individual second-order local neighbour density function:

$$n_i(r) = N_i(r)/\pi r^2, \quad (3)$$

where $N_i(r)$ corresponds to the number of neighbours within a distance r of a given point i of the pattern. For points located near the boundary of the study area, the edge effect is corrected, as previously, using Ripley's (1977) local correcting factor. The function $n_i(r)$ is proportional to the individual function proposed by Getis & Franklin (1987) from Ripley's K -function and can be interpreted in terms of spatial structure around each point i . For a Poisson pattern of N points in an area A , the expected value of $n_i(r)$ at any distance r is $(N-1)/A$.

Compared to this constant value, a given estimation of $n_i(r)$ gives an idea of the local structure (aggregated or regular) around point i . Because $n_i(r)$ is linked to a specific point, it cannot be considered as a stochastic function of the process so no formal test is available. However, the frequency distribution and map of the values of $n_i(r)$ at a given distance r can be used, as above, to detect second-order heterogeneity.

Spatial analysis within homogeneous subplots

We chose to analyse spatial structure within homogeneous subplots by use of Ripley's K -function, which has the advantage of describing the spatial structure at different ranges simultaneously (Cressie 1993) and is a standardized measure that allows comparison of spatial patterns of various intensities. It has been used recently in many studies in plant ecology e.g. desert shrubs (Skarpe 1991; Haase et al. 1996), temperate (Duncan 1991; Moeur 1993; Szwagrzyk & Czerwczak 1993; Goreaud et al. 1998) and tropical forests (Pélissier 1998; Barot et al. 1999; Forget et al. 1999).

Under the assumptions of homogeneity (or stationarity) and isotropy (invariance by rotation) Ripley's K -function is defined for a process of intensity λ , so that $\lambda K(r)$ is the expected number of neighbours in a circle of radius r centred on an arbitrary point of the pattern (Ripley 1977 for more details). Instead of the K -function, the modified L -function, the classical estimator for which

$$\hat{L}(r) = \sqrt{\hat{K}(r) / \pi} - r \quad (4)$$

is generally preferred (Besag 1977). $\hat{L}(r)$ has a more stable variance than $\hat{K}(r)$ and is easier to interpret: $L(r) = 0$ under CSR; $L(r) < 0$ indicates that there are fewer neighbours within a distance r off an arbitrary point of the pattern than expected under CSR, so that the pattern tends to be regular; $L(r) > 0$ indicates that there are more neighbours within a distance r off an arbitrary point of the pattern than expected under CSR, so that the pattern tends to be clustered. For points closer to the boundary of the plot than to a neighbouring point of the pattern, $\hat{K}(r)$ requires an edge effect correction. In a previous paper, Goreaud & Pélissier (1999) introduced procedures that extend the use of Ripley's (1977) local correcting factor of edge effects to analysis of plots of irregular shape.

Worked examples: two applications in forest ecology

Data sets

We tested our approach on two examples taken from the field of forest ecology. The first data set represents a mixed *Quercus petraea*-*Fagus sylvatica* temperate forest stand in the managed Haye Forest, France. In this stand, tree growth and survival are highly dependent on the spatial interactions between trees (Goreaud et al. 1999). In order to understand the inter-specific relations between the species, Goreaud (2000) analysed a 1 ha plot in a 140 yr-old stand (Pardé 1981). He showed that this plot exhibited a structural heterogeneity of density, mean height of trees and mixture rate of trees with $\text{DBH} \geq 10$ cm, and hypothesised that this reflected heterogeneity of a soil factor. As no soil data were available, we used the local density (both species pooled) as an endogenous indicator of heterogeneity.

The second example data set is from an experimental plot in moist evergreen forest of Uppangala, Western Ghats, India (Pascal & Pélissier 1996), designed to monitor and study the long-term natural dynamics (Elouard et al. 1997a, b). In this forest, Pélissier (1997, 1998) showed a macro-heterogeneity of the spatial structure of trees with $\text{DBH} \geq 10$ cm, which was related to local variations of the dynamic processes ensuring forest renewal. In this paper a 0.8 ha plot with apparently homogeneous first-order characteristics, but heterogeneous second-order properties, was analysed.

Methods

In these examples we used local density and second-order local neighbour density functions as parameters to delineate contour lines of homogeneous subplots. The theory of regionalized variables gives a general framework to interpolate contour lines from values estimated at the nodes of a systematic grid (Matheron 1965; Cressie 1993). For the sake of simplicity, we used linear interpolations (Cleveland 1993) from values of local density and the second-order local neighbour density functions estimated at the nodes of a 10 m \times 10 m grid using the Lowess method (local weighted scatter-plot smoothing; Cleveland 1979). Local regression was computed over a number n of nearest neighbours, chosen to minimise the mean smoothing error (Cleveland & Devlin 1988). After drawing the contour lines, the homogeneous subplots were approximated by polygons in order to calculate Ripley's K -function with edge effect correction for plots of irregular shape.

In order to test the null hypothesis of spatial randomness, we computed a 95% confidence interval of $\hat{L}(r)$ using the Monte Carlo method (Besag & Diggle 1977) with 1000 simulated random patterns. At a given distance r , a value of $\hat{L}(r)$ outside the confidence interval is interpreted as a significant departure from CSR towards clustering or regularity. When the function stays outside the confidence interval at large distances, we can consider that the pattern is heterogeneous, because most of the points are concentrated in a dense part of the study area which could be interpreted as a cluster approaching the size of the study area. This cluster could not be considered as a repeated structure at the scale of the study region.

Computer programs used were implemented in C language and can be obtained on request to the authors. Modules of spatial data analysis and graphical display are at present available with documentation from the ADE-4 homepage (<http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/>; Thioulouse et al. 1997). The procedures to compute Lowess and to draw the contour lines were performed using ADE-4 package.

Results for example 1: first-order heterogeneity

We computed local density in circles of radius 12.5 m centred at the nodes of a 5 m \times 5 m systematic grid covering the 1 ha plot of the managed Haye Forest, France. This design allowed study of the spatial structure up to 25 m, but implied that the sampling regions were not independent. However, the non-Poisson and slightly bimodal shape of the frequency distribution of $N(s)$ (number of points per circle) indicated heterogene-

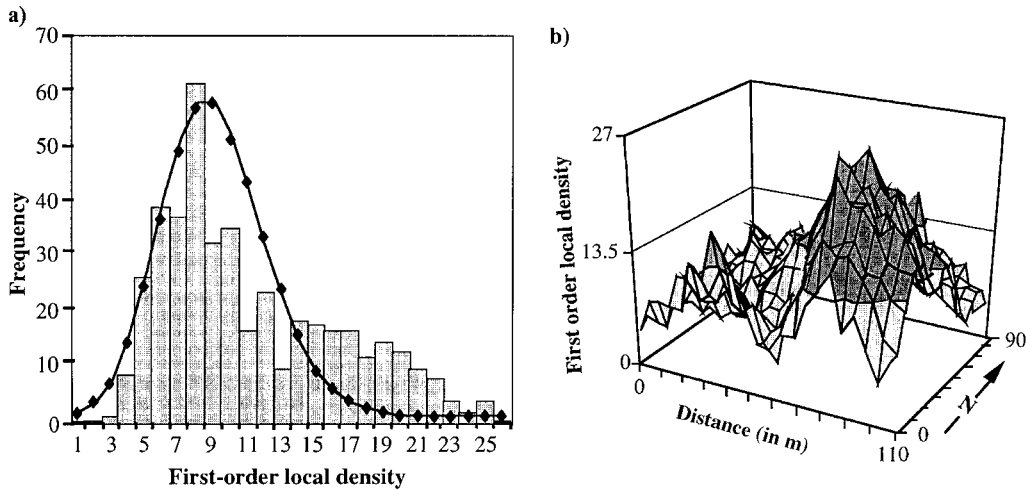


Fig. 2. Distribution of the local density function computed in circles of radius 12.5 m centred at the nodes of a 5m × 5m systematic grid in a 110m × 90 m plot of the managed mixed *Quercus-Fagus* stand of Haye Forest, France (example 1). **a.** Frequency distribution of $N(s)$ with the theoretical curve of the homogeneous Poisson distribution expected with an intensity parameter corresponding to the first mode. **b.** Spatial distribution of $N(s)$.

ity of the first-order characteristic of the pattern and allowed identification of two ranges of values [3;13] and [14;26] (Fig. 2).

In order to partition the plot into homogeneous subplots, we used the Lowess method to predict the values of the local density function at each node of a 10 m × 10 m systematic grid. The local regression was computed over the 12 nearest sampling points to minimise the mean smoothing error. We then delineated the contour lines of $N(s) = 13$ and $N(s) = 14$, by interpolation of the predicted values (Fig. 3). The use of a buffer zone between the two subplots improved their respective homogeneity by avoiding unclear transitions between the dense and sparse parts of the plot.

We then computed the L -function for the entire rectangular plot and within the two polygonal subplots. Trees in the buffer zone were not taken into account. In the entire plot (Fig. 4a) the curve exhibited a divergence towards clustering at large distances due to broad-scale heterogeneity related to the presence of a denser part. This prevents interpretation of fine-scale structure from the whole data set because $L(r)$ averages the characteristic structures of the two subplots. On the contrary, when computed within each subplot, the L -function remained within the confidence interval at large distances, which means that each subplot was homogeneous. Both within subplots analyses exhibited a significant regularity in the range 0-8 m, but with a higher intensity in the sparse one (Fig. 4b-c).

Results for example 2: second-order heterogeneity

In the 0.8 ha plot of the moist evergreen forest of Uppangala, India, the frequency distribution of the local density $N(s)$ (not shown) was unimodal, following a theoretical Poisson distribution. But, when computed over the entire plot the L -function, although lying within the confidence interval at large distances, showed a combination of an element of attraction at small distances (1 m) with an element of repulsion in the 2-7 m range (Fig. 5a).

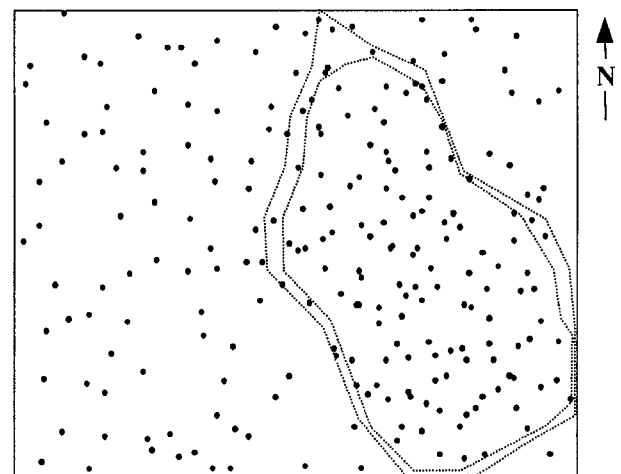


Fig. 3. Location map of 231 trees in a 110 m × 90 m plot in Haye Forest, France (example 1). The dotted lines were approximated from the contour lines of the local density, $N(s) = 13$ and $N(s) = 14$ (inner curve).

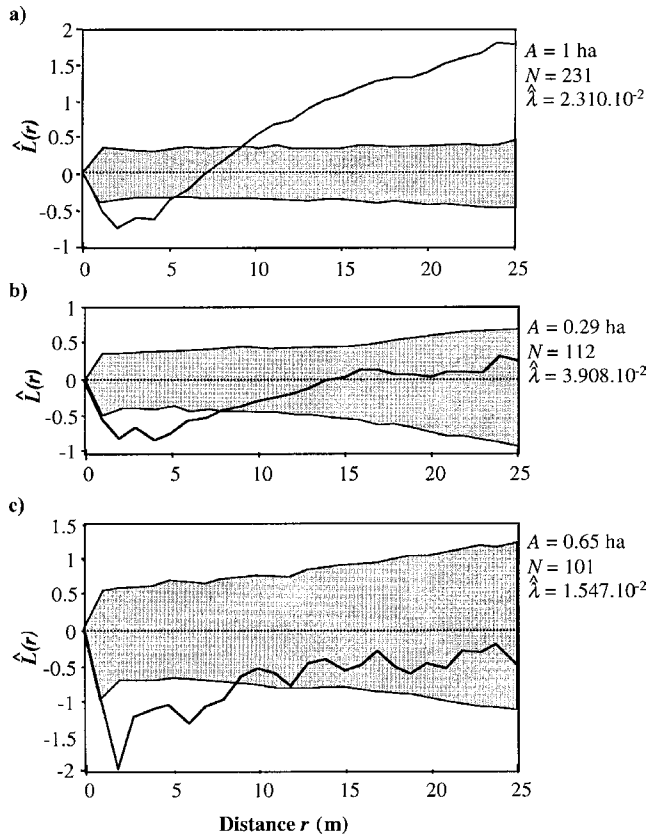


Fig. 4. Graphs of the L -function for the managed Haye Forest, France (example 1). Function computed: **a.** Over the entire $110 \text{ m} \times 90 \text{ m}$ rectangular plot; **b.** Within the polygonal dense part of the plot; **c.** Within the polygonal sparse part of the plot. Shaded envelopes correspond to the 95% confidence interval of the null hypothesis of complete spatial randomness.

We expected that the attraction effect would only concern one part of the plot so computed the second-order local neighbour density function, taking $r = 1 \text{ m}$. The frequency distribution of this statistic showed that a small proportion of trees had at least one neighbour within this distance. The spatial distribution showed, however, that these trees were more concentrated in the western part of the plot, thus representing second-order heterogeneity (Fig. 6).

In order to delineate homogeneous subplots, we used the Lowess method with the 20 nearest neighbours to predict the values of $n_i(r)$ at each node of a $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ grid. We then drew by interpolation the contour line of the value $n_i(r) = (N-1)/A = 0.07262$. Twenty neighbours did not represent the minimum smoothing error, but corresponded to the range over which the smoothing error stabilised and the subplots delineated remained almost invariant. Fig. 6b shows the two polygonal

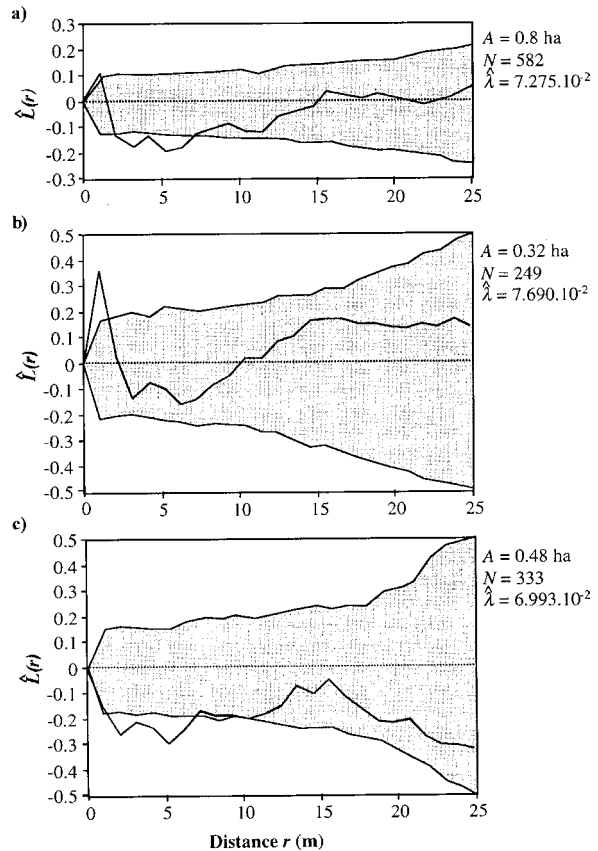


Fig. 5. Graphs of the L -function for the natural moist evergreen forest of Uppangala, Western Ghats, India (example 2). Function computed: **a.** Over the entire $100 \text{ m} \times 80 \text{ m}$ rectangular plot; **b.** Within the polygonal eastern part of the plot; **c.** Within the polygonal western part of the plot. Shaded envelopes correspond to the 95% confidence interval of the null hypothesis of complete spatial randomness.

subplots approximated from the contour line.

The L -functions computed within these subplots independently, showed that the two peaks observed in the entire plot were separate. Trees in the western part (Fig. 5b) exhibited a significant attraction effect at 1 m , while trees in the eastern part (Fig. 5c) exhibited a significant regularity in the range $2\text{--}7 \text{ m}$. This result emphasises that, even when the first-order properties of the point pattern are homogeneous, heterogeneous second-order characteristics can lead to different interpretations in terms of between-tree interactions.

