



HAL
open science

Statistiques spatiales appliquées à l'étude de la végétation : un lien entre structure et processus dynamiques

Pierre Couteron

► **To cite this version:**

Pierre Couteron. Statistiques spatiales appliquées à l'étude de la végétation : un lien entre structure et processus dynamiques. Ecologie, Environnement. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2005. tel-00090679

HAL Id: tel-00090679

<https://theses.hal.science/tel-00090679>

Submitted on 1 Sep 2006

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

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

UNIVERSITE MONTPELLIER II

Sciences et Techniques du Languedoc

**Ecole doctorale : Systèmes intégrés en Biologie, Agronomie, GéoSciences,
HydroSciences, Environnement (SIBAGHE)**

Dossier de Candidature au Diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches

Comprenant :

- (I) Curriculum vitæ et une présentation générale
- (II) Liste des publications
- (III) Démarche scientifique originale
- (IV) Stratégie autonome de recherche
- (V) Capacité à l'encadrement de jeunes chercheurs
- (VI) Présentation des publications significatives

Présenté par

Pierre COUTERON

UMR CIRAD-CNRS-INRA-IRD-Université Montpellier II
" botAnique et BioinforMatique de l'Architecture des Plantes – AMAP "
TA40/PS2, Boulevard de la Lironde
34398 Montpellier cédex 05 (France)

et

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

**Titre : Statistiques spatiales appliquées à l'étude de la végétation :
un lien entre structures et processus dynamiques**

Soutenu le 3 mai

2006

Sommaire

I Curriculum Vitæ et présentation générale	3
II Liste des publications	7
1. Récapitulatif.....	7
2. Liste des publications.....	9
2.1. Articles de revues à comité de lecture (avec indice 2004 ISI>0,5)	9
2.2. Chapitres de livres	10
2.3. Articles de revues sans comité de lecture, non référencées ou avec un indice ISI<0,5	10
2.4. Communications à des colloques internationaux (depuis 2001)	11
2.5. Mémoires universitaires	11
2.6. Rapports d'études	11
III Démarche scientifique originale.....	13
1. Trajectoire personnelle et développement de la problématique	13
2. Identification d'un champ thématique : l'analyse des structures spatiales dans l'étude de la végétation terrestre	14
2.1. L'espace dans l'étude de la végétation	14
2.1.1. L'espace de la description.....	14
2.1.2. L'espace de l'échantillonnage	15
2.1.3. L'espace du changement temporel.....	16
2.1.4. Mosaïque spatiale et interactions	17
2.1.5. L'espace des processus dynamiques	17
2.1.6. L'espace des structures héritées et du déséquilibre.....	19
2.1.7. Conclusion : l'espace (re-)découvert	19
2.2. Statistiques spatiales appliquées à l'étude de la végétation.....	20
2.2.1. Quand l'œil doute, se trompe ou ... abdique !	20
2.2.2. Nature des données spatialisées	23
2.2.3. Echelle	23
2.2.4. Historique et variété des analyses spatialisées pour l'étude de la végétation	24
3. Une expérience d'écologie spatiale : les végétations contrastées semi-arides	25
3.1. Le questionnement théorique.....	27
3.2. Travaux de terrain : vers une mise en évidence du mécanisme.....	29
3.3. Caractérisation des macro-structures périodiques et cartographie automatique	30
4. Conclusion de la partie III : un champ thématique	31
IV Stratégie autonome de recherche	32
1. Formulation d'un projet d'écologie spatiale abordant les peuplements forestiers tropicaux hétérogènes	32
1.1 Contexte et objectifs	32
1.2. Démarche et hypothèses	34
1.3. Les terrains actuels : Guyane et Ghâts occidentaux de l'Inde	37

2. Ma contribution au projet PFTH : travaux en cours et perspectives pour les prochaines années.....	38
2.1. Continuité thématique et méthodologique.....	38
2.2. Développement et applications de l'analyse texturale.....	39
2.2.1. L'analyse de Fourier : une approche méconnue bien que performante ...	39
2.2.2. ... dont le potentiel et les limites méritent d'être mieux cernés	39
2.2.3. Vers une vision plus générique de l'ordination / classification texturale : illustration à partir de deux études	40
2.2.4. Des résultats prometteurs et bien des questions en suspens.....	44
2.3. Organisation spatiale des assemblages d'espèces et de la biodiversité	44
2.3.1. Assemblages d'espèces et diversité.....	44
2.3.2. Diversité et dissimilarité entre espèces	45
2.3.3. Diversité, assemblages d'espèces et structures spatiales.....	46
2.4. Mise en perspective : structures spatiales, données et modèles	49
2.4.1. Données et modèles de "niche"	50
2.4.2. Structures spatiales et modèles neutralistes	51
2.4.3. Mise en œuvre en dans les Ghâts occidentaux de l'Inde.....	52
3. En guise de conclusion.....	54
4. Références citées dans les parties III et IV	56
V Capacité d'encadrement de jeunes chercheurs.....	62
1. Activités d'enseignement	62
1.1. Responsabilités de direction ou de coordination d'enseignements.....	62
1.2. Enseignement.....	62
2. Encadrement doctoral	63
2.1. Direction, co-direction de thèses de doctorat	63
2.1.1. Co-directeur de la thèse de doctorat de Nicolas Barbier (2003 – 2005),	63
2.1.2. Co-directeur de la thèse de doctorat de Sébastien Ollier (2001 – 2004).....	64
2.1.3. Co-directeur de la thèse de doctorat de Kouami Kokou (1995 – 1998).....	65
2.2. Participation à l'encadrement de thèses de doctorat	65
2.2.1. Contribution au doctorat d'Olivier Lejeune (1999).....	65
2.2.2. Contribution au doctorat de Paul Ouedraogo (1997)	66
2.3. Participation à des jurys de thèse.....	66
3. Direction, co-direction ou contribution à l'encadrement de Diplômes d'Etudes Approfondies (DEA).....	67
4. Direction de mémoires d'Ingénieurs ou de Diplômes Etudes Supérieures Spécialisées (DESS)	68
4.1. Diplômes d'Ingénieurs ou de Mastères (conférence des grandes écoles).....	68
4.2 Mémoires de DESS	68
VI Présentation des publications significatives.....	69

I Curriculum Vitæ et présentation générale

Nom : COUTERON
Prénom : Pierre
Date et lieu de naissance : le 01/06/1962 à Nice
Nationalité : Française
Situation de famille : Célibataire
Adresse personnelle : S/C IFP, 11, St Louis Street, 605001
 Pondicherry, India
 Tél. : +91 413 234 9 383