Discussion and Conclusions

Because natural processes are highly dependent on the local environment (soil, topography, etc.) which is often heterogeneous, natural communities are seldom

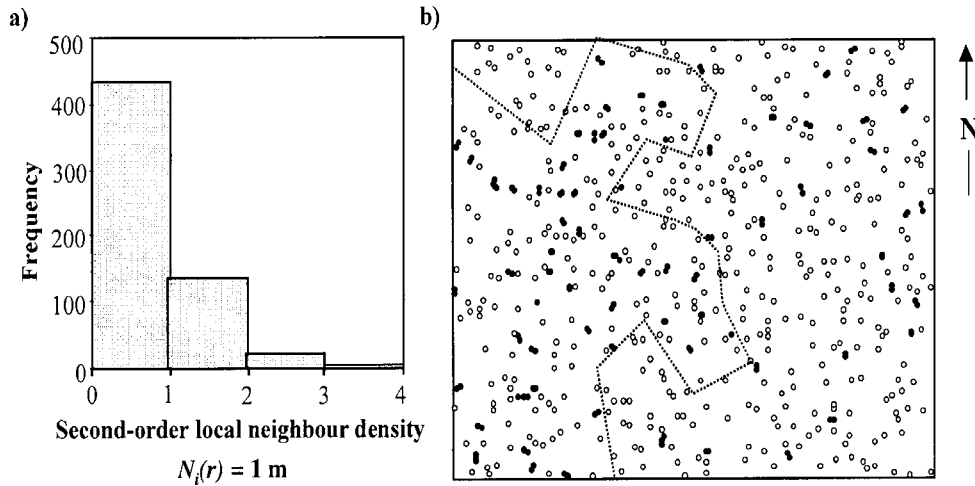


Fig. 6. Distribution of the second-order local neighbour density function computed in circles of radius 1 m centred on each point of the pattern in a 100 m × 80 m experimental plot of the moist evergreen forest of Uppangala, Western Ghats, India (example 2). **a.** Frequency distribution of $N_i(r)$ for $r = 1$ m. **b.** Location map of 582 trees in the experimental plot with black points indicating $N_i(r) \geq 1$. The dotted line was approximated from the contour curve of the value of the second-order local neighbour density $n_i(r) = 0.07262$ at $r = 1$ m.

homogeneous. Therefore, spatial heterogeneity should be systematically investigated with the aim of being adequately taken into account in statistical analysis (Dutilleul 1993). Classical methods to analyse spatial point patterns usually involve the assumptions of homogeneity and isotropy. Our examples clearly illustrate how various kinds of heterogeneity can affect the methods of spatial data analysis, such as the frequently-used Ripley's function. Some methods dealing with anisotropy, such as orientation correlation functions (Stoyan & Benes 1991) and spectral analysis (Muggleston & Renshaw 1996) have been applied to biological data, but very few simple methods to deal with heterogeneous point patterns are available.

The heterogeneity of a point pattern can easily be detected when the available data exhibit a potential exogenous factor responsible for this heterogeneity. Even if this factor is not entirely mapped homogeneous subplots can be delineated through interpolations and contour lines. The problem is analogous when the structural heterogeneity concerns the first-order characteristics of the pattern, and the local density function can help in partitioning the pattern into homogeneous subplots. It will, however, often be more insidious when heterogeneity only affects the second-order properties of the pattern, in which case the superposition of various effects can occur. The method proposed in this paper can help in dealing with all these aspects of heterogeneity, following the principle that broad-scale environmental variations will tend to produce aggregated patterns and that these variations will be less pronounced at smaller scale. The major determinant of the pattern will then be

the nature of the interactions among individuals themselves (Diggle 1983).

The proposed approach is based on the delineation, within a heterogeneous study area, of subplots that could be considered as internally homogeneous, and characterization of the spatial pattern within these subplots. It is a general approach that could be used with most methods of spatial statistics subjected to preliminary hypotheses of homogeneity, in particular those based on distance measurements (see Diggle 1983; Upton & Fingleton 1985; Cressie 1993). However, using Ripley's (1976, 1977) second-order neighbourhood analysis adapted to analyse plots of irregular shape (Goreaud & Pélissier 1999) has the advantage of involving a set of similar functions to detect heterogeneity, to define the homogeneous subplots and then to characterise their internal spatial structure, thus reducing conceptual investment and computation time. Alternatively, this redundancy could lead to some bias such as the detection of non-significant random variations, although this risk is limited when the definition of the homogeneous subplots is carried out at a larger scale than that on which the structure of interest occurs. Such an approach is of course expected to be less precise than a statistical test of a specific spatial heterogeneous process (for instance, the spatial clustering processes in statistical epidemiology: Wartenberg & Day 1988; Diggle & Chetwynd 1991), but it is far easier to use for exploratory analysis in ecology when the underlying processes are unknown. In our examples, the method was successfully validated, as the final computation of the L -function in each homogeneous subplot stays within the confidence interval of

the null hypothesis of CSR at large distances.

The definition of homogeneous subplots will not be completely objective because the accuracy of the boundary depends on several parameters. Firstly, the local density, the number and the radius of the sampling regions limit the maximum size of the studied structures and samples may not be independent preventing the use of formal tests. Secondly, the contour delineation may vary according to the method used, linear interpolation from values predicted by the Lowess procedure allows variation of both the degree of smoothing of the local regression and the drawing resolution of the contour lines. Thirdly, the complexity of the polygons used to approximate the shape of the subplots determines the computation time and can limit the accuracy of the boundary definition. Finally, the definition of the subplots can sometimes be imprecise and a buffer zone between the different subplots can be of some use to avoid unclear transitions, as in example 1.

This paper deals with simple cases with a single factor of heterogeneity, but the method could be extended to more complex systems with several hierarchical levels of heterogeneity (Kolasa & Rollo 1991), for instance from a broad-scale exogenous macro-heterogeneity to first- and second-order fine-scale variations. The same general framework with the same adaptation of edge-corrections to irregular shapes could also be used with other functions of second-order neighbourhood analysis derived from Ripley's *K*-function and dealing with marked point patterns (Lotwick & Silverman 1982; Diggle 1983; Penttinen et al. 1992; Goulard et al. 1995). In this case, homogeneity concerns the distribution of both the points and the marks which can be qualitative (e.g. tree species) or quantitative (e.g. tree diameter, height) characteristics of the points. This possible extension offers an interesting perspective for the study of heterogeneous multi-specific patterns or of forested landscapes with varying scales of patterns. The method may have some limits in certain cases where a density gradient exists leading to a flat local density frequency distribution. Therefore, the proposed method is no substitution for thorough measurements of heterogeneity factors, but should help ecologists to refine field investigations.

Acknowledgements. The authors are grateful to the Institut National de la Recherche Agronomique and the Institut Français de Pondichéry for allowing them to work on the data sets from the forest stations of Haye (France) and Uppangala (India). They also thank J. Thioulouse and D. Chessel for their collaboration on implementing our programs in ADE-4 package, and the colleagues and reviewers of the journal who helped improve the manuscript, in particular Moira Mugglestone and Prof. Økland who, in addition, corrected the English.

References

- Barot, S., Gignoux, J. & Menaut, J.-C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987-2005.
- Batista, J.L.F. & Maguire, D.A. 1998. Modeling the spatial structure of tropical forests. *For. Ecol. Manage.* 110: 293-314.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Besag, J.E. 1977. Comments on Ripley's paper. *J. R. Stat. Soc. B* 39:193-195.
- Besag, J.E. & Diggle, P.J. 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Appl. Stat.* 26: 327-333.
- Blate, G.M., Peat, D.R. & Leighton, M. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* 82: 522-538.
- Cleveland, W.S. 1979. Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. *J. Am. Stat. Assoc.* 74: 829-836.
- Cleveland, W.S. 1993. *Visualizing data*. Hobart Press, Summit, NJ.
- Cleveland, W.S. & Devlin, S.J. 1988. Locally weighted regression: an approach to regression analysis by local fitting. *J. Am. Stat. Assoc.* 83: 596-610.
- Collinet, F. 1997. *Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou – Guyane française)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon.
- Couteron, P. 1998. *Relations spatiales entre individus et structure d'ensemble dans les peuplements ligneux soudano-sahéliens au Nord-ouest du Burkina Faso*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Couteron, P. & Kokou, K. 1997. Woody vegetation spatial patterns in semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. *Plant Ecol.* 132: 221-227.
- Cressie, N.A. 1993. *Statistics for spatial data*. Wiley, New York, NY.
- Desouhant, E., Debouzie, D. & Menu, F. 1998. Oviposition pattern of phytophagous insects: on the importance of host population heterogeneity. *Æcologia* 114: 382-388.
- Dessard, H. 1996. *Estimation de l'intensité locale d'un processus de Cox: application à l'analyse spatiale d'un inventaire forestier*. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

- Diggle, P.J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London.
- Diggle, P.J. & Chetwynd, A.G. 1991. Second-order analysis of spatial clustering for inhomogeneous populations. *Biometrics* 47: 1155-1163.
- Duncan, R.P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed Podocarp stand. *J. Ecol.* 79: 1073-1084.
- Dutilleul, P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* 74: 1646-1658.
- Elouard, C., Houllier, F., Pascal, J.-P., Péliissier, R. & Ramesh, B.R. 1997a. *Dynamics of the dense moist evergreen forests: long-term monitoring of an experimental station in Kodagu District (Karnataka, India)*. Institut français de Pondichéry, Inde. Ponds papers in Ecology 1: 1-23.
- Elouard, C., Péliissier, R., Houllier, F., Pascal, J.-P., Durand, M., Aravajy, S., Carpentier-Gimaret, C., Moravie, M.-A. & Ramesh, B.R. 1997b. Monitoring the structure and dynamics of a dense moist evergreen forest in the Western Ghats (Kodagu District, Karnataka, India). *Trop. Ecol.* 38: 193-214.
- Forget, P.-M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* 26: 406-419.
- Forget, P.-M., Mercier, F. & Collinet, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) at Paracou, French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 15: 301-303.
- Getis, A. & Franklin, J. 1987. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* 68: 473-477.
- Goreaud, F. 2000. *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes*. Thèse de doctorat, ENGREF, Nancy.
- Goreaud, F. & Péliissier, R. 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's *K*-function. *J. Veg. Sci.* 10: 433-438.
- Goreaud, F., Courbaud, B. & Collinet, F. 1999. Spatial structure analysis applied to modelling of forest dynamics: a few examples. In: Amora, A. & Tomé, M. (eds.) *Proceedings of the IUFRO workshop on empirical and process based models for forest tree and stand growth simulation, 20-26 september 1997, Oieras, Portugal*, pp. 155-172.
- Goulard, M., Pagès, L. & Cabanettes, A. 1995. Marked point process: using correlation functions to explore a spatial data set. *Biometrika J.* 7: 837-853.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C. & Incoll, L.D. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *J. Veg. Sci.* 7: 527-534.
- He, F., Legendre, P., Bellehumeur, C. & LaFrankie, J.V. 1994. Diversity pattern and spatial scale: a study of a tropical rain forest of Malaysia. *Environ. Ecol. Stat.* 1: 265-286.
- Holling, C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62: 447-502.
- Huston, M.A. & DeAngelis, D.L. 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *Am. Nat.* 144: 954-977.
- Kenkel, N.C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. 1991. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, New York, NY.
- Kolasa, J. & Rollo, D.C. 1991. The heterogeneity of heterogeneity: a glossary. In: Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (eds.) *Ecological heterogeneity*, pp. 1-23. Springer-Verlag, New York, NY.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lotwick, H.W. & Silverman, B.W. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *J. R. Stat. Soc. B* 44: 406-413.
- Matheron, G. 1965. *Les variables régionalisées et leur estimation: application de la théorie des fonctions aléatoires aux sciences de la nature*. Masson, Paris.
- Moeur, M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *For. Sci.* 39: 756-775.
- Moreno-Casasola, P. & Vázquez, G. 1999. The relationship between vegetation dynamics and water table in tropical dune slacks. *J. Veg. Sci.* 10: 515-524.
- Mugglestone, M.A. & Renshaw, E. 1996. A practical guide to the spectral analysis of spatial point processes. *Comp. Stat. Data Anal.* 21: 43-65.
- Newbery, D.M. & Proctor, J. 1984. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. IV. Association between tree distribution and soil factors. *J. Ecol.* 72: 475-493.
- Pardé, J. 1981. De 1882 à 1976/80 : les places d'expérience de sylviculture du hêtre en forêt domaniale de Haye. *Rev. For. Fr.* 33: 41-64.
- Pascal, J.-P. & Péliissier, R. 1996. Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in southwest India. *J. Trop. Ecol.* 12: 195-218.
- Péliissier, R. 1997. *Hétérogénéité spatiale et dynamique d'une forêt dense humide dans les Ghats occidentaux de l'Inde*. Institut français de Pondichéry, Inde, Publications du département d'écologie 37: 1-148.
- Péliissier, R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots in a southern Indian tropical moist evergreen forest. *J. Trop. Ecol.* 14: 1-16.
- Penttinen, A., Stoyan, D. & Henttonen, H.M. 1992. Marked point processes in forest statistics. *For. Sci.* 38: 806-824.
- Peterson, C.J. & Pickett, S.T.A. 1990. Microsite and elevation influences on early regeneration after catastrophic wind-throw. *J. Veg. Sci.* 1: 657-662.
- Pielou, E.C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New York, NY.
- Ripley, B.D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *J. Appl. Proba.* 13: 255-266.
- Ripley, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *J. R. Stat. Soc. B* 39: 172-212.
- Ripley, B.D. 1981. *Spatial statistics*. Wiley, New York, NY.
- Sabatier, D., Grimaldi, M., Prévost, M.-F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M. & Curmi, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecol.* 131: 81-108.
- Skarpe, C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *J. Veg. Sci.* 2: 565-572.

- Sterner, R.W., Robic, C.A. & Scharz, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *J. Ecol.* 74: 621-633.
- Stoyan, D. & Benes, V. 1991. Anisotropy analysis for particle systems. *J. Micro.* 164: 159-168.
- Stoyan, D., Kendall, W.S. & Mecke, J. 1987. *Stochastic geometry and its applications*. Wiley, New York, NY.
- Szwagrzyk, J. & Czerwczak, M. 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *J. Veg. Sci.* 4: 469-476.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. & Olivier, J.-M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput.* 7: 75-83.
- Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74: 2179-2191.
- Upton, G. & Fingleton, B. 1985. *Spatial data analysis by example. Volume 1: point pattern and quantitative data*. Wiley, New York, NY.
- Wartenberg, D. & Day, R. 1988. Adjusting for heterogeneity and edge effects in spatial point patterns. *Arch. Environ. Health* 43: 204.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.* 3: 385-397.

Received 10 February 2000;
Revision received 28 June 2000;
Accepted 14 September 2000.
Coordinating Editor: R.H. Økland.

3. **Pélissier, R., Couteron, P., Dray, S. & Sabatier, D. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology*, 84: 242-251.**

CONSISTENCY BETWEEN ORDINATION TECHNIQUES AND DIVERSITY MEASUREMENTS: TWO STRATEGIES FOR SPECIES OCCURRENCE DATA

RAPHAËL PÉLISSIER,^{1,4} PIERRE COUTERON,² STÉPHANE DRAY,³ AND DANIEL SABATIER¹

¹IRD, UMR botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes, TA40/PS2, 34398 Montpellier Cedex 05, France

²ENGREF, UMR botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes, TA40/PS2, 34398 Montpellier Cedex 05, France

³Université Lyon 1, UMR Biométrie et Biologie Evolutive, 69622 Villeurbanne Cedex, France

Abstract. Both the ordination of taxonomic tables and the measurements of species diversity aim to capture the prominent features of the species composition of a community. However, interrelations between ordination techniques and diversity measurements are seldom explicated and are mainly ignored by many field ecologists. This paper starts from the notion of the species occurrence table, which provides a unifying formulation for different kinds of taxonomic data. Here it is demonstrated that alternative species weightings can be used to equate the total inertia of a centered-by-species occurrence table with common diversity indices, such as species richness, Simpson diversity, or Shannon information. Such an equation defines two main ordination strategies related to two different but consistent measures of species diversity. The first places emphasis on scarce species and is based on Correspondence Analysis and species richness (CA-richness strategy). The second, in which abundant species are prominent, relies on Non-Symmetric Correspondence Analysis and Simpson diversity (NSCA-Simpson strategy). Both strategies are suitable for measuring α and β diversity by analyzing the centered-by-species occurrence table with respect to external environmental or instrumental variables.

In this paper, these two strategies are applied to ecological data obtained in a Neotropical rainforest plot. The results are then discussed with respect to the intrinsic characteristics of the community under analysis, and also to the broad classes of floro-faunistic data used in ecology (i.e., data gathered from museum or herbarium collections, exhaustive inventories in a reference plot, or enumeration through species-by-relevés tables). The approach encompasses several well-known techniques such as Correspondence Analysis, Non-Symmetric Correspondence Analysis, Canonical Correspondence Analysis, and Redundancy Analysis, and provides greater insight into interrelations between ordination methods and diversity studies.

Key words: α and β diversity; inertia decomposition; multivariate analysis; Simpson diversity; species–environment relationships; species occurrence table; species richness; species weight.

INTRODUCTION

The measurement of species diversity is a central topic in community ecology (Ricklefs 1990, Krebs 1994, Begon et al. 1996). The simplest measure of diversity is species richness, which corresponds to the number of species present in a community. But numerous other indices, based on the idea that species frequency distribution is more informative than simple species richness, can be found in ecological literature (e.g., Magurran 1988). Of these, the famous nonparametric Shannon (1948) information, H , Simpson (1949) concentration, λ , and Simpson diversity, $D = 1 - \lambda$ (Greenberg 1956) are the most commonly employed. Pielou (1969) has shown that D is an unbiased sample estimator of population diversity that is insensitive to very rare species (which are generally poorly sampled) but sensitive to changes in the abundance of the few

prevalent species, so that Hill (1973) recommended the use of $1/\lambda$ instead. Following Patil and Taillie (1982), Lande (1996) noted however that Simpson $D = 1 - \lambda$ can be expressed as the total variance in species identity within a community.

Whittaker (1972) introduced the important concept of diversity partitioning into within (α) and between (β) components, which prefigured an interrelation between ordination techniques and diversity studies (Gauch and Whittaker 1972, Gauch 1973). However, for most field ecologists, this link remained somewhat abstract because it was not clearly related to the commonly used indices of species diversity. Later, Ter Braak (1983) emphasized that Principal Component Analysis (PCA) based on species profiles can be interpreted in terms of α and β diversity related to Simpson D . More recently, Gimaret-Carpentier et al. (1998a) pointed out that total inertia computed by Non-Symmetric Correspondence Analysis (NSCA; Lauro and D'Ambra 1984) corresponds exactly to Simpson diversity. As far as we know, however, no paper has

Manuscript received 27 September 2001; revised 5 April 2002; accepted 15 May 2002; final version received 21 June 2002. Corresponding Editor: D. W. Roberts.

⁴ E-mail: Raphael.Pelissier@mpl.ird.fr

ever been published in the ecological literature to really unify the notions of ordination and diversity measures.

This paper starts from the notion of the species occurrence table, which is a unifying formulation for different kinds of taxonomic data. It will be shown that the choice of appropriate species weighting modifies the metric of the eigenanalysis of a centered-by-species occurrence table and enables its total inertia to be equated with the common diversity indices. Such an equation will be extended to α and β diversity by considering a constraint analysis (The CoCoAn [Constrained Correspondence Analysis] R Package; Dray 2001, available online)⁵ of the occurrence table with respect to environmental or instrumental (sensu, Rao 1964) variables. Our aim is to underline how the analysis of species–environment relationships may rely on two main alternative strategies that encompass simultaneously an ordination technique and a consistent measurement of taxonomic diversity. Both strategies will be applied to ecological data obtained in a Neotropical rainforest plot, before being discussed with respect to the broad classes of floro-faunistic data used in ecology.

MEASURING TOTAL DIVERSITY FROM A TABLE OF SPECIES OCCURRENCES

A table of species occurrences is a very simple, though unusual, form of presentation of taxonomic data, where each individual recorded is allocated to a taxonomic category (usually a particular species). In terms of data analysis, it corresponds to a complete binary table **T** with n rows (individuals or occurrences) and p columns (species), such that

$$\mathbf{T}_{(n \times p)} = [t_{ij}] = \begin{cases} 1 & \text{if the } i\text{th occurrence belongs} \\ & \text{to the } j\text{th species} \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases}$$

Table **T** differs from the usual site-by-species ecological table since it is irrespective of sampling units: each row represents an individual organism identified to species and observed either at a single site or throughout a collection of sites. Table **T** has some analogy to the “inflated matrix” (Legendre and Legendre 1998: p. 595) used in Canonical Correspondence Analysis (CCA; Ter Braak 1986) to get a weighted regression. Such a species occurrence table may originate from data gathered from museum or herbarium collections (e.g., Gimaret-Carpentier et al. 1998a), exhaustive inventories in a reference plot (e.g., Pélissier et al. 2002), or species enumeration through several relevés.

Column means of **T** are simply the species relative frequencies, noted $f_j = t_{+j}/t_{++}$, where t_{+j} is the sum of values in column j (i.e., the number of occurrences

belonging to species j), and t_{++} is the sum of all values in the whole table (i.e., n , the total number of occurrences). Let us consider **Tc** of size $(n \times p)$, the centered-by-columns (species) table derived from **T**. It contains either $t_{ij} - f_j = 1 - f_j$ when the occurrence belongs to species j (i.e., $t_{ij} = 1$) or $t_{ij} - f_j = -f_j$ when the occurrence does not belong to species j (i.e., $t_{ij} = 0$). Column means of **Tc** are zero and column variances are $f_j(1 - f_j)$.

Let us now consider a $(n \times n)$ diagonal matrix of row weights, noted **D_n**, and a $(p \times p)$ diagonal matrix of species weights, noted **Δ_p**. Matrix **D_n** is defined such that

$$\mathbf{D}_n = [d_{nij}] = \begin{cases} f_i = t_{i+}/t_{++} & i = j \\ 0 & i \neq j. \end{cases}$$

For the table of species occurrences **T** defined above, $t_{++} = n$ and $\forall i, t_{i+} = 1$, hence **D_n** contains on its diagonal the natural weights of the occurrences (i.e., $f_i = 1/n$). Our purpose is first to show that varying the species weights contained in **Δ_p** changes the metric of the eigenanalysis of table **Tc** and gives it some interesting properties with respect to diversity measurements.

For the sake of clarity, the statistical triplet notation of Escoufier (1987) will be adopted to specify the type of analysis under consideration (see also Dolédec et al. 1996, 2000, for an introduction to triplet notation in ecology). For instance, the eigenanalysis of the statistical triplet (**Tc**, **Δ_p**, **D_n**) indicates that we perform a generalized singular value decomposition (GSVD; Greenacre 1984) of table **Tc**, using column weights given by **Δ_p** and row weights given by **D_n** (see Appendix A).

Let us consider first the classical χ^2 metric of the Correspondence Analysis (CA; Hill 1974) that defines a diagonal matrix **Δ_p** = **D_p**⁻¹ containing species weights corresponding to

$$\mathbf{D}_p^{-1} = [d_{pjj}] = \begin{cases} 1/f_j & i = j \\ 0 & i \neq j. \end{cases}$$

The CA of **T** can be defined from the statistical triplet (**Tc**, **D_p**⁻¹, **D_n**), whose eigenanalysis has total inertia corresponding to the weighted sum of the column variances of **Tc**:

$$I_T = \sum_{j=1}^p \frac{1}{f_j} \times f_j(1 - f_j) = \sum_{j=1}^p (1 - f_j) = p - 1$$

where p corresponds to the total number of species (columns of **Tc**). Species richness expressed as $p - 1$ is obviously a measure of diversity (Hill 1973, Patil and Taillie 1982) since a community containing a single species has a diversity of zero. Note also that the lower the value of f_j , the greater the contribution by a given species (Fig. 1).

Consider now a diagonal identity matrix **Δ_p** = **I_p** that contains uniform species weights:

⁵ URL: <http://lib.stat.cmu.edu/R/CRAN/src/contrib/PACKAGES.html#CoCoAn>

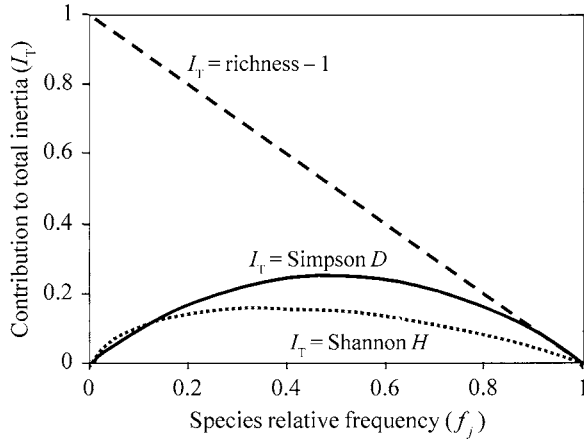


FIG. 1. Species contributions to the total inertia (I_T) of the centered-by-species occurrence table (\mathbf{Tc}) in relation to the relative frequency of species (f_j) when species weights are: $1/f_j$ ($I_T = \text{species richness} - 1$); $\log[1/f_j]/(1 - f_j)$ ($I_T = \text{Shannon information } H$); or 1 ($I_T = \text{Simpson diversity } D$).

$$\mathbf{I}_p = [i_{p_{ij}}] = \begin{cases} 1 & i = j \\ 0 & i \neq j. \end{cases}$$

The Non-Symmetric Correspondence Analysis (NSCA) of \mathbf{T} can be defined from the statistical triplet $(\mathbf{Tc}, \mathbf{I}_p, \mathbf{D}_n)$, whose eigenanalysis uses the Euclidian metric, and corresponds simply to the centered Principal Component Analysis (PCA) of \mathbf{T} . The total inertia of this analysis computed as the weighted sum of the column variances of \mathbf{Tc} is

$$I_T = \sum_{j=1}^p f_j(1 - f_j) = 1 - \sum_{j=1}^p f_j^2$$

which corresponds exactly to Simpson diversity. The contribution of a given species increases here with its relative frequency on condition that f_j does not reach 0.5 (Fig. 1).

It should also be noted that Δ_p containing species weights of $\log[1/f_j]/(1 - f_j)$ leads to an intermediate situation between species richness and Simpson index (Fig. 1; see also Gimaret-Carpentier et al. 1998b), where the total inertia of the eigenanalysis of $(\mathbf{Tc}, \Delta_p, \mathbf{D}_n)$ would correspond to Shannon $H = -\sum_{j=1}^p f_j \log(f_j)$. However, for the sake of simplicity, the Shannon index will not be considered further in this paper.

EXPLAINING THE OCCURRENCES BY ENVIRONMENT

Analysis of the statistical triplet based on \mathbf{Tc} is of no interest by itself except that it links total inertia to a diversity index through the choice of species weights. Various meaningful analyses may nevertheless be conducted in the general framework of Principal Component Analysis on Instrumental Variables (PCAIV; Rao 1964), more widely known as the Redundancy Analysis (RDA; Wollenberg 1977), by analyzing \mathbf{Tc} with respect to external variables that provide biolog-

ical, geographical, or environmental information for each occurrence.

Let us consider a table \mathbf{X} , with n rows (occurrences) and m columns (external variables). Each row of \mathbf{X} represents a vector of environmental data facing a single individual in the taxonomic table. Multiple linear regressions of each column in \mathbf{Tc} (response variables) on all columns of \mathbf{X} (explanatory variables) result in a table \mathbf{Tc}_x containing the fitted values and a table \mathbf{Tc}_x containing the residuals $\mathbf{Tc} - \mathbf{Tc}_x$. The statistical triplet $(\mathbf{Tc}, \Delta_p, \mathbf{D}_n)$ can thus be broken down into two additive parts providing two new statistical triplets (see Appendix B): $(\mathbf{Tc}_x, \Delta_p, \mathbf{D}_n)$, which concerns the part of \mathbf{Tc} explained by the environment and whose eigenanalysis corresponds to PCAIV, and $(\mathbf{Tc}_x, \Delta_p, \mathbf{D}_n)$, which concerns the part independent from \mathbf{X} and whose eigenanalysis corresponds to Orthogonal PCAIV (Sabatier 1984, Sabatier et al. 1989), also known as partial RDA (Davies and Tso 1982). This decomposition divides the total inertia of table \mathbf{Tc} into a part explained and a part unexplained by the variables contained in table \mathbf{X} :

$$\begin{aligned} \text{Iner}(\mathbf{Tc}, \Delta_p, \mathbf{D}_n) &= \text{Iner}(\mathbf{Tc}_x, \Delta_p, \mathbf{D}_n) \\ &\quad + \text{Iner}(\mathbf{Tc}_x, \Delta_p, \mathbf{D}_n). \end{aligned}$$

PARTITIONING THE OCCURRENCES: MEASUREMENTS OF α AND β DIVERSITY

Let us consider for instance a qualitative variable that partitions the occurrences into m classes. Such a variable may be truly environmental (e.g., soil classes) or more instrumental (e.g., sampling units or relevés). Table \mathbf{X} , with n rows (occurrences) and m columns (classes of the qualitative variable), contains dummy variables, such that

$$\mathbf{X}_{(n \times m)} = [x_{ik}] = \begin{cases} 1 & \text{if the } i\text{th occurrence belongs} \\ & \text{to the } k\text{th class} \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases}$$

As \mathbf{X} contains dummy variables, \mathbf{Tc}_x contains the average species profiles for the classes (i.e., $f_{jk} - f_j$, where f_{jk} is the relative frequency of the j th species in the k th class). Consequently, the rows in this table are identical for all occurrences that belong to the same class.

The statistical triplets $(\mathbf{Tc}_x, \Delta_p, \mathbf{D}_n)$ and $(\mathbf{Tc}_x, \Delta_p, \mathbf{D}_n)$ can now be analyzed using alternatively one of the two matrices of column weights given by $\Delta_p = \mathbf{D}_p^{-1}$ or $\Delta_p = \mathbf{I}_p$. These analyses, which are identical to PCAIV and Orthogonal PCAIV with qualitative instrumental variables, are called between- and within-class analyses in the context of partitioned occurrence data (Dolédéc and Chessel 1989). The between-class inertia (I_B) is the part of the total inertia of table \mathbf{Tc} explained by \mathbf{X} , while the within-class inertia (I_W) is the part of the total inertia of table \mathbf{Tc} unexplained by \mathbf{X} . Hence, partitioning the occurrences according to a qualitative ex-

TABLE 1. Key for the soil classes.

| Code | Description | fr† |
|----------|---|--------|
| DVD | deep vertical drainage | 0.312 |
| Alt | weathered material at <1.2 m depth | 0.194 |
| SLD1 | superficial lateral drainage with “dry to the touch” character (DC) between 1.0 and 1.2 m depth | 0.0604 |
| SLD2 | superficial lateral drainage with DC at <1.0 m depth | 0.0814 |
| DhS | downhill transformed hydromorphic system | 0.139 |
| DhS + DC | DhS with DC at <1.2 m depth | 0.0446 |
| UhS | uphill transformed hydromorphic system | 0.0656 |
| UhS + DC | UhS with DC at <1.2 m depth | 0.0472 |
| SH‡ | prolonged surface water saturation | 0.0551 |

Note: The soil sequence from the initial ferralitic cover (DVD) up to the transformed hydromorphic systems (DhS and UhS) characterized a weathering transformation process under mechanical erosion.

† Relative frequency of trees ≥50 cm dbh per soil type in a 10-ha rainforest plot in French Guiana.

‡ SH corresponds to the periodically flooded bottomlands and is relatively independent of the weathering process (see Sabatier et al. [1997] for more details).

ternal variable gives the following decomposition: $I_T = I_B + I_W$, where I_T measures the total species diversity of the community (i.e., the γ diversity of Whittaker 1972), broken down into between (β diversity) and within (α diversity) additive components (Lande 1996).

It can be demonstrated (see Appendix C) that the eigenanalysis of $(\mathbf{Tc}_x, \mathbf{\Delta}_p, \mathbf{D}_n)$ is a Correspondence Analysis (CA) when $\mathbf{\Delta}_p = \mathbf{D}_p^{-1}$, and a Non-Symmetric Correspondence Analysis (NSCA) when $\mathbf{\Delta}_p = \mathbf{I}_p$. It follows that the eigenanalyses of $(\mathbf{Tc}, \mathbf{\Delta}_p, \mathbf{D}_n)$, $(\mathbf{Tc}_x, \mathbf{\Delta}_p, \mathbf{D}_n)$, and $(\mathbf{Tc}_x, \mathbf{\Delta}_p, \mathbf{D}_n)$ compute I_T , I_B , and I_W , respectively, either in the χ^2 ($\mathbf{\Delta}_p = \mathbf{D}_p^{-1}$) or the Euclidian metric ($\mathbf{\Delta}_p = \mathbf{I}_p$) (i.e., measuring species diversity by species richness or Simpson index). For the sake of simplicity, the text below will refer to a CA-richness strategy as an analysis that uses \mathbf{D}_p^{-1} as species weights, and a NSCA-Simpson strategy as an analysis that uses \mathbf{I}_p as species weights.

The weighted average α diversity within the classes of \mathbf{X} , is $I_W = \sum_{k=1}^m f_k I_k$, where I_k is the within-class inertia of k (Lande 1996). Here it is noteworthy that the NSCA-Simpson strategy gives $I_k = \sum_{j=1}^p f_{jk}(1 - f_{jk}) = 1 - \sum_{j=1}^p f_{jk}^2$, which is exactly Simpson diversity within the k th class of \mathbf{X} . Conversely, the CA-richness strategy gives $I_k = \sum_{j=1}^p 1/f_j \times f_{jk}(1 - f_{jk}) = \sum_{j=1}^p (f_{jk} - f_{jk}^2)/f_j$, and therefore more weight to the species that are rare in the overall community but abundant in class k , and less weight to the species that are common in the overall community but rare in class k .

APPLICATION TO FOREST ECOLOGICAL DATA

The data were obtained in a 10-ha forest plot at the Piste de St-Elie station in the lowland rainforest of French Guiana (transect B in Sabatier et al. 1997). In this paper we have considered all the trees (381 individuals) with a diameter at breast height (dbh) ≥50 cm. These corresponded to 113 species (species nomenclature follows Boggan et al. 1997) of which 2 comprised >20 individuals and 97 <5 individuals. Taxonomic data were arranged as a complete binary species occurrence table, with 381 tree occurrences as rows and

113 species as columns, secondarily centered by columns (species) in table \mathbf{Tc} .

Break down of diversity with respect to soil classes

A soil map of the plot (Guillaume 1992) was used to allocate each tree to one of nine soil classes determined in relation to both a weathering transformation sequence of the initial ferralitic cover and a gradient of increasing hydromorphy (Table 1). Soil data were arranged in a complete binary table \mathbf{S} , with 381 tree occurrences as rows and nine soil classes as columns.

We compared both the CA-richness and the NSCA-Simpson strategies applied to the centered-by-species occurrence table \mathbf{Tc} , and to the approximated and residual tables, \mathbf{Tc}_s and \mathbf{Tc}_{β} , obtained from multiple linear regressions of the columns in \mathbf{Tc} on all columns of table \mathbf{S} containing the soil variables. The results are given in Table 2. The inertia of \mathbf{Tc} measures the total species diversity of the community (i.e., species richness $-1 = 112$ from the CA-richness strategy and Simpson $D = 0.9331$ from the NSCA-Simpson strategy). The inertias of \mathbf{Tc}_s and \mathbf{Tc}_{β} measure α and β diversity defined by the soil classes.