Grade Universitaire

Titulaire d'une thèse de doctorat
 Spécialité : Ecologie Végétale Tropicale

Fonction actuelle

Ingénieur fonctionnaire au Ministère de l'Agriculture de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires Rurales, **détaché au Ministère des Affaires étrangères comme chercheur et responsable du département d'Ecologie de l'Institut Français de Pondichéry, Inde** (www.ifpindia.org)

Chercheur associé à l'UMR "botAnique et bioinformatique de l'Architecture des Plantes" (AMAP, Cnrs-Cirad-Ephe-Inra-IRD-Univ. Montpellier 2), Montpellier, dirigée par D. Barthélémy (www.amap.cirad.fr)

Adresse professionnelle

Institut Français de Pondichéry
 11, St Louis Street, 605001 Pondicherry (Inde)
 Tel. : +91 413 2334 168 ; Télécopie : +91 413 2339 534
 Adresse électronique : pierre.couteron@ifpindia.org

Enseignements suivis et diplômes acquis

- **1998** : Doctorat en Ecologie végétale tropicale, à l'Université Paul Sabatier Toulouse III (mention très honorable avec félicitations du jury) : " Relations spatiales entre individus et structure d'ensemble dans des peuplements ligneux soudano-sahéliens au nord-ouest du Burkina Faso". Directeur de thèse : Pr. H. Puig.
- **1992** : DEA de Géographie quantitative, Université d'Avignon (mention très bien)
- **1991** : DU de Biostatistiques, Université Montpellier II (mention bien)

- **1985** : Ingénieur des Techniques Forestières, Ecole Nationale des Ingénieurs des Travaux des Eaux et des Forêts

Connaissances linguistiques

- Anglais : lu, écrit, parlé (usage professionnel courant)
- Italien : lu et parlé
- Allemand : lu et parlé
- Portugais : connaissances élémentaires

Historique des postes et activités de recherche

- **Depuis 2004** : Responsable du département d'écologie de l'Institut Français de Pondichéry : direction et animation d'un département de recherche comprenant 8 chercheurs, 6 ingénieurs de recherche et techniciens, 2 doctorants. Recherches sur l'organisation spatiale de la diversité végétale dans les forêts tropicales humides de l'Inde péninsulaire.
- **2002 – 2004** : Chef du département de formation "Foresterie Rurale et Tropicale" (FRT) de Centre de Montpellier de l'Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts (ENGREF).
- **1987 – 2002** : Enseignant-chercheur au département FRT de l'ENGREF
- **1986 – 1987** : Ingénieur (VAT) à la Direction de l'Agriculture et de la Forêt (DAF) de l'Ile de la Réunion (lutte anti-érosive en terrain agricole).
- **1984-1986** : stagiaire puis chargé d'études au Parc National du Mercantour

Direction, coordination ou participation à des projets de recherche financés

- **Depuis fin 2005** : Direction de la composante indienne du projet "Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales" (OSDA) du programme "Ecosystèmes Tropicaux" du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable et du GIP ECOFOR.
- **Depuis 2005** : Direction de la composante indienne du projet "Biodiversity Informatics and co-Operation in Taxonomy for Interactive shared Knowledge base (BIOTIK)" (2005-2007) du programme "Asia Information Technology and Communication ([Asi@ITC](#))" de la Commission Européenne.
- **2004-2005** : Participation au projet "Landscape Analysis of biodiversity in the Western Ghats (India)" mené par l'Institut Français de Pondichéry sur demande du Kerala Forest Department sur financement de la Banque Mondiale (resp. B.R. Ramesh).

- **2003-2005** : Participation au projet DIME "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" (resp. D. Sabatier, UMR AMAP) du programme "Ecosystèmes Tropicaux" du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable et du GIP ECOFOR.
- **2003-2005** : Participation au projet "Développement de méthodes d'analyse d'images à très haute résolution spatiale : application à la caractérisation du couvert en forêt tropicale humide" (resp. V. Trichon, UPS Toulouse III) du Programme National de Télédétection Satellitaire (PNTS)
- **2001-2003** : Participation au projet "Couplage de données très haute résolution multi-sources pour la caractérisation de couverts végétaux réguliers" (resp. C. Puech, CEMAGREF Montpellier) du Programme National de Télédétection Satellitaire.
- **1993-1995** : co-responsable du projet "Quel avenir pour un territoire pastoral soudano-sahélien?" de l'action "Systèmes intégrés" du programme Environnement du CNRS.
- **1991-1996** : Participation au programme CNRS/ORSTOM SALT "Savanes à Long Terme" (resp. J.-C. Menaut)

Responsabilités scientifiques ou administratives

- **Depuis 2004** : Responsable du département d'Ecologie de l'Institut Français de Pondichéry (www.ifpindia.org), Inde :
 - direction et animation d'un département de recherche composé de 8 chercheurs, 6 ingénieurs de recherche et techniciens et 2 doctorants/post-doctorants ;
 - supervision et coordination d'activités dans des domaines de recherche comprenant la taxonomie assistée par ordinateur, l'organisation spatiale de la diversité végétale, la dynamique des forêts hétérogènes, l'étude des paléo-environnements, et l'utilisation des ressources naturelles en Inde du sud.
- **2002-2004** : Membre du Conseil d'Orientat ion et de Suivi de l'UMR "Ecologie des Forêts de Guyane" (ECOFOG)
- **1987-2004** : fonctions d'enseignement et de direction d'enseignement: voir partie V

"Reviewer" pour des revues internationales à comité de lecture

Depuis 2002, évaluations effectuées pour : Annals of Forest Science, Ecology, Ecography, International Journal of Remote Sensing, Journal of Ecology, Journal of Vegetation Science, Journal of Tropical Ecology, Oikos, Plant Ecology, The American Naturalist.

II Liste des publications

1. Récapitulatif

Les articles comptabilisés dans les tableaux suivants sont soit parus, sous-presse ou définitivement acceptés.

Tableau 1 : Nombre de publications par types

Type de publication	Nombre de publications
Revue indexées dans Journal Citation Reports 2004 et de Facteur d'Impact supérieur ou égal à 0,5	20
Autres revues, non indexées ou ayant un IF inférieur à 0,5	6
Chapitres d'ouvrages	3
Rapports d'études internationales :	
- étude relevant d'un programme du CNRS	2
- études pour le réseau MAB-UNESCO des Réserves de la Biosphère	3
- études (co)-financées par l'Union Européenne	2
- autres études	7

Tableau 2 : Titres des revues de Facteur d'Impact supérieur ou égal à 0,5 (d'après Journal Citation Reports 2004) avec nombre d'articles publiés dans chacune d'elle (voir détail en liste des publications).