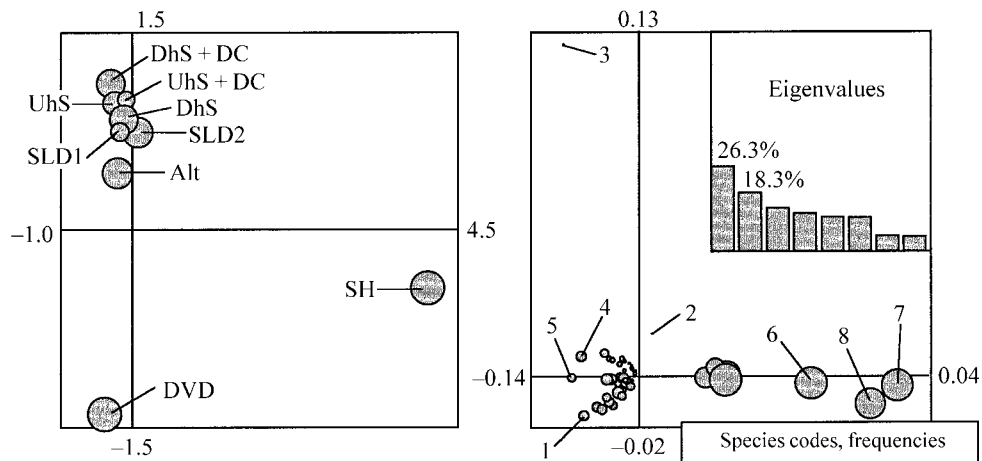
TABLE 2. Inertia decomposition of a centered-by-species occurrence table (\mathbf{Tc} , with 381 occurrences of trees ≥50 cm dbh as rows and 113 species as columns) analyzed with respect to nine soil types (table \mathbf{S} of qualitative explanatory variables) in a 10-ha rainforest plot in French Guiana, using the CA-richness (\mathbf{D}_p^{-1} as species weights) and the NSCA-Simpson strategy (\mathbf{I}_p as species weights).

| Ordination strategy | Total species diversity $I(\mathbf{Tc})$ | Diversity explained by soil $I(\mathbf{Tc}_s)$ | Diversity unexplained by soil $I(\mathbf{Tc}_{\beta})$ | $I(\mathbf{Tc}_s) / I(\mathbf{Tc})$ |
|---------------------|--|--|--|-------------------------------------|
| CA-richness | 112 | 2.33 NS | 109.67 | 2.08% |
| NSCA-Simpson | 0.9331 | 0.0376 *** | 0.896 | 4.02% |

Note: The last column gives the proportion of the total species diversity explained by the soil variables.

*** $P < 0.001$; NS = not significant. Row permutation tests (Manly 1991).

a) CA-richness strategy (factorial plane 1–2)



b) NSCA-Simpson strategy (factorial plane 1–2)

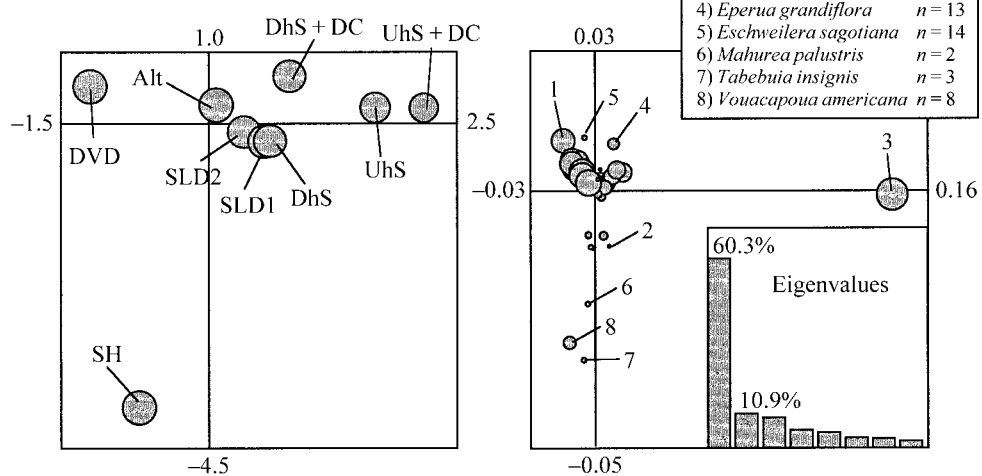


FIG. 2. Ordination of the approximated table Tc_s (with 381 occurrences of trees ≥ 50 cm dbh as rows and 113 species as columns) derived from the analysis of a centered-by-columns occurrence table (Tc) with respect to nine qualitative explanatory soil variables (table S) in a 10-ha rainforest plot in French Guiana. (a) CA-richness strategy (D_p^{-1} as species weights); (b) NSCA-Simpson strategy (I_p as species weights). The soil classes and species are positioned by averaging at the weighted mean of their occurrences. Gray circles denote within-class α diversity of the soil classes (left figures) or species relative contributions to axis 1 (right figures). The key for the soil classes is given in Table 1.

In both analyses, the ratio $I(Tc_s)/I(Tc)$ (i.e., the proportion of the total species diversity of the community explained by the soil classes) was low (<5%) but highly statistically significant using the NSCA-Simpson strategy (row permutation test: $P < 0.001$). In this very diverse forest characterized by an important cortège of scarce species, the NSCA-Simpson strategy places emphasis on the most abundant species and allowed the soil classes to explain a portion of the total species diversity that was about twofold that given by the CA-richness strategy (4.02% vs. 2.08%). This led to a more accurate characterization of the floristic structure on the two first factorial axes in the former case than in the later (axes 1 and 2 correspond to 71.25% vs. 44.62% of the inertia of table Tc_s).

Changing species weights also reversed the hierarchy between the main axes obtained through the analysis of Tc_s (Fig. 2). Indeed, the first axis resulting from the CA-richness strategy (26.3% of Tc_s inertia) underlined the originality of the periodically flooded bottomlands (SH) while the second axis (18.3% of Tc_s inertia) contrasted the ferralitic soils (DVD) with the weathered soil classes (Fig. 2a). On the other hand, the NSCA-Simpson strategy (Fig. 2b) yielded a very prominent axis 1 (60.3% of Tc_s inertia) expressing more legibly the sequence of soil weathering that led from untransformed DVD to highly weathered soil classes (UhS, UhS + DC). It is noteworthy that the α diversity of the soil classes (represented by gray circles in Fig. 2a and 2b, left side) displayed more variations between

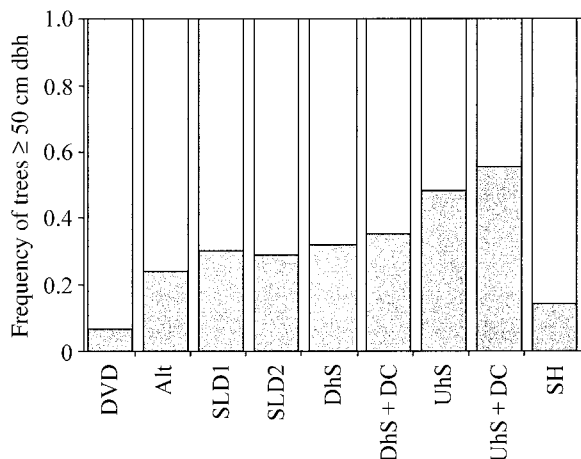


FIG. 3. Relative frequency of trees ≥ 50 cm dbh belonging to *Eperua falcata* (gray area) and to other species (white area) within nine soil classes in a 10-ha rainforest plot in French Guiana. The key for the soil classes is given in Table 1.

soil classes with the CA-richness than with the NSCA-Simpson strategy. In particular, SLD1 and UhS + DC exhibited very low α diversity in the CA-richness strategy, indicating that they harbored fewer rare species than the other soil classes. The relative species loadings on axis 1 (represented by gray circles in Fig. 2a and 2b, right side) highlighted the fact that influential species in the CA-richness strategy were mainly rare species confined to SH. By contrast, more common species played a prominent role in the NSCA-Simpson strategy. In particular, the distribution of *Eperua falcata*, an abundant and ubiquitous species in this region of French Guiana, corresponded in the study plot to the weathering soil sequence. This points towards a floristic pattern of a broader significance than the sole specificity of the flooded locations (Fig. 3).

Partitioning the occurrences into quadrats

In order to illustrate the possible extension of the method to classical ecological relevés, we partitioned the plot into contiguous quadrats. These quadrats may be considered to be homologous to sampling units of a limited area that are often used to collect individual trees in forest inventories. Three partitions with quadrat sizes of 20 m \times 20 m, 25 m \times 25 m, and 50 m \times 25 m were used. Each gave a complete binary table **Q** of explanatory variables, with 381 tree occurrences as rows and as many columns as quadrats (i.e., 250, 160, and 80 columns for the three partitions). The results of the analysis of **Tc**, **Tc_Q**, and **Tc_Q** using the CA-richness and the NSCA-Simpson strategies are given in Table 3.

The proportion of the total species diversity of the community explained by the partition into quadrats was high and very similar with both strategies: $I(\mathbf{Tc}_Q)/I(\mathbf{Tc})$ ranged from 21.10% to 54.13% using the CA-richness strategy and from 22.90% to 54.11% using the NSCA-Simpson strategy. Logically, this proportion always decreased with quadrat area since α diversity increased with quadrat size. However, $I(\mathbf{Tc}_Q)$ was only statistically significant for quadrats of 50 m \times 25 m and 25 m \times 25 m using the NSCA-Simpson strategy (row permutation tests: $P < 0.01$). Hence, the only significant feature of β diversity among quadrats consisted of variations in the abundance of the most common species, and required a quadrat area in excess of 25 m \times 25 m.

Factorial axes were computed from the **Tc_Q** table approximated by the partition into 80 quadrats measuring 50 m \times 25 m (Fig. 4). Although ordinations were not constrained by the soil variables, the factorial planes, when featuring projections of soil classes, were remarkably similar to those obtained from the analyses of **Tc_s** (see Fig. 2 and Fig. 4). This was also the case when using a partition into smaller quadrats (not

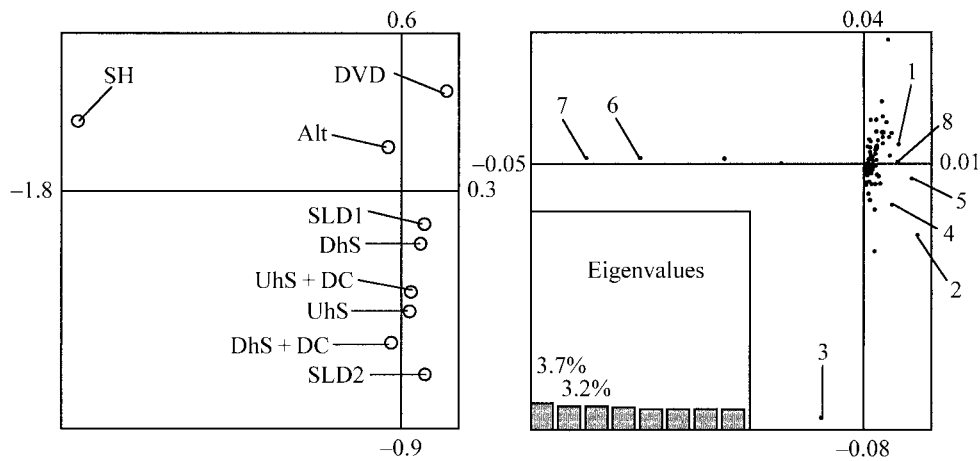
TABLE 3. Inertia decomposition of a centered-by-species occurrence table (**Tc**, with 381 occurrences of trees ≥ 50 cm dbh as rows and 113 species as columns) analyzed with respect to explanatory spatial variables (table **Q**) in a 10-ha rainforest plot in French Guiana, using the CA-richness (\mathbf{D}_p^{-1} as species weights) and the NSCA-Simpson strategy (\mathbf{I}_p as species weights).

| Ordination strategy | Total species diversity $I(\mathbf{Tc})$ | Diversity explained by quadrats $I(\mathbf{Tc}_Q)$ | Diversity unexplained by quadrats $I(\mathbf{Tc}_Q)$ | $I(\mathbf{Tc}_Q)/I(\mathbf{Tc})^\dagger$ |
|------------------------------------|--|--|--|---|
| 80 quadrats of 50 m \times 25 m | | | | |
| CA-richness | 112 | 23.63 NS | 88.37 | 21.10% |
| NSCA-Simpson | 0.9331 | 0.2137 ** | 0.7194 | 22.90% |
| 160 quadrats of 25 m \times 25 m | | | | |
| CA-richness | 112 | 44.90 NS | 67.10 | 40.09% |
| NSCA-Simpson | 0.9331 | 0.3847 ** | 0.5483 | 41.23% |
| 250 quadrats of 20 m \times 20 m | | | | |
| CA-richness | 112 | 60.63 NS | 51.37 | 54.13% |
| NSCA-Simpson | 0.9331 | 0.5049 NS | 0.4282 | 54.11% |

** $P < 0.01$; NS = not significant. Row permutation tests (Manly 1991).

\dagger The proportion of the total species diversity explained by quadrats.

a) CA-richness strategy (factorial plane 1–2)



b) NSCA-Simpson strategy (factorial plane 1–2)

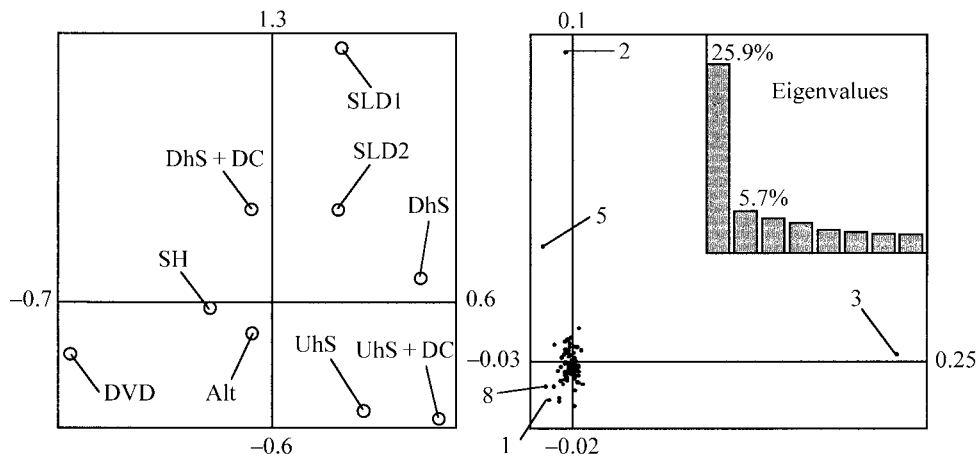


FIG. 4. Ordination of the approximated table \mathbf{Tc}_Q (with 381 occurrences of trees ≥ 50 cm dbh as rows and 113 species as columns) derived from the analysis of a centered-by-columns occurrence table (\mathbf{Tc}) with respect to 80 qualitative explanatory spatial variables (table \mathbf{Q} of quadrats of 50 m \times 25 m) in a 10-ha rainforest plot in French Guiana. (a) CA-richness strategy (\mathbf{D}_p^{-1} as species weights); (b) NSCA-Simpson strategy (\mathbf{I}_p as species weights). The soil classes and species are positioned by averaging at the weighted mean of their occurrences. The key for the soil classes is given in Table 1. The key for species is the same as in Fig. 2.

shown). Hence, despite $I(\mathbf{Tc}_Q) > I(\mathbf{Tc}_s)$, the analysis of \mathbf{Tc}_Q was not more informative in terms of floristic structures. The distribution of eigenvalues demonstrated, moreover, that the CA-richness approach was far less efficient at extracting meaningful patterns from \mathbf{Tc}_Q than from \mathbf{Tc}_s , though the NSCA-Simpson strategy performed fairly well, even on \mathbf{Tc}_Q . This latter analysis yielded the most notable departure from Fig. 2 through its second axis (Fig. 4b) which contrasted upland quadrats (negative part) from slopes and lowlands quadrats (positive part) on the basis of the abundance of the second most common species, *Dicorynia guianensis*, whose aggregated spatial distribution (Collinet 1997) was more largely explained by the quadrat partition (20.43%) than the soil classes (5.15%).

Comparison with classical ordinations based on quadrats

We demonstrated (see Appendix C) that analyzing \mathbf{Tc}_Q through either CA or NSCA is strictly equivalent to performing these analyses on a more classical quadrats-by-species contingency table. Furthermore, such a contingency table can be coupled with an ancillary table containing soil information, via Canonical Correspondence Analysis (CCA; Ter Braak 1986) or via a form of Redundancy Analysis (RDA) consistent with NSCA. A table conveying soil information can be constructed from our data by assigning to each quadrat its modal soil type (binary table) or the relative importance of soil types within it (quantitative table based on occurrences). By accepting such a loss of information we

TABLE 4. Inertia decomposition of a quadrats-by-species contingency table (with 80 quadrats of 50 m × 25 m as rows and 113 species as columns) analyzed with respect to an explanatory soil table (with 80 quadrats as rows and nine soil classes as columns) in a 10-ha rainforest plot in French Guiana, using the CA-richness and NSCA-Simpson strategies.

| CA-richness strategy | | | NSCA-Simpson strategy | | |
|----------------------|------------------|------------------|-----------------------|--------------------|--------------------|
| CA | CCA | | NSCA | RDA | |
| | Bin | Quant | | Bin | Quant |
| 23.63 | 2.47 (10.43%) | 2.57 (10.89%) | 0.2137 | 0.0300 (14.05%) | 0.0365 (17.08%) |

Notes: The soil table is either a binary table assigning to each quadrat its modal soil type (Bin) or a quantitative table assigning to each quadrat the occurrence relative frequency per soil type (Quant). The proportion of explained inertia is given in parentheses. Abbreviations are defined as follows: CA = Correspondence Analysis; NSCA = Non-Symmetric Correspondence Analysis; CCA = Canonical Correspondence Analysis; RDA = Redundancy Analysis.

are now back in a framework that will appear more usual to most vegetation scientists, and this yields the inertia decomposition presented in Table 4.

The proportion of the inertia explained by the soil variables was 10.43% (binary table) and 10.89% (quantitative table) from CCA, and 14.05% (binary table) and 17.08% (quantitative table) from RDA. The explanatory power of the soil factor may appear more convincing from these values than from the results given in Table 2. However, the proportion of the inertia explained by the soil table in CCA and RDA conveys the same intuitive meaning as the proportion of the inertia of the approximation by \mathbf{S} of the approximation of \mathbf{Tc} by \mathbf{Q} (i.e., of $\mathbf{Tc}_{\text{Qons}}$ obtained from the multiple linear regressions of the columns in \mathbf{Tc}_{Q} on all columns of \mathbf{S}). (There is no strict mathematical equivalence here since there are at least two ways to define $\mathbf{Tc}_{\text{Qons}}$ from CCA; Méot et al. 1998). Anyhow, it is clear that CCA and RDA, which start from the quadrats-by-species table, measure β diversity between quadrats (i.e., $I(\mathbf{Tc}_{\text{Q}})$, instead of the total species diversity of the community), and thus ignore the α diversity within quadrats. One advantage of the occurrence-based approach, even for species-by-relevés data, is therefore to provide a fully explicit breakdown of the total floristic diversity of a community, $I(\mathbf{Tc})$, as quantified by usual indices.

DISCUSSION

We have presented two main strategies for the analysis of species occurrence data with respect to environmental or instrumental information. Each strategy encompasses an ordination technique (Correspondence Analysis or CA vs. Non-Symmetric Correspondence Analysis or NSCA) and a consistent measurement of species diversity (species richness vs. Simpson diversity). The CA-richness strategy places emphasis on scarce species while the NSCA-Simpson strategy primarily relies on abundant species. Both strategies en-

able successive decompositions of the total inertia of a species occurrence table, and thus of the total diversity of the community, between fractions that are explained by certain environmental variables and fractions that are not. A similar scheme of successive decompositions based on CA has already been proposed by Ter Braak (1986, 1987, 1988) for taxonomic data originating from field plots or relevés. This is usually referred to as the Canonical Correspondence Analysis (CCA), though Correspondence Analysis on Instrumental Variables (CAIV) may be preferable (Sabatier et al. 1989; Dray 2001 [available online, see footnote 5]). However, this approach does not rely directly on the floristic diversity of a community as quantified by usual indices.

The paper presented here provides a wider scope based on the notion of species occurrences. Indeed, through the choice of species weighting, our approach allowed us to equate the taxonomic table inertia with common diversity indices. It also permits the use of a wide range of sampling schemes as individuals enumerated in independent field plots (e.g., quadrats, relevés) can be considered as particular types of occurrence data grouped according to an external qualitative spatial variable that codes the plots. This formulation, though unusual, is strictly equivalent to the well-known species-by-relevés table usually considered through CA or CCA when additional environmental variables are available. Subsequent analyses with respect to environmental variables can then be carried out on the fraction of the total inertia explained by the between-relevés analysis (diversity within relevés is ignored as in CCA). This is fully equivalent to directly starting the process from the species-by-relevés table, as via CCA. Even at this stage, the choice between the CA-richness and the NSCA-Simpson strategy remains since CCA can be paralleled by a Redundancy Analysis (RDA) using uniform species weights. Each strategy has strengths and weaknesses. Hence, the choice between the two depends on community characteristics and on the nature of the information to be analyzed.

In fact, a species occurrence table is a unifying mathematical formulation that can be constructed from very diverse field data. Occurrences may correspond to species observations made by successive generations of field investigators without any consistent sampling scheme (e.g., data from museum or herbarium collections; for an example see Gimaret-Carpentier et al. 1998a). Exhaustive sampling of large field plots, such as the 10-ha plot presented in this paper, also produces a table for which an occurrence corresponds to an individual tree. The last kind of occurrence data derives from the widely used sampling through plots or relevés within which individuals-by-species are enumerated.

The relevance of the CA-richness strategy vs. NSCA-Simpson strategy greatly depends on the aspect of the plant (or animal) community that one may want to emphasize and also on the broad characteristics of the

community under study. For instance, in very rich vegetation types such as the tropical rainforest, an estimation of species richness can neither be precise nor unbiased on a local scale: all scarce species that can grow in a given context would not be present in a sampling plot of limited area (Condit et al. 1996, Gimaret-Carpentier et al. 1998b). Consequently, the relative abundance of scarce species and the total inertia of the CA-richness strategy are ill defined. Hence, the NSCA-Simpson strategy is likely to provide more robust species–environment relationships than the CA-richness approach. In other words, scarce species are less reliable than abundant species when partitioning local diversity into α and β components. Analyzing occurrences of scarce species is nevertheless useful when assessing and comparing γ diversity on a regional scale. This can be done by compiling existing information from local ecological studies as well as large-scale botanical surveys. At this level, the heterogeneity of the data casts doubts on the relevance of the NSCA-Simpson strategy since in the absence of a consistent sampling design there is no guarantee that the most frequent species in the data set are also the most frequent in the region under consideration.

Indeed, an important criterion when choosing species weightings is the reliability of the information conveyed by the absence of a given species in a certain environmental situation (e.g., soil class or geographical quadrat). In the absence of a thorough sampling scheme, such information is dubious since some species could have been missed. Furthermore, the relative abundance of species in the data set is likely to be biased with respect to their relative abundance in the field. The use of the χ^2 metric, through species weights given by \mathbf{D}_p^{-1} , is hence highly reasonable and the CA-richness strategy, which guarantees that the species absent from a given environmental modality do not contribute to its ordination score (Legendre and Legendre 1998), is obviously to be preferred. On the other hand, several sampling schemes (either random or systematic; Cochran 1977) may warrant a fair approximation of the species relative abundance in the community under study. This is also true with exhaustive sampling within a large plot, at least for the plot itself. In such cases, the absence of a species in a given environmental context is truly informative and the closer the relative frequency of a species to 0.5 the more information it conveys. This is fully consistent with a measurement of diversity through the Simpson index, as well as with the use of the Euclidian metric (i.e., of uniform species weights given by \mathbf{I}_p instead of \mathbf{D}_p^{-1}). Hence, the NSCA-Simpson strategy appears to be more relevant than the CA-richness strategy, and is likely to provide greater insight into the data set.

The link between the sampling scheme and the choice of an ordination technique has already been emphasized with respect to the weighting of sampling units and to its incidence on species niche measurement

by Dolédec et al. (2000). Thus, it has been recognized that CA (or CCA) can be used to compensate for unequal sampling efforts, while data from equitable sampling efforts can be analyzed by other ordination techniques, among which stands NSCA on species profiles.

Although this paper grew out of efforts to analyze floristic data based on species distributions, it should be emphasized that the overall principles apply to any kind of organism and/or taxonomic level.

COMPUTATION

All analyses presented in this paper have been performed using the ADE-4 statistical package (Thioulouse et al. 1997), which is available online.⁶ A user's manual to CA-richness and NSCA-Simpson strategies is available (see Appendix D).

ACKNOWLEDGMENTS

This paper stems from important insights provided by D. Chessel through informal discussions and also from documentation accompanying ADE-4 software. This work was partly supported by the GIS Silvolab-Guyane through the AME-Project directed by D. Sabatier. The authors are very grateful to all the botanists and soil scientists who participated in the enumeration and mapping of the 10-ha plot at Piste de St-Elie. They also wish to thank their colleagues, and particularly D. W. Roberts, P. Legendre, B. McCune, and two anonymous referees who made very useful comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

- Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Boggan, J., V. Funk, C. Kelloff, M. Hoff, G. Cremers, and C. Feuillet. 1997. Checklist of the plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA.
- Cochran, W. G. 1977. *Sampling techniques*. Wiley, New York, New York, USA.
- Collinet, F. 1997. Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou, Guyane). Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard, Lyon, France.
- Condit, R., S. P. Hubell, J. V. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster, and P. S. Ashton. 1996. Species–area and species–individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* **84**: 549–562.
- Davies, P. T., and M. K.-S. Tso. 1982. Procedures for reduced-rank regression. *Applied Statistics* **31**:244–255.
- Dolédec, S., and D. Chessel. 1989. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologica* **10**:207–232.
- Dolédec, S., D. Chessel, and C. Gimaret-Carpentier. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* **81**:2914–2927.
- Dolédec, S., D. Chessel, C. J. F. ter Braak, and S. Champely. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**:143–166.

⁶ URL: <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/>

- Escoufier, Y. 1987. The duality diagram: a means of better practical applications. Pages 139–156 in P. Legendre and L. Legendre, editors. *Development in numerical ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Gauch, H. G., Jr. 1973. The relationship between sample similarity and ecological distance. *Ecology* **54**:618–622.
- Gauch, H. G., Jr., and R. H. Whittaker. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* **53**:446–451.
- Gimaret-Carpentier, C., D. Chessel, and J.-P. Pascal. 1998a. Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* **138**:97–112.
- Gimaret-Carpentier, C., R. Pélissier, J.-P. Pascal, and F. Houllier. 1998b. Sampling strategies for the assessment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science* **9**:161–172.
- Greenacre, M. J. 1984. *Theory and applications of correspondence analysis*. Academic Press, London, UK.
- Greenberg, J. H. 1956. The measurement of linguistic diversity. *Language* **32**:109–115.
- Guillaume, J. 1992. Cartographie du sol sous forêt naturelle en Guyane française. Influence des caractères pédologiques sur la structure de la forêt: étude préliminaire. Mémoire de DEA, ENSA, Rennes, France.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**:427–432.
- Hill, M. O. 1974. Correspondence analysis: a neglected multivariate method. *Journal of the Royal Statistical Society* **23**:340–354.
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins, New York, New York, USA.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple community. *Oikos* **76**: 5–13.
- Lauro, N., and L. D'Ambra. 1984. L'analyse non symétrique des correspondances. Pages 433–446 in E. Diday, editor. *Data analysis and informatics. III*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London, UK.
- Manly, B. J. F. 1991. *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall, London, UK.
- Méot, A., P. Legendre, and D. Borcard. 1998. Partialling out the spatial component of ecological variation: questions and propositions in the linear modelling framework. *Environmental and Ecological Statistics* **5**:1–27.
- Patil, G. P., and C. Taillie. 1982. Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association* **77**:548–561.
- Pélissier, R., S. Dray, and D. Sabatier. 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology* **162**, in press.
- Pielou, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.
- Rao, C. R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya* **A26**:329–357.
- Ricklefs, E. 1990. *Ecology*. W. H. Freeman, New York, New York, USA.
- Sabatier, D., M. Grimaldi, M.-F. Prévost, J. Guillaume, M. Godron, M. Dosso, and P. Curmi. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* **131**:81–108.
- Sabatier, R. 1984. Quelques généralisations de l'analyse en composantes principales de variables instrumentales. *Statistique et Analyse de Données* **9**:75–103.
- Sabatier, R., J.-D. Lebreton, and D. Chessel. 1989. Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modelling composition data. Pages 341–352 in R. Coppi and S. Bolasco, editors. *Multiway data analysis*. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* **27**:379–423.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* **163**: 688.
- Ter Braak, C. J. F. 1983. Principal component biplots and alpha and beta diversity. *Ecology* **64**:454–462.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**:1167–1179.
- Ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation–environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* **69**:69–77.
- Ter Braak, C. J. F. 1988. Partial canonical correspondence analysis. Pages 551–558 in H. H. Bock, editor. *Classification and related methods of data analysis*. North Holland Press, Amsterdam, The Netherlands.
- Thioulouse, J., D. Chessel, S. Dolédec, and J.-M. Olivier. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* **7**:75–83.
- Whittaker, C. B. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**:213–251.
- Wollenberg, A. L. van den. 1977. Redundancy analysis. An alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika* **42**:207–219.

APPENDIX A

Triplet notation is available in ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E084-006-A1.

APPENDIX B

Triplet decomposition is available in ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E084-006-A2.

APPENDIX C

Relationships between occurrence and contingency tables are available in ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E084-006-A3.

APPENDIX D

A user's manual to CA-richness and NSCA-Simpson strategies is available in ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E084-006-A4.

4. **Pélissier, R. & Couteron, P. 2007. An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology*, 95: 294-300.**

An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis

RAPHAËL PÉLISSIER and PIERRE COUTERON*

IRD, UMR AMAP (Botanique et Bioinformatique de l'Architecture des Plantes), TA40/PS2, Bd. de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France, and *Institut Français de Pondichéry, Pondicherry, 605001 India

Summary

1 An important goal of community ecology is the assessment of factors that are likely to influence the spatio-temporal distribution of species assemblages and diversity. Surprisingly, most statistical methods devoted to this have remained poorly interconnected, as well as poorly connected with the popular metrics of diversity estimation. In the present paper we show that important questions related to determinants of species diversity can be specified through a simple multivariate linear model and explored, in common diversity metrics, using standard methods and routines of variance/covariance decomposition.

2 Thanks to an unusual form of presentation of taxonomic data into a *table of species occurrences*, which considers the individuals as data units, Shannon and Simpson indices as well as species richness can all be expressed as a (weighted) sum of squares. Subsequent apportionments into explained and residual sum of squares provide direct estimates of the beta- and alpha-diversity components with respect to either categorical habitat types or continuous gradient variables. Appropriate statistics and non-parametric tests are available to assess the significance of these components.

3 Explicit analytical relationships exist between the linear approximation of the table of species occurrences by sampling sites, and the more classical table of species abundances by sites. Therefore, direct links with methods of ordination in reduced space, such as correspondence analysis and canonical correspondence analysis, provide opportunities for partitions that preserve consistency with usual diversity indices. The sum of squares of the approximated occurrence table provides measures of intersites beta-diversity, from which measures of dissimilarity with explicit references to diversity indices can be derived. Such measures are amenable to distance-based apportionments through multivariate variograms and multiscale ordination.

4 What are the relative effects of the biological, environmental and anthropogenic factors and of their potential interactions on species diversity? Are these effects stable across scales, from landscape to region, between regions and across ecosystems? The methodological integration proposed in our analytical framework enables one to address these questions using standard statistical tools, and opens new prospects for quantitative biodiversity studies. This also paves the way towards refined models for predicting species diversity at unsampled locations.

Key-words: additive diversity partitioning, alpha and beta diversity components, dissimilarity, (generalized) linear model, ordination, spatial scale, species occurrence table, variograms

Journal of Ecology (2007) **95**, 294–300

doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01211.x

Introduction

Since the review paper by Lande (1996), there has been a renewed interest in the additive partition of species diversity as a meeting point between theoretical and empirical approaches of community ecology (see References in Veech *et al.* 2002). Indeed, Lande's contribution paved the way to bridging the gap between the concepts of alpha-, beta- and gamma-diversities (Whittaker 1960, 1972) and modern statistical tools. In addition, Lande's paper has stimulated further analytical developments, notably towards scale-dependent apportionments of species diversity and hypotheses testing (e.g. Wagner *et al.* 2000; Crist *et al.* 2003; Kiflawi & Spencer 2004).

However, what has been almost completely ignored is that Lande's approach can also refer to a corpus of standard linear modelling methods largely disseminated amongst ecologists, but generally not used with explicit reference to diversity analysis. We have previously demonstrated (Pélissier *et al.* 2003; Couteron & Pélissier 2004; Couteron & Ollier 2005) that various additive apportionments of species diversity can be achieved within this very general framework, which covers, among others, multivariate analysis of variance, *sensu* Anderson (2001), multivariate multiple regression (including multivariate canonical analysis, *sensu* Legendre & Legendre 1998) and multivariate variography (Wackernagel 1998).

As we have previously focused on particular technical facets, in this paper we illustrate how different aspects of additive diversity partitioning can be assembled into a simple and operational multivariate linear framework that opens opportunities for the joint analysis of and discrimination among different types of processes affecting diversity patterns.

An operational data table

Let us consider a taxonomic relevé in the form of a list of n observations corresponding to a set of individual organisms recorded during a given field survey, and which contains s different species names. The list can be binary-coded as a data matrix with n rows and s columns filled with zeros, except for the unique cell of each row that associates a particular observation with a species name and contains the value 1 (Fig. 1a). Following Gimaret-Carpentier *et al.* (1998), we will call such a matrix a table of species occurrences (an occurrence table, in short). It is noteworthy that any table of species abundances, which originates for instance from the enumeration of s species in a set of p sampling sites and sums across all cells to a total of n observations, can easily be re-coded as a n by s table of species occurrences partitioned according to sites (Fig. 1b), a kind of *inflated data table*, *sensu* Legendre & Legendre (1998, p. 463).