Titres des revues	Facteur d'impact 2004	Nombre d'articles
Ecology	4,10	2
Journal of Ecology	3,40	2
Journal of Applied Ecology	3,27	1
Remote Sensing of Environment	3,19	1
Oikos	2,90	1
Physical Review E	2,35	1
Landscape Ecology	2,09	1
Journal of Vegetation Science	1,85	2
Forest Ecology and Management	1,52	1
Biometrics	1,28	1
Plant Ecology	1,21	2
International Journal of Remote Sensing	1,13	2
Biometrika	1,11	1
Acta Oecologica	1,03	1
Annales des Sciences Forestières, devenues Annals of Forest Sciences (en 1998)	0,96 (en 1998)	1
Total		20

2. Liste des publications

Les co-auteurs dont les noms figurent en gras ont contribué aux articles dans le cadre de travaux académiques (DEA ou thèse) que j'ai co-dirigés ou à l'encadrement desquels j'ai contribué.

2.1. Articles de revues à comité de lecture (avec indice 2004 ISI>0,5)

1. Couteron P., **Barbier N.** et Gautier D. (2006) Textural ordination based on Fourier spectral decomposition: a method to analyze and compare landscape patterns. *Landscape Ecology*, 21, 555-567.
2. **Barbier N.**, Couteron P., Deblauwe V., Lejoly J. et Lejeune O. (2006) Self-organized vegetation patterning as fingerprint of climate and human impact on semiarid ecosystems. *Journal of Ecology*, 94, 537-547.
3. **Ollier S.**, Couteron P. et Chessel D. (2006) Orthonormal transform to decompose the variance of a life-history trait across a phylogenetic tree. *Biometrics*, sous presse.
4. Couteron P. et **Ollier S.** (2005) A generalized, variogram-based framework for multiscale ordination. *Ecology*, 86, 828-834.
5. Couteron P., Pélissier R., Nicolini E. et Paget D. (2005) Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high resolution canopy images. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1121-1128.
6. Couteron P. et Pélissier R. (2004) Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos*, 107, 215-221.
7. Couteron P., Seghier J. et Chadœuf J. (2003) A test for spatial relationships between neighbouring plants in plots of heterogeneous plant density. *Journal of Vegetation Science*, 14, 163-172.
8. Couteron P., Pélissier R., **Mapaga D.**, Molino J.-F. et Teillier L. (2003) Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 172, 89-108.
9. Pélissier R., Couteron P., **Dray S.** et Sabatier D. (2003) Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology*, 84, 242-251.
10. **Ollier S.**, Chessel D., Couteron P., Pélissier R. et Thioulouse J. (2003) Comparing and classifying one-dimensional spatial patterns: an application to laser altimeter profiles. *Remote Sensing of the Environment*, 85, 453-462.
11. Couteron P. (2002) Quantifying change in patterned semi-arid vegetation by Fourier analysis of digitised air photographs. *International Journal of Remote Sensing*, 23, 3407-3425.
12. Lejeune O., Tlidi M. et Couteron P. (2002) Localized vegetation patches: a self-organized response to resource scarcity. *Physical Review E*, 66, 010901 (1-4).
13. Couteron P. (2001) Using spectral analysis to confront distributions of individual species with an overall periodic pattern in semi-arid vegetation. *Plant Ecology*, 156, 229-243.
14. Couteron P. et Lejeune O. (2001) Periodic spotted patterns in semiarid vegetation explained by a propagation-inhibition model. *Journal of Ecology*, 89, 616-628.

15. Couteron P., Deshayes M. et **Roches C.** (2001) A flexible approach for woody cover assessment from SPOT HRV XS data in semi-arid West Africa. Application in northern Burkina Faso. *International Journal of Remote Sensing*, 22, 1029-1051.
16. Brix A., Senoussi R., Couteron P. et Chadoëuf J. (2001) Assessing goodness of fit of spatially inhomogeneous Poisson processes. *Biometrika*, 88, 487-497.
17. Couteron P., Mahamane A., **Ouedraogo P.** et Seghieri, J. (2000) Differences between thickets of banded vegetation in two sites in West Africa. *Journal of Vegetation Science*, 11, 321-328.
18. **Lejeune O.**, Couteron P. et Lefever R. (1999) Short range cooperativity competing with long range inhibition explains vegetation patterns. *Acta Oecologica*, 20, 171-183.
19. Couteron P. et **Kokou K.** (1997) Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso (West Africa). *Plant Ecology*, 132, 211-227.
20. Couteron P., Mahamane A. et **Ouedraogo P.** (1996) Analyse de la structure de peuplements ligneux dans un "fourré tigré" au nord Yatenga (Burkina Faso). Etat actuel et conséquences évolutives. *Annales des Sciences Forestières*, 53, 867-884.

2.2. Chapitres de livres

Lefever R., Lejeune O. et Couteron P. (2001). Generic modelling of vegetation patterns. A case study of Tiger bush in sub-Saharan Sahel. *in Mathematical models for biological pattern formation.* (ed. P.K. Maini et H. G. Othmer), IMA volumes in mathematics and its applications, frontiers in applied mathematics series, Springer Verlag, New-York, pp. 88-111.

Couteron P. (1997) Contractions du couvert végétal et sécheresse. Exemples au Nord-Yatenga (Burkina Faso). *in Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens.* (ed. J.M. d'Herbès, J.M.K. Ambouta et R. Peltier), John Libbey Eurotext, Paris, pp. 69-79.

Couteron P. (1997) Les secteurs intermédiaires entre domaines soudanien et sahélien en Afrique occidentale. Simples transitions ou réalité à part entière? *in Phytogéographie tropicale, réalités et perspectives.* (ed. J.L. Guillaumet, M. Belin et H. Puig), ORSTOM, Paris, pp. 39-50.

2.3. Articles de revues sans comité de lecture, non référencées ou avec un indice ISI<0,5

Lefever R., **Barbier N.**, Couteron P., Deblauwe V., et O. Lejeune (2004) Les paysages tigrés et tachetés. *Pour La Science*, Dossier hors série "Les formes de la vie", Juillet-Sept 2004, 67-71.

Polidori L., Couteron P., Gond V., Proisy C. et Trichon V. (2004) Télédétection et caractérisation des paysages amazoniens. *Revue Forestière Française*, n°spécial "connaissance et gestion de la forêt guyanaise", 101-117.