Let us define a hypothetical table of species occurrences, irrespective of sites for the moment, as an $n \times s$ matrix \mathbf{Y} whose element y_{ij} is 1 when the i th observation

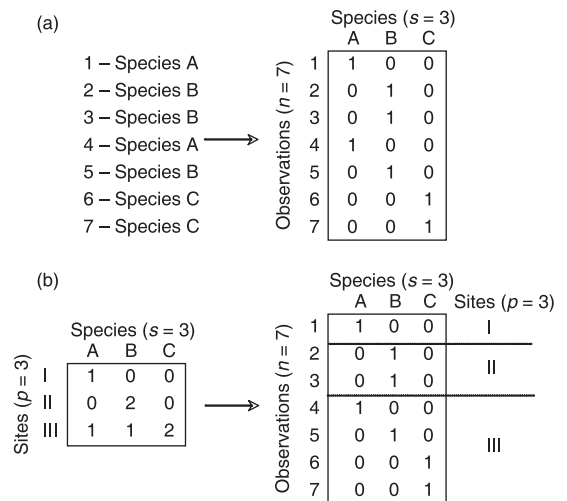


Fig. 1 (a) From a list of $n = 7$ individual observations of $s = 3$ species to a $n \times s$ table of species occurrences, \mathbf{Y} . (b) From a table of species abundances of $s = 3$ species in $p = 3$ sites that sums to $n = 7$ observations, to a $n \times s$ table of species occurrences partitioned according to p sites.

belongs to species j , 0 otherwise. Total sum of squares of this table is $TSS = \sum_{ij}(y_{ij} - y_{.j})^2$, with $y_{.j} = \sum_i y_{ij}/n$, the relative frequency of species j . The corresponding (biased) variance, i.e. TSS/n , is exactly Simpson index of species diversity (Lande 1996). Introducing a function that modulates weights of species in the above summation, provides diversity quantifications in several popular metrics:

$$TSS = \sum_j w_j \sum_i (y_{ij} - y_{.j})^2 \quad \text{eqn 1}$$

Taking $w_j = 1$ for all species, $w_j = \log(1/y_{.j})/(1 - y_{.j})$ or $w_j = 1/y_{.j}$ means equating TSS/n with Simpson diversity, Shannon diversity or species richness (minus one), respectively (Pélissier *et al.* 2003). However, there is in fact no reason to restrict the definition of w_j to functions equating TSS/n with classical measures of species diversity, and one could prefer using weights accounting for the patrimonial, conservation or economic value of species (Yoccoz *et al.* 2001).

An operational multivariate linear model

One of the main goals of community ecology is the identification of environmental factors that are likely to determine the spatial and temporal distribution of species diversity (Gaston & Blackburn 2000). In other words, we would like to be able to quantify the relationship between observed species diversity and one (or a set of) external explanatory variable(s) depicting accessible information about the species' environment. Returning to our above definition of a table of species occurrences, \mathbf{Y} , the problem can parsimoniously be specified through the following general multivariate linear model:

$$\mathbf{Y} = \mathbf{XB} + \mathbf{E} \quad \text{eqn 2a}$$

where \mathbf{X} is a $n \times m$ matrix of explanatory variables, \mathbf{B} a $m \times s$ matrix of unknown parameters, and \mathbf{E} a $n \times s$ matrix of error terms. It could be convenient to specify a model with no intercept by centring the columns of \mathbf{Y} so that their means are all 0 (see Pélissier *et al.* 2003).

How well the model fits to the data means examining how the total variation in table \mathbf{Y} (quantified by TSS) partitions into a component explained by predictions of the model or model sum of squares (MSS) and a component unexplained by predictions of the model or residual sum of squares (RSS). Providing that all the three terms are appropriately weighted via the same w_j function (see previous section), we have $TSS = MSS + RSS$, with:

$$MSS = \sum_j w_j \sum_i (\hat{y}_{ij} - y_{.j})^2 \quad \text{eqn 2b}$$

$$RSS = \sum_j w_j \sum_i (y_{ij} - \hat{y}_{ij})^2 \quad \text{eqn 2c}$$

These very general equations hold for any \mathbf{X} matrix, which may contain either quantitative and/or dummy coded qualitative covariates (Sokal & Rohlf 1995; Legendre & Legendre 1998).

Whatever the diversity metric chosen via w_j , the proportion of total species diversity explained by the variables contained in \mathbf{X} can be quantified by the ratio: $R^2 = MSS/TSS = 1 - RSS/TSS$.

A well-known weakness of this ratio is the fact that the denominator is fixed for a given set of observations, while each additional variable in \mathbf{X} can only increase the numerator and thus the R^2 value, even though the new variable is completely random. Moreover, as the model intrinsically aims to predict species identity for a potentially very large number of individual occurrences, RSS is inevitably large and the R^2 value is likely to be very low, which may be intuitively misleading about the actual pertinence of the explanatory variables. For example, in Pélissier *et al.* (2003), we found that a soil gradient coded in nine classes, though highly significant (randomization test: $P < 0.001$; see below), explained less than 5% of the Simpson diversity of a table of species occurrences of 381 individuals and 113 species.

An appropriate statistic to test the null hypothesis of no effect of the explanatory variables is thus the ANOVA-like pseudo- F ratio (Legendre & Anderson 1999), which includes the degrees of freedom in the numerator and denominator of the R^2 ratio. We call it 'pseudo' because the theoretical distribution function of this statistic is unknown and probably not a Fisher-Snedecor distribution, as \mathbf{Y} does not conform to a multinormal distribution function. Non-parametric tests of statistical significance such as those based on randomization procedures (Anderson 2001; McArdle & Anderson 2001) are therefore required. Indeed, an empirical distribution of the pseudo- F ratio can be simply obtained by permutations between the rows of \mathbf{Y} , which have uniform weights of $1/n$, while species weights are kept unchanged.

Relationships with alpha-, beta- and gamma-diversity

Our definition of total species diversity, TSS in eqn 1, obviously conforms to Whittaker's (1972) concept of gamma-diversity as a measure of species diversity in a pooled set of samples, i.e. from '... samples combined from several communities, or lists of species for geographical units, or nonareal samples [...] drawing species from a number of communities'. Whittaker also postulated that: '... the extent of change in species composition of communities [...] along environmental gradients is beta diversity or between-habitat diversity'. However, since then, beta-diversity is usually viewed as a measure of the variation in species composition between discrete samples (Magurran 2004), such as, study sites or habitat types (e.g. soil classes). Our multivariate linear model provides in this case a direct generalization of Lande's (1996) partition within the framework of (multi)factorial multivariate analysis of variance (see first subsection below). However, while the environmental distance between groups of observations is arbitrary and constant in a factorial experimental design, our model also provides a means for the direct quantification of gradient-induced beta-diversity when the sampling points are placed with respect to a continuous environmental variable (second subsection).

DISCRETE HABITAT TYPES

Returning to eqn 2a with a hypothetical example similar to the one of Fig. 1(b): \mathbf{Y} is a $n \times s$ table of species occurrences and \mathbf{X} a $n \times (p - 1)$ matrix of dummy variables coding for an explanatory categorical descriptor with p habitat types, environmental classes or sampling sites (see Legendre & Legendre 1998, p. 46). Coutron & Pélissier (2004) showed that such a model enters within the framework of multivariate analysis of variance, *sensu* Anderson (2001), i.e. a generalization of the univariate ANOVA obtained by adding up the sum of squares across all dependent variables. Indeed, we can re-formulate the table of species occurrences in order to take explicitly into account the partition of the n observations into p sites as \mathbf{Y} , whose elements are noted y_{ijk} , with $1 \leq i \leq n$, $1 \leq j \leq s$ and $1 \leq k \leq p$. The total number of observations is $n = \sum_k n_k$, where n_k is the number of observations in site k .

In doing so, the approximated values of \mathbf{Y} by \mathbf{X} , noted \hat{y}_{ijk} , are the mean relative frequencies of the species within each site, namely $y_{.jk} = \sum_{i \in k} y_{ijk} / n_k$, so that the approximated occurrence table $\hat{\mathbf{Y}}$, whose rows are all the same in a given class k (Fig. 2), is unbiased:

$$y_{.j.} = \bar{y}_{ijk} = \sum_i \hat{y}_{ijk} / n = \sum_k n_k y_{.jk} / n$$

Therefore, expressing MSS and RSS as the among- and within-sites sum of squares gives:

$$MSS = \sum_j w_j \sum_i (\hat{y}_{ijk} - y_{.j.})^2 = \sum_j w_j \sum_k n_k (y_{.jk} - y_{.j.})^2 \quad \text{eqn 3a}$$

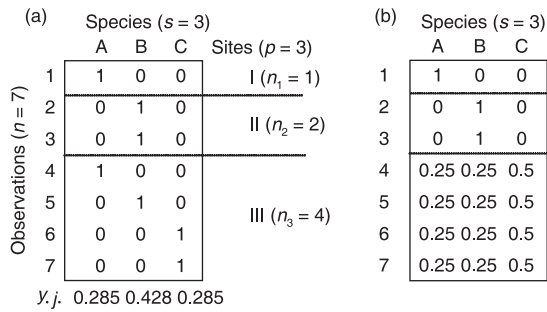


Fig. 2 A hypothetical example of diversity partitioning with respect to discrete habitat types using standard (M)ANOVA routines. (a) Initial table of species occurrences, **Y**. (b) Approximated table by a set of dummy variables coding for discrete habitat types (or sites), **Ŷ**.

$$RSS = \sum_j w_j \sum_i (y_{ijk} - \hat{y}_{ijk})^2 = \sum_j w_j \sum_k \sum_{i \in k} (y_{ijk} - y_{.jk})^2 \quad \text{eqn 3b}$$

Dividing the above equations by *n* renders them equivalent to those defining beta- and alpha-diversity, respectively, in the additive partition of Lande (1996) or Couteron & Pélissier (2004).

Contrary to the assertion of Crist *et al.* (2003), it is here demonstrated that any statistical package dealing with ANOVA can provide additive apportionment of species diversity within beta and alpha components, namely *MSS/n* and *RSS/n*. In fact, the results shown in Table 1 were obtained through function *aov()* (Appendix S1 in Supplementary Material) of the *R* statistical package (R Development Core Team 2004). Options for two-way ANOVA, which are available with the same functions, can address more sophisticated schemes of diversity partitioning as presented by Couteron & Pélissier (2004). The approach of permutation tests based on the pseudo-*F* ratio remains useful in this context. The guidelines provided by Anderson & Ter Braak (2003) provide a sound basis although technical

investigations on power and accuracy of these tests are still needed in the case of multiway and/or nested ANOVA. The influence of species weighting on power and accuracy of these tests is an open question, which should also be addressed.

CONTINUOUS ENVIRONMENTAL GRADIENT

Let us now consider a *n* × *s* table of species occurrences and a continuous variable **X** corresponding to a quantitative measure of an ecological characteristic (e.g. soil pH) recorded for each site or relevé. The amount of variation in **Y** accounted for by the variation of **X** is thus quantified, in any diversity metric defined via *w_j*, by:

$$MSS = \sum_j w_j \cdot (\sum_i (x_i - \bar{x}) \cdot (y_{ij} - y_{.j}))^2 / \sum_i (x_i - \bar{x})^2 \quad \text{eqn 4}$$

It follows that *MSS/n* represents the part of total species diversity explained by the gradient, i.e. an objective measure of the gradient-induced beta-diversity.

Imagine, for instance, that soil pH was 4.6, 5.3 and 5.8 for the three sites of our hypothetical example, respectively. Any statistical package dealing with linear models can provide the results given in Table 2 and obtained using the *aov()* wrapper function to *lm()* (Appendix S1) of the *R* statistical package (R Development Core Team 2004).

By extension, multivariate analysis of covariance provides a means to adjust for the effects of a continuous covariate in an ANOVA design (Sokal & Rohlf 1995).

Relationships with distance/dissimilarity matrices

Since Whittaker, beta-diversity is often quantified by distance (or dissimilarity) matrices derived from various similarity coefficients (reviewed by Legendre & Legendre 1998, p. 253). Unfortunately, the most frequently used similarity indices (e.g. Jaccard, Sorensen or Steinhaus) have no direct connection with the usual

Table 1 Diversity partitioning with respect to discrete habitat types using standard (M)ANOVA routines and the hypothetical example given in Fig. 2(a)

| | Total diversity (<i>TSS/n</i>) | Total diversity (<i>MSS/n</i>) | <i>R</i> ² (<i>MSS/TSS</i>) | Pseudo- <i>F</i> <i>MSS/(p - 1)</i> <i>(TSS - MSS)/(n - p)</i> |
|--------------|----------------------------------|----------------------------------|--|--|
| Richness - 1 | 2 | 0.875 | 0.4375 | 1.56 |
| Shannon | 1.08 | 0.482 | 0.4464 | 1.61 |
| Simpson | 0.653 | 0.296 | 0.4533 | 1.66 |

Table 2 Diversity partitioning with respect to a continuous environmental gradient using standard (M)ANOVA routines and the hypothetical example given in Fig. 2(a) with pH values of 4.6, 5.3 and 5.8 assigned to sites I, II and III, respectively

| | Total diversity (<i>TSS/n</i>) | Total diversity (<i>MSS/n</i>) | <i>R</i> ² (<i>MSS/TSS</i>) | Pseudo- <i>F</i> <i>MSS/(p - 1)</i> <i>(TSS - MSS)/(n - p)</i> |
|--------------|----------------------------------|----------------------------------|--|--|
| Richness - 1 | 2 | 0.29 | 0.145 | 0.847 |
| Shannon | 1.08 | 0.145 | 0.134 | 0.778 |
| Simpson | 0.653 | 0.0829 | 0.127 | 0.727 |

diversity indices, which means that many ecological studies measured alpha and beta diversity in distinct ‘units’, a somewhat unsatisfying situation. Moreover, as recently pointed out by Legendre *et al.* (2005), some confusion has risen in the literature concerning the possible relationship between the measure of beta diversity and the variance of an abundance data table. We will first examine this in more detail, drawing upon connection with multivariate ordination techniques. We will then show how our model can help clarify the relationship between dissimilarity and beta diversity, and thus provide a basis for more consistent spatially explicit apportionments of species diversity.

FROM OCCURRENCES TO ABUNDANCES

Let us refer to an arbitrary $p \times s$ abundance matrix, **A**, with sites as rows ($1 \leq k \leq p$) and species as columns ($1 \leq j \leq s$). As shown in Fig. 1(b), such a table is closely related to **Y**, our table of species occurrences. Similarly, an ‘ecologically meaningful transformation’ of abundances into ‘compositional data’ (Legendre & Gallagher 2001) as $c_{kj} = a_{kj}/n_k$, provides a ‘shrunken’ version of \hat{Y} , the approximation of **Y** by a set of dummy variables coding for sites, without any loss of information, since we have for each k : $\hat{y}_{ijk} = \sum_{i \in k} y_{ijk}/n_k = a_{kj}/n_k$ (see previous section and Fig. 3a).

However, the classical sum of squares, i.e. the sum of the squared deviations from the mean, of the transformed **C** matrix, is not equivalent to *MSS* computed from the occurrences. It indeed appears from eqn 3a, that *MSS* can be viewed as a weighted sum of the squared differences between within-sites and overall relative species frequencies, that may be expressed as:

$$MSS = \sum_j w_j \sum_k n_k (a_{kj}/n_k - y_{.j})^2 \tag{eqn 5a}$$

with $y_{.j} = \sum_k n_k y_{.jk}/n = \sum_k n_k a_{kj}/n_k = \sum_k a_{kj}/n$

In the above equation, it is as if the values of the abundance table, **A**, have been re-scaled thanks to a division by n_k (in matrix **C**), while the rows (sites) have been provided a weight of n_k , and the columns (species) a weight of w_j . By dividing *MSS* by n , one can thus recognize an expression of the *total inertia* (or total variance, i.e. the sum of all eigenvalues) of correspondence analysis (CA) when $w_j = 1/y_{.j}$, and of a form of redundancy analysis (RDA) called non-symmetric correspondence analysis

| | | | | | |
|-----|-----------------|------|-----|-------|---|
| (a) | Species (s = 3) | | | | |
| | A | B | C | n_k | |
| | I | 1 | 0 | 0 | 1 |
| | II | 0 | 1 | 0 | 2 |
| III | 0.25 | 0.25 | 0.5 | 4 | |

| | | | | | |
|------------------|-----------------|--------|--------|--------------|---|
| (b) | Species (s = 3) | | | | |
| | A | B | C | $n_k n_{k'}$ | |
| | $D_{(I,II)}^2$ | 1 | 1 | 0 | 2 |
| | $D_{(I,III)}^2$ | 0.5625 | 0.0625 | 0.25 | 4 |
| $D_{(II,III)}^2$ | 0.0625 | 0.5625 | 0.25 | 8 | |

Fig. 3 (a) The ‘shrunken’ matrix **C**, containing the within-sites profiles of relative species frequencies, for the hypothetical example given in Fig. 2. (b) Squared Euclidean distances between sites or dissimilarities (provided here $w_j = 1$ for all species, i.e. using Simpson metric).

(NSCA) when $w_j = 1$ (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998; Pélissier *et al.* 2003). Taking $w_j = \log(1/y_{.j})/(1 - y_{.j})$, could also lead to a form of *column weighted* correspondence analysis whose inertia is consistent with Shannon diversity (see Pélissier *et al.* 2003). Other alternatives for re-scaling and row weighting consistent with well-known and useful ordination methods are possible, although they are in this case incompatible with usual diversity indices (Couteron & Ollier 2005).

Various *R* packages, available from the CRAN repository (see Appendix S1), offer functions to perform multivariate ordinations that retrieve the results of Table 1, such as *corresp()* of package *MASS*, *cca()* of package *vegan*, *dudi.coa()* and *dudi.nsc()* of package *ade4*.

FROM ABUNDANCES TO DISSIMILARITIES

In addition, we can express *MSS* as the mean of the squared Euclidean distances among the n observations (Legendre & Anderson 1999). This means that averaging squared departures around a mean value is equivalent to averaging squared differences between individual observations (see Anderson 2001). In so doing, *MSS* of eqn 3a can be rewritten as:

$$MSS = \sum_j w_j \sum_i \sum_{i'} (\hat{y}_{ij} - \hat{y}_{i'j})^2 / 2n = \sum_j w_j \sum_k \sum_{k'} \sum_{i \in k} \sum_{i' \in k'} (\hat{y}_{ijk} - \hat{y}_{i'jk'})^2 / 2n \tag{eqn 5b}$$

For reverting to abundances, we remember that $\hat{y}_{ijk} = a_{kj}/n_k$ for all observations belonging to a given site k , so that:

$$MSS = \sum_j w_j \sum_k \sum_{k'} n_k n_{k'} (a_{kj}/n_k - a_{k'j}/n_{k'})^2 / 2n \tag{eqn 5c}$$

It is apparent from eqn 5c that *MSS* is a weighted average of the squared ‘distance between species profiles’ (Legendre & Gallagher 2001) of sites k and k' , i.e. $(a_{kj}/n_k - a_{k'j}/n_{k'})^2$, and that sites are weighted according to the number of occurrences they harbour while species weighting, w_j , defines the diversity metric. Furthermore, one can build a measure of dissimilarity between sites k and k' , $D_{(k,k')}^2 = \sum_j w_j (a_{kj}/n_k - a_{k'j}/n_{k'})^2$, which is consistent with any of the diversity metrics defined by w_j , as:

$$MSS = \sum_k \sum_{k'} n_k n_{k'} D_{(k,k')}^2 / 2n = \sum_{k=1}^{p-1} \sum_{k'=k+1}^p n_k n_{k'} D_{(k,k')}^2 / n \tag{eqn 5d}$$

Dissimilarities given in Fig. 3(b) were obtained thanks to the standard *dist()* function (Appendix S1) in *R* statistical package (R Development Core Team 2004).

Couteron & Pélissier (2004) and Couteron & Ollier (2005) demonstrated that various subsequent spatially explicit apportionments of species diversity are derived from eqn 5c, on the basis of ecological and/or geographical distance classes among sites.

Conclusion and perspectives

What are the relative effects of the biological, environmental and anthropogenic factors, and of their potential interactions on species diversity? Are these effects stable across scales, from landscape to region, between regions and across ecosystems?

We have presented here a simple multivariate linear model, which enables us to address these questions by partitioning the most common diversity indices according to environmental explanatory variables on the basis of standard, well-mastered methods of variance and covariance decomposition. Thanks to an unusual form of presentation of the taxonomic data, the table of species occurrences, which considers individual organisms as the elementary statistical unit, this approach extends and generalizes the principles of additive partitioning (Lande 1996) and hierarchical analysis (Wagner *et al.* 2000; Crist *et al.* 2003) of species diversity. An additional practical advantage is that standard functions of (multivariate) analysis of variance, such as the *aov* () function in *R*, can directly be used to perform the computations. However, given that a table of species occurrences may be very large, and with a high proportion of zero entries (i.e. a sparse matrix, Duff *et al.* 1986), optimized dedicated *R* routines have been made freely available at <http://pelissier.free.fr/Diversity.html>. The code to perform the worked examples provided in this paper with both standard *R* functions and our *diversity* routines is given in Appendix S1.

Conforming to a standard analytical framework provides an interesting perspective on a variety of analyses of the components of species diversity, which preserves consistency with the common richness, Shannon and Simpson diversity indices. We showed for instance, that ordination in reduced space (a form of variance apportioning) of the fitted and residual tables of our model had direct links with correspondence analysis and with some of its one- or two-table variants, such as canonical correspondence analysis (Pélissier *et al.* 2003). Moreover, spatially explicit diversity partitioning can be related to variography, a form of variance decomposition in relation to distance (Couteron & Pélissier 2004), which further extends towards the analysis of spatial patterns displayed by multivariate ordination results (multiscale ordination, Wagner 2003; Couteron & Ollier 2005).

Such a methodological integration provides a means to conduct various complementary analyses in the same diversity metric, and in particular to measure alpha and beta diversity components in the same unit. This facilitates assessing the relative effects of different types of processes affecting species diversity patterns, as well as investigating their stability across scales.

However, in terms of methodology, more remains to be explored. For instance, a well-known drawback of parametric, as well as simple randomization procedures to test for statistical significance of the ANOVA-like *F*-ratios, is the underlying assumption of independence between the observations. Data collected via taxonomic relevés

are likely to violate this assumption because of spatial autocorrelation of species' distributions, a fact that could yield undue significance of effects of certain explanatory variables (Legendre & Fortin 1989; Legendre 1993). Permutation strategies accounting for the spatial structure of multifactorial experimental designs are available (Anderson & Ter Braak 2003), but they still do not meet the hypothesis of independence between the individual observations at the lowest sampling strata. Techniques borrowed from geostatistics that incorporate spatial dependence as an additional term within a standard linear model, seem promising (Lichstein *et al.* 2002; Wall 2004), as the term of spatial dependence is able to represent processes endogenous to vegetation dynamics (dispersal, demography, etc.), i.e. with no strict environmental determinism (Keitt *et al.* 2002).

Up to this point, we have only discussed explanatory models that seek to account for observed variations in species diversity. However, one could also want to predict species' occurrences and diversity at unsampled locations, a more demanding objective. In this case, the variables to be predicted are the Y_i columns of the table of the species occurrences that are binomial variables. A natural refinement of our model that constrains the predictions to be probabilities of species occurrences ranging between 0 and 1, is a multivariate logistic model (Hosmer & Lemeshow 2000), i.e. a generalized multivariate linear model with a logit link function, classically used to predict presence-absence data (e.g. Dupré & Ehrlén 2002; Guisan *et al.* 2002; Kolb & Diekmann 2004; Guisan & Thuiller 2005). Spatial dependence can also be introduced under the form of geostatistical or of conditional autoregressive models (CAR) that can suit the prediction of binary variables (Anselin 2002).

While ongoing biodiversity census and development of information technologies will ease the constitution of large and relevant data sets, modelling diversity determinants and variations will demand appropriate statistical standards for data analysis and parameters estimations. We hope our contribution will stimulate further developments in this way.

Acknowledgements

This research has been carried out in the framework of the OSDA (Organization Spatiale de la Diversité des Arbres) project supported by the French Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable. UMR AMAP (Botany and Bioinformatics applied to Plant Architecture) is a joint research unit, which associates CIRAD (UMR51), CNRS (UMR5120), INRA (UMR931), IRD 2M123, and Montpellier 2 University (UM27). The French Institute of Pondicherry (IFP) is a research centre of the French Ministry of Foreign Affairs. We are very grateful to D. Chessel from the University of Lyon for important insights into the relationships between diversity indices and multivariate analyses, and to F. Houllier from INRA for pointing out to us the connection with predictive species distribution models.

References

- Anderson, M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**, 32–46.
- Anderson, M.J. & Ter Braak, C.J.F. (2003) Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, **73**, 85–113.
- Anselin, L. (2002) Under the hood. Issues in the specification and interpretation of spatial regression models. *Agricultural Economics*, **27**, 247–267.
- Couteron, P. & Ollier, S. (2005) A generalized, variogram-based framework for multiscale ordination. *Ecology*, **86**, 828–834.
- Couteron, P. & Pélissier, R. (2004) Additive partitioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos*, **107**, 215–221.
- Crist, T.O., Veech, J.A., Gering, J.C. & Summerville, K.S. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha-, beta-, and gamma-diversity. *American Naturalist*, **162**, 734–743.
- Duff, I.S., Erisman, A.M. & Reid, J.K. (1986) *Direct Methods for Sparse Matrices*. Clarendon Press, Oxford.
- Dupré, C. & Ehrlén, J. (2002) Habitat configuration, species traits and plant distribution. *Journal of Ecology*, **90**, 796–805.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gimaret-Carpentier, C., Chessel, D. & Pascal, J.-P. (1998) Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology*, **138**, 97–112.
- Guisan, A., Edwards, T.C.J. & Hastie, T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, **157**, 89–100.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993–1009.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. (2000) *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons, New York.
- Keitt, T.H., Bjornstad, O.N., Dixon, P.M. & Citron-Pousty, S. (2002) Accounting for spatial pattern when modeling organism–environment interactions. *Ecography*, **25**, 616–625.
- Kiflawi, M. & Spencer, M. (2004) Confidence intervals and hypothesis testing for beta diversity. *Ecology*, **85**, 2895–2900.
- Kolb, A. & Diekmann, M. (2004) Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 199–208.
- Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**, 5–13.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659–1673.
- Legendre, P. & Anderson, M.J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, **69**, 1–24.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, **75**, 435–450.
- Legendre, P. & Fortin, M. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107–138.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, **129**, 271–280.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands.
- Lichstein, J.W., Simons, T.R., Shriver, S.A. & Franzreb, K.E. (2002) Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, **72**, 445–463.
- Magurran, A.E. (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Malden, MA.
- McArdle, B.H. & Anderson, M.J. (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, **82**, 290–297.
- Pélissier, R., Couteron, P., Dray, S. & Sabatier, D. (2003) Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology*, **84**, 242–251.
- R Development Core Team (2004) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Freeman, San Francisco, CA.
- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O. & Gering, J.C. (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, **99**, 3–9.
- Wackernagel, H. (1998) *Multivariate Geostatistics*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Wagner, H.H. (2003) Spatial covariance in plant communities: integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology*, **84**, 1045–1057.
- Wagner, H.H., Wildi, O. & Ewald, K.C. (2000) Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology*, **15**, 219–227.
- Wall, M.M. (2004) A close look at the spatial structure implied by the CAR and SAR models. *Journal of Statistical Planning and Inference*, **121**, 311–324.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279–338.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213–251.
- Yoccoz, N., Nichols, J.D. & Boulinier, T. (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 446–453.

Received 24 July 2006 revision
accepted 27 October 2006
Handling Editor: Rob Brooker

Supplementary material

The following supplementary material is available for this article:

Appendix S1 R code to perform the worked examples.

This material is available as part of the online article from: <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2745.2007.01211.x>

Please note: Blackwell Publishing is not responsible for the content or functionality of any supplementary materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

5. **Pélissier, R., Couteron, P. & Dray, S. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, 89: 3227-3232.**

ANALYZING OR EXPLAINING BETA DIVERSITY? COMMENT

Raphaël Pélissier,^{1,4} Pierre Couteron,^{1,2} and Stéphane Dray³

In a recent paper, Tuomisto and Ruokolainen (2006, hereafter referred to as TR) discussed the domains of application of the so-called “raw-data approach” compared to the “distance (Mantel) approach” for studying and testing hypotheses about patterns and determinants of beta diversity. Following Legendre et al. (2005, hereafter referred to as LBP), they addressed the dilemma of an either/or approach in reference to a conceptual framework made of three different “levels of abstraction” depending upon the ecological question to be addressed and thus on the response variable to be studied: (1) community composition data; (2) variation in community composition data or beta diversity; or (3) variation in beta diversity, i.e., variation in variation in community composition data.

TR contradicted LBP, however, by claiming that only the third level of abstraction is relevant to address ecological hypotheses involving geographic distance such as the dispersal limitation underlying the neutral theory of biodiversity (Hubbell 2001). More specifically, they considered that submitting matrices of distances/dissimilarities in community composition to multiple regression along with Mantel tests is the only way to test such hypotheses (TR: p. 2700).

We disagree with such a restrictive vision and the main purpose of our comment is to show that spatially explicit, distance-based analyses of beta diversity do not necessarily belong to the so-called third level of abstraction, let alone to multiple regression on distance matrices and can, moreover, be viewed as a prolongation of the raw-data approach, in accordance with the overall concept of variance partition. This emerges from

Manuscript received 26 January 2007 ; revised 10 May 2007; accepted 14 May 2007. Corresponding Editor: N. C. Kenkel.

¹ IRD, UMR AMAP (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes), TA51A/PS2, 34398 Montpellier Cedex 05, France.

² Institut Français de Pondichéry, 11 St Louis Street, Pondicherry 605001 India.

³ Université de Lyon, Université Lyon 1, CNRS, UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, 43 Boulevard du 11 Novembre 1918, Villeurbanne F-69622 France.

⁴ E-mail: Raphael.Pelissier@mpl.ird.fr

a general definition of alpha and beta diversity components as functions of variance in species identity among individuals within and among communities, which is homologous to the definitions of diversity adopted in various other domains and especially in population genetics (e.g., Lewontin 1972, Nei, 1973, Rao 1982). In the sequel, we will show that such a definition leads naturally to an additive relationship between the portions of species diversity explained and unexplained by external environmental variables. We believe, just like Lande (1996), that this partitioning model is fully consistent with the well-rooted ecological notions of alpha, beta, and gamma diversity, even though Whittaker (1960, 1972), who introduced them, initially referred to an analytical multiplicative relationship (see Veech et al. 2002 for a recent review of the two approaches). We will then demonstrate that this additive framework based on well-mastered techniques of variance/covariance decomposition is also encompassing the double variance-partitioning scheme with respect to explanatory variables and principal components of the canonical analysis advocated by both LBP and TR in their second-level raw-data approach. Finally, we will show how, based on a rewriting of the beta component as a measure of dissimilarity, the concept of variogram leads to a direct distance-based additive apportionment of beta diversity, which doesn't require the invocation of a third level of abstraction nor of a Mantel tests approach. We shall finally discuss the goals of potential methods for third-level analyses of the variance among intersite dissimilarities, which is a variance of a variance as correctly presented by LBP. Throughout the text, our arguments are supported by specific references to and commentaries of LBP and TR.

First level, within-community diversity

On the argumentation that basically in ecology “the raw-data tables [...] consist of the observations of the abundances of one or more species [...] in more than one study site [...]”, TR (p. 2698) defined community composition as first-level data. By that, they diverged from the proposition of LBP (p. 436) that a first-level analysis consists in “studying variation in species identity of individuals at a given site [which] is studying alpha diversity,” an idea brought from genetics to ecology by Lande (1996). This opposition is all the more surprising given that TR say a little farther (p. 2702) “it is important to notice that species composition is not an entity that has ecological behavior of its own, but it is a result of how individuals belonging to different species behave.” Indeed, from this last statement, which has our full support, the basic response variable of diversity analyses appears unambiguously to be the taxonomic

identities of the n individual organisms recorded according to a reference nomenclature during a given field survey, i.e., a taxonomic relevé, considered as representative of a given study area or region. For the purpose of data analysis, a straightforward translation of such a list is a binary random variable, say Y_{ij} , which indicates whether an arbitrary individual ($1 \leq i \leq n$) belongs to a particular species ($1 \leq j \leq s$). This can be written in matrix form as follows:

$$\mathbf{Y}[y_{ij}] = \begin{cases} 1 & \text{if the } i\text{th observation belongs to species } j \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}.$$

Matrix \mathbf{Y} ($n \times s$) is called an individual \times species-occurrence table, from Gimaret-Carpentier et al. (1998). When the list is comprised of individuals encountered in a set of m sampling sites (but this is, from our perspective, already and blatantly a second-level problem; see next section), summing per site the individual rows of \mathbf{Y} yields a usual site \times species abundance matrix, say $\mathbf{A}[a_{kj}]$ with size ($m \times s$), which is a “shrunk” version of \mathbf{Y} ($n \times s$). From either \mathbf{Y} or \mathbf{A} table, the relative frequency of species j in the taxonomic relevé is given as

$$p_{+j} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n y_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^m a_{kj} \quad (1)$$

and its (uncorrected) variance (Lande 1996) as

$$\text{SV}_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_{ij} - p_{+j})^2 = p_{+j}(1 - p_{+j}). \quad (2)$$

Furthermore, the most popular diversity indices can be directly computed as a weighted sum of the SV_j values over the s observed number of species:

$$\text{TD} = \sum_{j=1}^s w_j \text{SV}_j. \quad (3)$$

Indeed, taking the weighting function w_j equal to one, whatever the species, means quantifying the total diversity of the taxonomic relevé via the Simpson index, whereas taking $w_j = 1/p_{+j}$ or $w_j = \log(1/p_{+j})/(1 - p_{+j})$ means relying on total species richness (minus 1, i.e., $s - 1$) or on the Shannon index, respectively (Pélissier et al. 2003). In the following discussion we refer to these three measures of species diversity as the usual diversity metrics, while additional metrics are thinkable from other definitions of w_j .

Lessons learned.—(1) Contrary to TR, but in accordance with LBP, we believe that a first-level analysis consists in characterizing the within-site/community diversity, regardless at this point whether there is or not overlap in species composition (i.e., shared species) between different sites or communities. (2) A simple general expression of the within-community diversity, which encompasses the most popular diversity indices, is

the generalized, multivariate variance given by TD (Eq. 3). (3) When the taxonomic relevé is limited to a single sampling site, TD measures alpha diversity of that site; when the taxonomic relevé is comprised of individuals encountered in a set of sampling sites distributed over an ecological region, TD measures gamma diversity.

Second level, explaining among-communities variation

Can the spatial variation in the abundance of a given species or the variation in community composition, i.e., in the abundances of all the species that form a community at a time, be explained by variation in environmental characteristics and/or geographical location? These ecological questions raised by TR (pp. 2698–2699) are, with respect to both theirs and LBP nomenclature, level-two questions to be addressed via the raw-data approach, i.e., using canonical analysis sensu Legendre and Legendre (1998). While we fully agree with this idea, we have to remember that canonical analysis is a two-step process, which involves a multiple linear regression, followed by principal component decomposition (Legendre and Legendre 1998). Hence, the above ecological questions are first and foremost specified as a general multivariate linear model equation (the first step of the canonical analysis [Pélissier et al. 2003, Pélissier and Couteron 2007]), for which we believe that our first-level individual \times species-occurrence matrix, \mathbf{Y} , introduced in the previous section, is a much more appropriate “response variable” than the classical site \times species abundance matrix, \mathbf{A} , as in TR and LBP. Associated to any form of linear model is of course an additive scheme of variance partitioning (Lebart et al. 1997:228), advocated in a spatially explicit context by LBP (pp. 440–441).