Kokou K., Couteron P., Martin A. et Caballé G. (2002) Diversity and distribution of lianas and vines in forest fragments of southern Togo. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 57, 3-18.

Couteron P., Deshayes M. et **Roches C.** (1998) Estimation du taux de couvert ligneux en Afrique semi-aride par décomposition de la réponse spectrale de SPOT HRV XS. Application au nord du Burkina Faso. *Photo-interprétation*, 1, 43-63.

Couteron P. et Serpantié G. (1995) Cartographie d'un couvert végétal soudano-sahélien à partir d'images SPOT XS. Exemple du Nord-Yatenga (Burkina Faso). *Photo-interprétation*, 1, 19-24.

Couteron P., D'aquino P. et Ouedraogo I.M.O. (1992) *Pterocarpus lucens* Lepr. dans la région de Banh (nord-ouest du Burkina Faso, Afrique occidentale). Importance pastorale et état actuel des peuplements. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux*, 45, 179-190.

2.4. Communications à des colloques internationaux (depuis 2001)

Ollier S., Pavoine S. et Couteron P. (2005) Comparing and classifying multi-scale spatial patterns. Special session 8: "spatial statistics at multiple scales" of the Annual meeting of the Ecological Society of America, Montréal, 9 Août 2005.

Couteron P. (2003) Multiscale relationship between tree species diversity and soil water regime in a tropical rain forest in French Guiana. 46ème Symposium de l'International Association for Vegetation Science, Naples, Italie, 8-14 juin 2003.

Thévand A., Fromard F., Proisy C. et Couteron P. (2003) Structural features and dynamics of mangrove forests in the Amazonian coastal region. A case study in the Kaw River estuary, French Guiana, using field measurements and high resolution remote sensing techniques. *In* Proceeding of the Mangrove 2003 conference, 20-24 May, Salvador, Bahia, Brazil.

Couteron P. (2002) Quantifying drought-related dynamics of semi-arid vegetation by Fourier analysis of digital aerial photographs. 45ème Symposium de l'International Association for Vegetation Science, Porto Alegre, Brésil, 3-8 mars 2002.

Couteron P., Lefever R. et Lejeune O. (2001) Balance of positive and negative plant to plant interaction. Where space does matter? 44^{ème} Symposium de l'International Association for Vegetation Science, Freising, RFA, 29 juillet-4 août 2001.

2.5. Mémoires universitaires

Couteron P. (1998) Relations spatiales entre individus et structure d'ensemble dans des peuplements ligneux soudano-sahéliens au nord-ouest du Burkina Faso. Thèse de Doctorat de l'Université Paul Sabatier (Toulouse III), 223 p. (Dir. Prof. H. Puig).

Couteron P. (1992) Réflexion sur des modèles spatialisés pour un espace agricole soudano-sahélien. Mémoire DEA "Structures et dynamiques spatiales", Université d'Avignon, 61 p. (Dir. Pr. F. Auriac).

Couteron P. (1991) Application de deux méthodes d'analyse conjointe de tableaux à des données phénologiques. Mémoire D.U. "Méthodes statistiques des sciences de la nature et de la vie". Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 43 p. (Dir. Pr. Y. Escoufier).

2.6. Rapports d'études

Kokou K., Couteron P., et coll. (2004) Contribution à la réhabilitation du Parc National de la Kéran (République du Togo). ENGREF/MERF-Togo/Université de Lomé, multigr., 58 p.

Couteron P. et coll. (2003) Eléments pour la caractérisation des peuplements ligneux dans l'arrondissement de Moulvoudaye (Province de l'Extrême-Nord du Cameroun). ENGREF/PRASAC/CIRAD, multigr., 34 p.

Bernard C. et Couteron P. (2000) Assessing the land-cover change induced by a settlement front through multi-temporal satellite images. Region of Maraba, State of Para, Brazil. UE (programme TREES), multigr., 34 p.

Couteron P., Peltier R. et coll. (1999) Projet "Energie domestique" : étude préalable à la création de marchés ruraux de bois-énergie dans le cercle de Niono (Mali). ENGREF/Ministère du Développement Rural et de L'Environnement (Mali), multigr., 91 p.

Couteron P., Peltier R. et coll. (1998) Etude sur la Réserve de Faune de Binder-Léré (Tchad). ENGREF/GTZ, multigr., 171 p.

Couteron P. et Kokou K. (1995) Contribution à la connaissance de la végétation du Parc National de la Comoé. ENGREF/MAB-UNESCO/UE, multigr., 34 p.

Bergeret A. et Couteron P. (1995) Quel avenir pour un territoire pastoral au Nord-Yatenga? (Burkina Faso). CNRS (Programme Environnement), multigr., 175 p.

Couteron P. et Kokou K. (1994) Contribution à la connaissance de la végétation du Parc National de Taï, réalisation d'une clé de détermination sur des caractères végétatifs et analyse phyto-écologique d'un type de forêt. ENGREF/MAB-UNESCO, multigr., 48 p.

Couteron P. (1993) Environmental and ecological impact of forest residue harvesting. CIRAD/Malaysian Forestry Department Headquarters, multigr., 46 p.

Couteron P. et Kokou K. (1992) Parc national du « W » (Niger). Typologie et cartographie de la végétation du Parc National et de la réserve de faune de Tamou. ENGREF/MAB-UNESCO, multigr., 98 p.

Couteron P. (1992) Cartographie satellitaire du couvert végétal au Nord-Yatenga (Burkina Faso). CNRS (programme SALT), multigr., 44 p. + 2 cartes au 1/50.000 ème.

Couteron P., Kokou K. et Sabatier, S. (1991) Bénoué (Cameroun). Typologie et cartographie de la végétation du Parc National. ENGREF/MAB-UNESCO, multigr., 71 p.

Couteron P. et Viart M. (1989) Resource evaluation and utilization of logging waste in south-east Asia. Based on three case studies (Sabah, Mindanao, Kalimantan). CTFT/Asean Timber Technology Center, multigr. 140 p.

Couteron P. (1987) Lutter contre l'érosion à la Réunion, première approche du problème. DAF de la Réunion, St Denis, multigr., 32 p.

III Démarche scientifique originale

1. Trajectoire personnelle et développement de la problématique

Je suis un autodidacte de la recherche. Quelqu'un qui a toujours su que là était sa voie, tout en réussissant le tour de force, à vingt ans, de signer pour une carrière d'ingénieur forestier fonctionnaire qui ne pouvait prétendre y mener¹. Mon affectation fin 1987 au département "Foresterie Rurale et Tropicale" du centre de Montpellier de l'ENGREF², sur une fonction "d'enseignant-chercheur" - en soi un petit miracle administratif -, me redonna des perspectives d'activité scientifique. Au cours des années 80, l'ENGREF avait vécu une petite révolution culturelle, et la recherche y avait acquis droit de cité. Mes velléités scientifiques furent donc accueillies avec bienveillance, à condition que je m'invente mon sujet, mes partenariats, mes financements et que je "défende" le temps nécessaire à côté de mes obligations vis à vis de l'enseignement. Vaste programme! Je mis six bonnes années à m'en dépêtrer.

Cette première époque fut mon antécambrien scientifique, ma soupe primitive qui, rétrospectivement, peut faire figure de panade. Comme il se doit, cet âge ingrat n'a laissé que de modestes traces dans les strates peu fossilifères de la littérature grise (cf. rapports techniques, partie II). Tout ne fut pourtant pas négatif. Je découvris les savanes d'Afrique, appris à faire cours (cf. activités d'enseignement, partie V), vécus de belles expériences humaines, rencontrai des personnalités remarquables³, et acquis un savoir-faire de terrain concernant les études de végétation. Relevés floristiques, typologies de groupements végétaux et cartographie de la végétation : le début de mon ontogenèse professionnelle rappelle le soubassement phylogénétique de mon domaine thématique, l'écologie de la végétation terrestre.

Une seconde époque voit ma découverte de l'écriture, en tout cas de celle qui autorise à être publié dans des revues dont l'indice ISI est supérieur à 0,5. Son début (*ca.* - 10 BP ...) suit de peu la mise en place d'un projet de doctorat⁴, au nord-ouest du Burkina Faso, et la définition d'une problématique, résolument structuraliste, basée sur les relations entre le tigré et le tacheté (Figure 3). La thèse n'est pas tombée rôtie pour autant ... Trois éléments techniques s'avèreront déterminants dans ce doctorat : (i) le scanner de bureau qui, à partir de simples photographies aériennes, me permit, avant l'heure, de profiter des avantages de la télédétection à résolution métrique et m'a incité à investir dans l'analyse de texture ; (ii) le logiciel Matlab®, environnement de programmation performant et versatile, grâce auquel j'ai pu appliquer et mettre à ma sauce bien des techniques d'analyse d'image ou de statistiques spatiales ; (iii) la mobylette, véhicule idéal pour parcourir la brousse quand on n'a pas le budget pour louer un Toyota "Land-Cruiser".

Saillante sur le plan scientifique fut ma rencontre (1996), avec René Lefever et Olivier Lejeune du Service de physique-chimie de l'Université Libre de Bruxelles puis, avec Joël

¹ Dans le contexte des années quatre-vingt.

² Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts

³ Sur le plan scientifique, Michel Godron et Claude Millier

⁴ Dirigé à l'U.P.S. Toulouse III par H. Puig

Chadœuf de l'INRA d'Avignon, dans la dernière ligne droite de la thèse (1998). On apprend beaucoup à fréquenter des vrais spécialistes en leurs domaines.

La troisième époque voit la fin de mon isolement institutionnel sur le site montpelliérain. La zone tropicale sèche ne faisant plus guère recette dans le paysage scientifique français, je me rapproche d'une petite équipe IRD travaillant sur les forêts tropicales humides de Guyane. Le changement thématique est un peu sec mais, grâce à la continuité méthodologique autour du traitement des données spatialisées, je ne prends pas l'eau et le grand écart⁵ ne vire pas à la pubalgie. Peu de temps après (2001) l'équipe rejoint l'UMR "botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP) dirigée François Houllier puis par Daniel Barthélémy, en s'insérant plus particulièrement dans l'équipe "Organisation et dynamique des peuplements et des paysages". Depuis, le primate social que je suis apprécie à sa juste valeur le fait de pouvoir explorer son domaine vital scientifique en compagnie d'une petite bande dont les membres ont généralement mieux à faire que de se chercher des poux. Avec Raphaël Pélissier nous nous risquons à étudier l'organisation spatiale de la diversité végétale, et la collaboration avec Daniel Chessel (Université C.B. Lyon 1), en particulier autour de la thèse de Sébastien Ollier, nous permet de le faire sur une base méthodologique riche et saine.

Depuis fin 2004, je suis en Inde, à l'Institut Français de Pondichéry (IFP), une institution sympathique de par le travail en commun de scientifiques français et indiens, et qui fait référence pour l'écologie des forêts tropicales de l'Inde péninsulaire. Pour la première fois, mes fonctions ne concernent que la recherche et incluent l'animation/direction d'une équipe de plus de 15 personnes. Scientifiquement, je ne vois pas de grosse rupture avec la période précédente, grâce à la continuité de mes thèmes de recherche et au fait que l'IFP et AMAP ont décidé de faire du chemin ensemble.

2. Identification d'un champ thématique : l'analyse des structures spatiales dans l'étude de la végétation terrestre

2.1. L'espace dans l'étude de la végétation

Où l'on se penche sur les diverses formes d'intérêt pour l'espace géographique que l'étude de la végétation terrestre (Vegetation Science) manifeste ou a pu manifester au cours de son histoire.

2.1.1. L'espace de la description

L'étude de la variabilité spatiale des caractéristiques de la végétation est un sujet ancien, bien qu'ayant suscité un intérêt variable en fonction des époques et des échelles spatio-temporelles. Ancien, car c'est la constatation des changements de physionomie et de composition floristique le long des gradients géographiques, latitudinaux ou altitudinaux, qui a suscité un effort de description physionomique et écologique comme complément à la prospection botanique. Le premier programme recherche des études de végétation a été, avant tout, la description de ces variations écologiques ou biogéographiques. Au-delà des subtilités

⁵ La faute à la thèse de Nicolas Barbier, je n'ai toujours pas complètement lâché les végétations semi-arides périodiques ...

d'époques et de chapelles, son objectif principal peut être résumé comme étant la caractérisation et l'interprétation, à l'échelle d'un territoire, des variations spatiales de certaines variables, floristiques (la présence ou l'abondance des espèces), structurales (hauteur, densité, biomasse des peuplements) ou bionomiques (groupes fonctionnels, classes phénologiques, etc.). Il faut toutefois noter que cette vision d'une description systématisée de la végétation terrestre, basée sur la mesure ou le codage de variables "de végétation", n'a commencé à s'imposer qu'au tournant des années 70 suite, en particulier, aux contributions de Greig-Smith (1952 *in* 1983) ou Godron et al. (1968).