Taking matrix \mathbf{Y} ($n \times s$) as the response variable and introducing \mathbf{X} ($n \times q$) a matrix of dummy variables coding for habitat types as the “explanatory variable,” it can be demonstrated that TD, the total variance in species identity among the n individuals of the community (Eq. 3) partitions into an explained or among-habitat component (TDA) and an unexplained residual or within-habitat component (TDW) (Couteron and Pélissier 2004), so that our first-step linear model enters within the additive diversity partitioning framework proposed by Lande (1996). This establishes a clear analytical relationship between our first and second levels of abstractions, which is holding for any usual diversity metric provided that the appropriate choice of the weighting function w_j is made:

$$\text{TD} = \text{TDW} + \text{TDA} = \sum_{j=1}^s w_j \text{SVW}_j + \sum_{j=1}^s w_j \text{SVA}_j. \quad (4)$$

To be more specific, we can denote by n_k the number of observations in habitat k , with

$$n = \sum_{k=1}^m n_k$$

and by $p_{kj} = a_{kj}/n_k$ the relative frequency of species j in habitat k , a_{kj} being as above the abundance of species j in habitat k . The approximation of \mathbf{Y} by multiple linear regression on the variables contained in \mathbf{X} is $\hat{y}_{ij}(k) = p_{kj}$ (Pélissier et al. 2003), from which we can derive explicit formulas for SVW_j , the contribution of a given species j to TDW, the mean within-habitat diversity (or alpha diversity as defined in the previous section), and for SVA_j , which is the contribution of j to TDA, the among-habitat diversity (or “between-habitat” diversity, an expression used as a synonymous for beta diversity by Whittaker [1972:230]). Namely

$$\text{SVW}_j = \sum_{k=1}^m \frac{n_k}{n} \cdot p_{kj}(1 - p_{kj}) \quad (5)$$

$$\text{SVA}_j = \sum_{k=1}^m \frac{n_k}{n} \cdot (p_{kj} - p_{+j})^2. \quad (6)$$

Couteron and Pélissier (2004) also provided explicit formulas for SVW_j and SVA_j for nested partitions (i.e., for subsequent partitions of SVA_j among habitat types and sampling locations), as well as guidelines on the nonparametric testing of statistical significance based on randomization procedures. The decomposition framework lends itself to tests based on random shifting procedures (as introduced by Harms et al. 2001), which upon availability of fully mapped or regularly sampled data are preferable for distinguishing between habitat effects and clumping effects unrelated to habitat. Moreover, in this well-established framework, which is encompassed by multivariate analysis of variance (MANOVA sensu Anderson 2001), multilevel hierarchical analyses are more straightforward than the approach proposed by Crist et al. (2003). MANOVA is indeed very general and applies either to questions about individual species’ habitat preferences (testable via SV_j) or to variation in community composition (analyzable through TD).

Lessons learned.—(1) Contrary to TR statement, a direct relationship between alpha and beta diversity can be expressed through a simple general linear model that leads from the first to the second level of abstraction; consequently, it is only when gamma diversity is ignored that alpha diversity tells nothing about beta diversity. (2) The complementary nature of alpha and beta components of diversity established by Whittaker’s work has long been hidden because authors have quantified alpha diversity by indices (e.g., Fisher’s alpha, Shannon and Simpson indices) that have no direct connection with dissimilarity measures used to quantify beta diversity (e.g., Jaccard, Sorensen, and Steinhaus indices). (3) Our model is closely related to the linear model that underlies

classical canonical analysis; but using as the response variable, the individual species-occurrence matrix, \mathbf{Y} , in lieu of the site species abundance matrix, \mathbf{A} , is the only way to relate the raw-data approach to gamma diversity, via its natural, additive apportionment into a part explained (beta diversity) and a part unexplained (alpha diversity) by variation in environmental conditions (second level of abstraction). (3) Standard routines derived from MANOVA as well as nonparametric tests of statistical significance, which can be based either on randomization or random shifting procedures, are available to conduct these analyses.

Second level, the “raw-data” approach

In the previous section, we focused on the variance (diversity) partitioning scheme associated to the generalized linear models. We now turn to the one associated to the principal component decomposition, which is the core subject of multivariate analysis, including the canonical raw-data approach as referred to by LBP and TR. One can indeed recognize in

$$\text{TDA} = \sum_{j=1}^s w_j \cdot \sum_{k=1}^m \frac{n_k}{n} \cdot (p_{kj} - p_{+j})^2$$

(Eq. 4 and 6) an expression of the total inertia or total variance (i.e., the sum of all eigenvalues) of the correspondence analysis (CA; Legendre and Legendre 1998) of the site \times species abundance matrix \mathbf{A} when $w_j = 1/p_{+j}$, and non-symmetric correspondence analysis (NSCA; Gimaret-Carpentier et al. 1998) of \mathbf{A} when $w_j = 1$. Taking $w_j = \log(1/p_{+j})/(1 - p_{+j})$ also leads to a form of column weighted correspondence analysis whose inertia is consistent with Shannon diversity (see the proofs in Pélissier et al. 2003). Total inertia demonstrated by the site \times species abundance matrix, \mathbf{A} , is therefore the part of total community diversity (TD) explained by the dummy variables that partition the individual \times species-occurrence matrix, \mathbf{Y} , into sampling sites. This quantifies between-site beta diversity, expressed consistently with any of the three usual diversity metrics using the species weighting function, w_j .

It follows that two-table variants of ordination methods such as CCA (canonical correspondence analysis) or RDA (redundancy analysis), whose particular forms can be made compatible with the usual diversity metrics (see Couteron and Ollier 2005), realize a first-stage additive partition of TDA into “explained” and residual “unexplained” portions by a set of environmental descriptors, before permitting a subsequent additive decomposition of either the explained or the residual fraction into canonical ordination axes (constrained vs. unconstrained ordinations, respectively).

Lessons learned.—(1) The so-called “raw-data approach” is directly related to the additive partitioning

framework of species diversity proposed by Lande (1996), a fact which is completely absent in LBP and TR. (2) It follows that ordination techniques provide subsequent apportionment of TDA according to principal axes, in a way that can be made consistent with the usual diversity metrics. (3) Thus, canonical partitioning in the classical sense of Legendre and Legendre (1998) refers to total inertia (or variance) of the site \times species abundance table, \mathbf{A} , i.e., to the among-site beta diversity (TDA), which is the only part of community total diversity, TD, accounted for by the sampling design. (4) Explained or unexplained portions of TDA relative to a set of environmental descriptors can subsequently be additively partitioned into canonical vs. partial canonical ordination axes.

From the "raw-data" approach to distance-based analyses

According to TR (p. 2697, 2703, 2705), the fact that beta diversity can be viewed as a distance (or more generally a dissimilarity) is the main justification for using the Mantel approach and to move from second to third level of abstraction, where the response variable is a dissimilarity matrix between pairs of sites. That beta diversity is usually quantified via dissimilarity indices, is used however to instill the misleading idea that it is not conceivable to consider "the variation in community composition, i.e. beta diversity" in the light of the geographic locations of the sites or of the inter-site distances. Though it is not blatantly stated as such, this idea is conveyed in many places of the paper, by rhetoric tricks or omissions. For instance, in Fig. 2, it is as if an analysis of inter-community or inter-site geographic distance, could not be used to explain variation in community composition. Why should using the inter-site geographic distance as an explanatory variable automatically mean skipping to an analysis of the variation in variation in community composition, i.e., to a third-level question? There is absolutely no compelling reason to do so, since several alternatives are possible.

In fact, TDA, which is a variance according to our definition, can be rewritten as a sum of intersite dissimilarities, and directly broken down into additive portions relating to classes of inter-site distance. Indeed, a classical result of variance decomposition (in its broader meaning) is that averaging squared departures around a mean value is equivalent to averaging squared differences (i.e., distances) between individual observations (see for instance Anderson 2001). It follows that the contribution of species j to the among-site beta diversity, SVA_j (Eq. 6), can be rewritten as

$$SVA_j = \sum_{k=1}^m \sum_{k'=1}^m SVA_j(k, k') = \frac{1}{2n^2} \sum_{k=1}^m \sum_{k'=1}^m n_k n_{k'} (p_{kj} - p_{k'j})^2. \quad (7)$$

At the multispecies level,

$$SVA(k, k') = \sum_{j=1}^s w_j SVA_j(k, k')$$

is a measure of dissimilarity between composition in sites k and k' (it is in fact a mathematical distance), which may be made fully consistent, through w_j , with any of the three usual diversity indices. Summing $SVA(k, k')$ values for all (k, k') pairs of sites yields the among-site beta diversity:

$$TDA = \sum_{k=1}^m \sum_{k'=1}^m SVA(k, k').$$

A distance-dependent partition of TDA follows from the dissimilarity measure defined above. As soon as a set $\{H_h\}$ of nonoverlapping distance classes is defined, the portion of the total among-site beta diversity relating to a given distance class centered on h is

$$\begin{aligned} TDA(h) &= \sum_{d(k,k') \in H_h} SVA(k, k') \\ &= \sum_{d(k,k') \in H_h} \sum_{j=1}^s w_j SVA_j(k, k'). \end{aligned} \quad (8)$$

When the union of H_h contains the range of intersample distances, we logically derive the following from the above expression:

$$TDA = \sum_h TDA(h).$$

Alternatively, standardizing $TDA(h)$ for the number of plots and individuals (see Couteron and Pélissier [2004] for details) in each distance class provides a dissimilarity variogram or, equivalently, a generalized, multivariate variogram, which can be plotted as a function of the intersite geographical distance and tested against the null hypothesis of an absence of spatial structure by randomly reallocating the taxonomic compositions among the sampling sites (Wagner 2004).

We note that TR (p. 2701) mention the variogram in a way that seems to involve the computation of a variance of intersite dissimilarity, i.e., in this case a variance of variance, and thus a third-level object. But according to the usual definition, the variogram expresses how intersite dissimilarity changes with distance by directly apportioning the overall variance of the response variable with respect to distance classes and dividing by the number of pairs of sites in each class. This does not involve the computation of a variance of intersite dissimilarity, and it is therefore not at all congruent with their definition of third-level analysis.

The principle of multivariate variography (sensu Wackernagel 1998) can be applied not only to TDA, but also to any partition of TDA into principal/canonical axes yielded by a given single- or two-table

ordination method (see Couteron and Ollier 2005 for an illustration). Hence, combining these different principles constitutes a very rich and flexible yet largely unexplored framework for comparing the effect of environmental variables on the observed relationship between beta diversity and intersite distance. Moreover, in our model, the part of total community diversity explained by external explanatory variables, ordination axes, or distance classes is quantified in the same measurement unit (one of the three usual diversity metrics, albeit this is not an absolute restriction), so that their relative proportions of explained total community diversity can be directly compared. This ultimately allows one to measure the respective influence of environment and space on diversity variation.

Lessons learned.—(1) TR seems to have missed that the among-site beta diversity can be seen as a sum of dissimilarities between all pairs of sites; such dissimilarities can be expressed in any of the three usual diversity metrics. (2) TDA is therefore amenable to an additive apportionment with respect to classes of intersite geographical distance, which can be combined in many ways using the potential of ordination methods, thereby reviving the concept of multiscale ordination (MSO; sensu Ver Hoef and Glenn-Lewin 1989, Wagner 2003, 2004); MSO is a straightforward extension of the raw-data approach. (3) Statistical tests of significance for the existence of nonrandom spatial structure exist and can also be applied to residual patterns after factoring out the effect of environmental descriptors; for instance, the absence of any significant residual spatial pattern would mean that dispersal limitation is probably not a pervasive factor in the communities under study.

Third-level analyses: for what and how?

In the previous points, we have gradually shifted from a raw-data to a distance-based analysis framework. The transition has been smooth because both frameworks rely on additive partitions of variance and covariance (used here in their generalized meaning; see Couteron and Ollier [2005]). Our method of carrying out distance-based analyses nevertheless does not pertain to the third level of abstraction as defined by TR.

We have not considered the variance among intersite beta-diversity values, which is a variance of variance, whereas TDA is simply a generalized variance that allows weighting of either sites or species. Nor have we tried to model individual intersite beta-diversity values from either environmental or spatial variables, which is the goal of multiple regression on distance matrices as presented by Duivenvoorden et al. (2002) and Tuomisto et al. (2003). This clearly demonstrates that reference to third level analyses is not a prerequisite for investigations into how beta diversity may be influenced by environment discrepancies and/or intersite distance.

There is thus no reason to share the opinion of TR that distance-dependent ecological hypotheses, such as the neutral theory of biodiversity, can only be tested using the Mantel approach, although we agree that canonical partitioning, which is the core of what is usually meant by the raw-data approach, is by itself not sufficient to address such hypotheses. In fact, the framework for distance-based analyses, which we have briefly summarized above, permits one to investigate and test any distance-based ecological hypothesis, including the neutral ones. For instance, based on theoretical results borrowed from population genetics, Chave and Leigh (2002) and Etienne (2005) featured explicit predictions under neutrality with respect to Simpson's intersite beta diversity (or to the closely related intersite similarity function), which may be used in the near future to derive analytical expectations of the multivariate variogram under neutral assumptions. It is hence not yet established that reference to the third level of abstraction will, by itself, permit more efficient testing of distance-based ecological hypotheses than the framework described in *From the "raw-data" approach to distance-based analyses*.

The first level of abstraction basically computes alpha diversity from a vector of species abundances. The second level deals with variation in abundances observed by a particular survey, which means comparing the abundance vectors making the site \times species table or, equivalently, submitting this table to eigenanalysis and/or canonical partitioning (the raw-data approach). The objective of the third level should not be defined only from comparison of distance matrices via a Mantel test, since its broader objective is ultimately to compare diversity patterns found in distinct surveys, hence to compare the structures present in several site \times species tables. Indeed, if surveys share either sites (e.g., diachronic relevés) or species (at least most of them), there are appealing alternatives to distance-matrix comparisons (Dray et al. 2003, Thioulouse et al. 2004), which probably use more of the available initial information of the set of site \times species tables. It is only when surveys share neither sites nor species (e.g., different ecological regions) that comparisons of distance matrices and Mantel tests may justify themselves. Compared to the broad panel of aims and data types characterizing ecological investigations, these are in fact far more restrictive circumstances for using the Mantel approach than it may appear from reading TR.

Acknowledgments

This research was sponsored by the OSDA project funded by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development (MEDD). Research was carried out as cooperation by the following institutes: a joint research unit in botany and bioinformatics applied to plant architecture (UMR AMAP) from Montpellier 2 University; a joint research unit in biometry and evolutionary biology (UMR 5558) from Lyon 1 University; and the French Institute of Pondicherry (IFP), which is a research

center of the French Ministry of Foreign Affairs (MAE). The authors are indebted to D. Chessel for important insights into the relationship between diversity indices and multivariate analyses, and to E. G. Leigh, Jr., H. Tuomisto, and an anonymous reviewer for their insightful comments on an earlier version.

Literature cited

- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.
- Chave, J., and E. G. Leigh, Jr. 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* 62:153–158.
- Couteron, P., and S. Ollier. 2005. A generalized, variogram-based framework for multiscale ordination. *Ecology* 86:828–834.
- Couteron, P., and R. Pélissier. 2004. Additive partitioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos* 107:215–221.
- Crist, T. O., J. A. Veech, J. C. Gering, and K. S. Summerville. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha-, beta-, and gamma-diversity. *American Naturalist* 162:734–743.
- Dray, S., D. Chessel, and J. Thioulouse. 2003. Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* 84:3078–3089.
- Duivenvoorden, J. F., J.-C. Svenning, and S. J. Wright. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science* 295:636–637.
- Etienne, R. S. 2005. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters* 8:253–260.
- Gimaret-Carpentier, C., D. Chessel, and J.-P. Pascal. 1998. Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* 138:97–112.
- Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89:947–959.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76:5–13.
- Lebart, L., A. Morineau, and M. Piron. 1997. *Statistiques exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, Paris, France.
- Legendre, P., D. Borcard, and P. R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435–450.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Lewontin, R. C. 1972. The apportionment of human diversity. *Evolutionary Biology* 6:381–398.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 70:3321–3323.
- Pélissier, R., and P. Couteron. 2007. An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology* 95:294–300.
- Pélissier, R., P. Couteron, S. Dray, and D. Sabatier. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84:242–251.
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21:24–43.
- Thioulouse, J., M. Simier, and D. Chessel. 2004. Simultaneous analysis of a sequence of paired ecological tables. *Ecology* 85:272–283.
- Tuomisto, H., and K. Ruokolainen. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding targets of different methods of analysis. *Ecology* 87:2697–2708.
- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, and M. Yli-Halla. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science* 299:241–244.
- Veech, J. A., K. S. Summerville, T. O. Crist, and J. C. Gering. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99:3–9.
- Ver Hoef, J. M., and D. C. Glenn-Lewin. 1989. Multiscale ordination: a method for detecting pattern at several scales. *Vegetatio* 82:59–67.
- Wackernagel, H. 1998. *Multivariate geostatistics*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Wagner, H. H. 2003. Spatial covariance in plant communities: integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology* 84:1045–1057.
- Wagner, H. H. 2004. Direct multi-scale ordination with canonical correspondence analysis. *Ecology* 85:342–351.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279–338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213–251.