Les co-variations entre variables de végétation, par exemple entre les abondances des espèces (i.e., phytosociologie) ont été une des premières sources d'intérêt, et ont assez rapidement justifié l'introduction des techniques d'analyses multidimensionnelles (ordination et classification ; Roux et Roux 1967 *in* Estève 1978⁶) dans l'analyse des données de végétation. L'étude de la co-variation entre variables floristiques et variables écologiques (i.e., phyto-écologie) est aussi un élément du programme d'étude de la végétation ; élément qui retrouve une nouvelle jeunesse, à la fin des années 80, grâce à la diffusion massive, dans le champ des études des relations espèces-milieux, des techniques d'analyse multidimensionnelles "à deux-tableaux" (Sabatier et al. 1989) encore dénommées "*direct gradient analysis*". La perspective de ces approches reste le plus souvent celle de l'interprétation *a posteriori* : quel "facteur" serait susceptible de rendre compte (*nec* "d'expliquer") des variations de végétation constatées et, en particulier, des variations (ou des co-variations) de l'abondance des espèces ? La prédiction des variables de végétation sur la base des variables de milieu (ou l'inverse !) est, bien sûr, tout à fait concevable (Ter Braak 1995 *in* Jongman et al. 1995 ; Guisan et al. 2002) mais sa mise en œuvre dans un cadre statistique rigoureux s'avère beaucoup plus exigeante concernant la distribution dans l'espace et le nombre des sites d'observation de terrain.

2.1.2. L'espace de l'échantillonnage

De fait, les notions relevant de l'échantillonnage spatialisé (Thompson 2002) sont – ou devraient être –, centrales dans les études de la végétation. Comme il n'est guère possible d'aller partout, l'analyse de la végétation ou de ses relations avec le milieu se fonde sur un ensemble de sites de référence (relevés, parcelles, "*plots*", etc.) dont les caractéristiques (formes, surfaces) et la distribution dans l'espace se devraient, idéalement, d'être raisonnées en fonction des objectifs scientifiques, des caractéristiques du territoire ou des variables de végétation étudiées. Ce n'est malheureusement pas encore si fréquent, et, bien souvent, les contraintes logistiques sont prépondérantes dans la configuration des dispositifs d'observations. Ceux-ci assurent donc une couverture bien peu homogène du territoire prétendument objet d'étude ; ou, à l'extrême, se limitent à un site d'étude unique (e.g., typiquement la parcelle permanente de 10 à 50 ha ...), objet d'investigations inlassables et détaillées, mais dont la représentativité est par nature mal définie.

En zone tropicale, l'étude de la végétation a souvent oscillé entre deux pôles extrêmes : celui de la prospection botanique, qui se satisfait assez bien d'une "*random walk*", dès lors qu'elle fournit suffisamment de matériel végétal intéressant, et le "rouleau compresseur" de l'inventaire forestier, qui se donne les moyens d'assurer un plan d'échantillonnage rigoureux, tout en étant peu enclin à réaliser des descriptions botaniques (et même écologiques) de qualité. En Guyane, ces deux pôles ont coexisté de façon strictement disjointe jusqu'à une date

⁶ J'utiliserai cette forme de citation pour ne pas excessivement rallonger la liste des références tout en rendant hommage à quelques travaux pionniers.

relativement récente (disons la fin des années 80). L'étude de la végétation y est donc une discipline neuve (!). C'est l'exemple extrême du fait que, dans de vastes régions de la zone inter-tropicale humide, l'objectif descriptif initial, pour suranné qu'il puisse paraître aux institutions de recherche des pays développés (tous situés en zone tempérée), n'a pas été mené et n'a pas fourni le soubassement nécessaire à d'autres programmes. C'est une contrainte, mais c'est aussi l'opportunité de le penser en employant résolument des outils performants et modernes, avec l'ambition d'aller d'emblée au-delà de la seule phase descriptive. Nous y reviendrons à la partie IV.

En complément des données de terrain s'est répandu l'usage des photographies aériennes (années 50) puis celui des images satellitales, qui permettent d'accéder à des variables physiques simples, comme la réflectance de certains canaux du spectre visible ou infra-rouge (capteurs passifs), ou comme les caractéristiques de la partie réfléchie d'un signal actif, de type impulsion laser ou onde radar (Polidori et al. 2004). Ces variables sont souvent susceptibles d'être corrélées avec des caractéristiques complexes de la végétation (structure ou fonctionnement), mais de façon généralement peu stable dans l'espace et dans le temps, ce qui demande donc des procédures de validation/calibration spécifiques dès que l'on change de conditions écologiques (e.g. couleur de la surface du sol) ou de grands types de végétation. La télédétection, sous ses multiples formes, a été, est, et sera de plus en plus un auxiliaire précieux pour l'étude de la végétation, mais la question de la qualité de l'échantillonnage des sites de terrain servant à la calibration restera forcément importante.

2.1.3. L'espace du changement temporel

L'étude du changement temporel de la végétation et des communautés végétales a "co-évolué" avec celle de leurs variations dans l'espace. Les premières formalisations d'une vision dynamique des communautés végétales (notions de succession, Cléments 1936), ou de la structure forestière (Oldeman 1990), n'ont pu se faire qu'en observant des sites, dispersés dans l'espace, et présentant différents stades du même phénomène, comme substituts synchroniques d'une chrono-séquence, qu'il aurait été trop long de prétendre documenter en un même lieu. Un premier aboutissement de la notion de succession sera, au demeurant, la caractérisation de communautés végétales par le schéma d'occurrence spatio-temporelle (*shifting mosaic*) de leurs différents stades successionnels (Watt 1947 in Van der Maarel 1996). Dès lors, l'étude de la structure spatiale de la mosaïque et, si possible, de ses évolutions dans le temps, devient un élément important de la caractérisation de la dynamique de la végétation. C'est cette constatation qui va motiver l'introduction des premières analyses quantitatives de structures spatiales dans le domaine de l'étude de la végétation (Greig-Smith 1952 in 1983) ; puis, à son tour, générer des études (*patterns within plant community*) dont l'objectif se vaudra plus subtil que la seule identification des éléments de la *shifting-mosaic*. Le postulat sous-jacent est qu'une analyse de structure spatiale bien menée peut éclairer indirectement sur des processus dynamiques, comme les interactions entre individus, agissant à l'intérieur d'une communauté. Ceci peut s'avérer utile en présence de processus se déroulant à l'échelle des décennies ou des siècles, et face à des peuplements végétaux dont l'histoire n'est pas documentée.

2.1.4. Mosaïque spatiale et interactions

Les théories écosystémiques des années 70 avaient mis l'accent sur les interactions fonctionnelles entre les éléments de systèmes écologiques (e.g. Odum 1983), aux limites et aux caractéristiques spatiales souvent mal définies. Le programme scientifique correspondant privilégia, fort logiquement, la sophistication des observations et des mesures en un même lieu par rapport à leur réplication dans l'espace. A l'entrée des années 80 s'amplifie un courant de pensée revisitant l'hétérogénéité spatiale dans une perspective systémique : l'espace est non seulement vu comme une mosaïque d'écosystèmes – ce n'est pas nouveau ! -, mais les interactions entre ces derniers sont, de plus, considérées comme fondamentales pour la compréhension des processus fonctionnels ou dynamiques (cf. § 2.1.5.), susceptibles d'affecter les écosystèmes-constituants comme la mosaïque d'ensemble. Celle-ci se voit donc reconnaître des propriétés émergentes, non réductibles à celles de ses éléments constitutifs, et devient objet d'étude : selon une causalité circulaire classique, la structure de la mosaïque contraint les processus qui sont susceptibles de la modifier en retour. Cette constatation relance l'intérêt pour les travaux méthodologiques dans le domaine de la caractérisation et de l'analyse des structures spatiales, et, notamment, de leurs interactions avec des processus fonctionnels ou dynamiques⁷.

Les écrits fondateurs de ce courant de pensée (Zonneneveld 1979 ; Forman et Godron 1986) abordèrent en priorité des mosaïques d'échelle kilométrique, et proposèrent le terme "d'écologie du paysage" (*Landscape ecology*⁸), dénomination qui, en français tout au moins, suscite de fréquentes incompréhensions. "*Ecology of land mosaics*"⁹ aurait peut-être été moins ambiguë, car l'échelle kilométrique ne s'impose que dans une perspective résolument anthropocentrique¹⁰. Il n'empêche que l'écologie des paysages est, potentiellement, le cadre approprié pour la prise en compte des influences humaines sur la végétation. Par exemple, il est largement reconnu (Forman 1995) que l'impact du défrichement sur les êtres vivants dépend largement de la structure spatiale des zones défrichées et non de leur seule extension spatiale. Dans des paysages fortement cultivés, le maintien de la connexité de la végétation spontanée, sous la forme d'un réseau de haies bocagères, est aussi un facteur important de conservation de la biodiversité (*ibid.*), même si l'emprise spatiale de ces haies reste faible.

2.1.5. L'espace des processus dynamiques

Le fait que les organismes naturels n'interagissent qu'avec leur environnement "proche" rend l'espace "influent" sur les processus écologiques et, entre autres, sur ceux qui remodelent sans cesse le couvert végétal. Cette évidence, souvent survolée par le passé du fait des "complications" qu'elle est susceptible d'entraîner dans les analyses comme dans les modèles, commence à susciter un intérêt accru à partir des années 90 (Kareiva 1994 ; Tilman et Kareiva 1997). Essayons d'illustrer notre propos sur la base de deux types particuliers de processus, fréquemment pertinents pour comprendre le fonctionnement ou la dynamique de la végétation, à savoir la dynamique des ressources potentiellement limitantes (e.g. l'eau, la

⁷ : "*Structures must be identified and quantified in meaningful ways before the interactions between patterns and ecological processes can be understood*". Turner M.G. (1989)

⁸ Terme crédité au géographe allemand C. Troll in Forman et Godron (1986)

⁹ Le second livre de R.T.T. Forman (1995) est d'ailleurs intitulé "*Land Mosaics*".

¹⁰ Il existe d'excellentes études traitant de l'influence de la structure du "paysage" (vue à l'échelle métrique) sur les insectes.

lumière, les nutriments), et la diffusion spatiale des diaspores (graines, fruits, etc.). Les diverses influences exercées par un individu particulier sur les ressources (et donc sur les autres individus) sont le plus souvent décroissantes avec la distance à partir de celui-ci et, du fait de sa taille finie, deviennent insignifiantes au-delà d'une certaine "portée". De son côté, la dispersion des diaspores, assurant le renouvellement et la propagation des espèces végétales, obéit aussi à des logiques de portée, dont résultent des vitesses de diffusion souvent différentes entre les espèces. Ce faisant, pour la végétation comme pour une espèce végétale particulière, la colonisation de l'espace potentiellement favorable peut nécessiter un délai considérable. Comme les phénomènes de portée ou de diffusion limitée sont susceptibles d'être modifiés ou amplifiés par l'hétérogénéité spatiale qui est, elle-même, une résultante plus ou moins directe de la dynamique de la végétation, on voit que les conditions sont réunies pour que puissent apparaître des dynamiques complexes.

Jusque là, rien d'étranger à l'expérience de terrain et au sens commun. Par contre, l'exploration des conséquences dynamiques de ces quelques faits, très généraux, ne peut se satisfaire du seul bon sens et appelle à des travaux de modélisation, dont certaines conclusions se sont révélées contre-intuitives. Il ne s'agit pas, ici, de dresser un tableau général du foisonnement de modèles spatialisés produits au cours des quinze dernières années dans le domaine de l'écologie de la végétation. Essayons plutôt d'identifier quelques grands types de phénomènes dont la modélisation, dans le cadre des systèmes non-linéaires spatialisés (Murray 1993), a permis la prise de conscience ou la démonstration :

- les aléas de l'extinction locale et de la re-colonisation font que la distribution spatiale d'une espèce, à un instant donné, est souvent fragmentée en méta-populations (Hanski 1994), et peut être nettement plus restreinte que celle des conditions écologiques qui lui sont potentiellement favorables ;
- une limite abrupte de végétation peut apparaître le long d'un gradient écologique (Wilson et Nisbet 1997) ;
- des structures spatiales ou spatio-temporelles de grande ampleur peuvent résulter des seules interactions à courte distance entre de multiples individus végétaux (Lefever et al. 1999) ;
- d'autres structures, souvent spatio-temporelles, peuvent être la conséquence d'interactions entre une espèce végétale et un prédateur phytophage (e.g Ludwig et al. 1979 in Murray 1993), ou entre deux types d'espèces végétales (Crawley et May 1987).

Ces structures ou ces phénomènes sont susceptibles de concerner la répartition de la phytomasse, comme la distribution de certaines espèces ou de certains assemblages d'espèces, et donc, de contribuer à l'hétérogénéité du milieu, tel qu'il est "perçu" par une espèce particulière (la distribution spatiale de la forêt est une contrainte pour une espèce herbacée de plein découvert). La boucle est donc bouclée : des macro-structures peuvent émerger de la seule dynamique "locale" de la végétation pour devenir, en interaction ou non avec des variables exogènes, un facteur influençant ou contraignant cette même dynamique. Un autre élément est que ces structures étant susceptibles d'être stables et de s'enraciner dans le temps long (Wilson et Agnew 1992), l'ajustement des variables de végétation aux variables écologiques externes peut être longuement différé. A l'inverse, des changements a priori modestes de certaines de ces variables écologiques sont parfois à même de déclencher un changement brutal de végétation (*catastrophic shift* ; Scheffer et Carpenter 2003)¹¹.

¹¹ C'est d'ailleurs plus une conséquence de la dynamique non linéaire (états stables multiples et hystérésis) que de la prise en compte explicite de l'espace.

2.1.6. L'espace des structures héritées et du déséquilibre

La dernière constatation du point précédent appelle à revisiter la "chorologie", étude de la distribution spatiale des espèces, qui pourtant ne date pas d'hier. L'élément nouveau est la démonstration, à l'échelle régionale, du fait que les limites de certains grands types de végétation sont parfois en discordance notable avec le climat actuel (voir, par exemple, l'inexorable mais très lente reconquête des forêts tropicales sur les savanes, suite à leur régression au cours de l'holocène récent ; Servant et al. 1993). Il est donc permis de penser, en particulier dans le cas des forêts tropicales humides, que de nombreuses espèces végétales ont sans doute une aire de répartition largement marquée par l'interaction entre les variations passées du climat et les contraintes de la dispersion limitée des diaspores. Du fait de celles-ci, la végétation – ou certaines variables de végétation –, peuvent être condamnées à suivre avec un long retard les fluctuations du climat sans jamais vraiment parvenir à un ré-équilibre (Sprugel 1991 ; McGlone 1996). Les structures spatiales héritées, soit des "*frozen accidents*" (Gell-Mann 1994), peuvent donc déterminer une structure auto-corrélée des variables de végétation, à même de brouiller l'analyse des corrélations entre ces dernières comme celle de leurs relations avec les variables environnementales. C'est maintenant un fait qui ne peut plus être ignoré (Legendre 1993 ; Keitt et al. 2002) et qui, pour être pris en compte de façon satisfaisante, appelle à des efforts méthodologiques conséquents.

2.1.7. Conclusion : l'espace (re-)découvert

Aux débuts de l'histoire des études de végétation, l'espace n'est qu'un cadre, qu'il convient de remplir au travers de la cartographie d'une typologie jugée pertinente "d'associations" ou de "groupements" d'espèces. Ensuite, l'espace devint la scène des relations espèces-milieus et des processus successionnels, ce qui généra une vision plus riche des thèmes cartographiques au travers des "*séries de végétation*". Il faudra attendre les deux dernières décennies pour que l'idée d'une synergie entre hétérogénéité spatiale, telle que représentée par la "carte", et processus dynamiques, transformant la carte, s'impose pleinement, faisant de l'espace un *facteur écologique* à part entière. Les enjeux de cette (re-)découverte de l'espace, qui va bien au-delà de l'étude de la végétation terrestre, sont clairement exprimés par Levin (1992) qui place les notions de structure (*pattern*) et d'échelle (*scale*) au centre de l'écologie théorique. L'ouvrage collectif dirigé par Tilman et Kareiva (1997), principalement consacré aux modèles théoriques, se veut fondateur d'une réflexion concernant la mise en place d'une écologie "spatiale" ou plutôt spatialement explicite, et des principaux questionnements qu'elle implique.

En ce qui concerne la végétation terrestre, comme sans doute bien d'autres thématiques, ce programme ne peut prétendre se développer qu'à la condition d'associer étroitement échantillonnage de grande ampleur, modélisation spatialement explicite de processus-clés, et usage de techniques statistiques appropriées pour la détection des principales échelles de variabilité et la confrontation avec les prédictions des modèles.

2.2. Statistiques spatiales appliquées à l'étude de la végétation

Où l'on se demande pourquoi faire des calculs là où d'autres se contenteraient d'observer, et où l'on évoque brièvement la façon dont le réflexe calculatoire a progressivement envahi le champ des études de végétation.

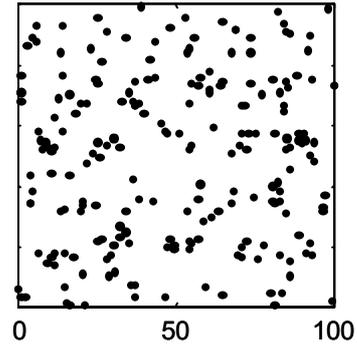
2.2.1. Quand l'œil doute, se trompe ou ... abdique !

Pourquoi faire des analyses quantitatives de structures spatiales? Après tout, le cortex visuel des mammifères, et de l'homme en particulier, a été longuement sélectionné pour traiter efficacement les images du monde réel fournies par le système rétinien. Certains suggèrent même que l'œil humain s'acquitterait de cette tâche d'une façon très proche de ce que fait un système d'analyse d'image basé sur la transformée de Fourier ou sur des transformées apparentées, comme celle de Gabor (Daugman 1988 ; Clausi et Huang Deng 2003). Pourtant, il y a manifestement de nombreux cas où des statistiques spatiales, relativement simples, peuvent largement augmenter la pertinence de l'analyse visuelle intuitive, souvent prise en défaut dès lors qu'il s'agit de percevoir une structure suffisamment bruitée (Figure 1-a), de classer de façon cohérente un très grand nombre de structures ou de caractériser les variations progressives d'une structure dans l'espace. La plus-value apportée par l'analyse quantitative dépend fondamentalement des caractéristiques des informations spatialisées considérées et des objectifs que l'on prétend atteindre : comparer les distributions spatiales de deux variables quantitatives est déjà difficile (Figure 1-b) mais ce serait encore pire si les points d'échantillonnages étaient distribués dans l'espace de façon très irrégulière. Statuer sur les relations spatiales entre deux variables (Figure 1-c) est souvent plus difficile, même le long d'un simple transect (ce serait encore plus dur à deux dimensions sur des points d'échantillonnage différents). Sur ces exemples, l'analyse quantitative se tire plutôt bien d'affaire (Figure 2), au prix d'une certaine complexité des résultats, complexité incontournable lorsqu'il s'agit des relations spatiales entre deux variables (Figure 2-c).

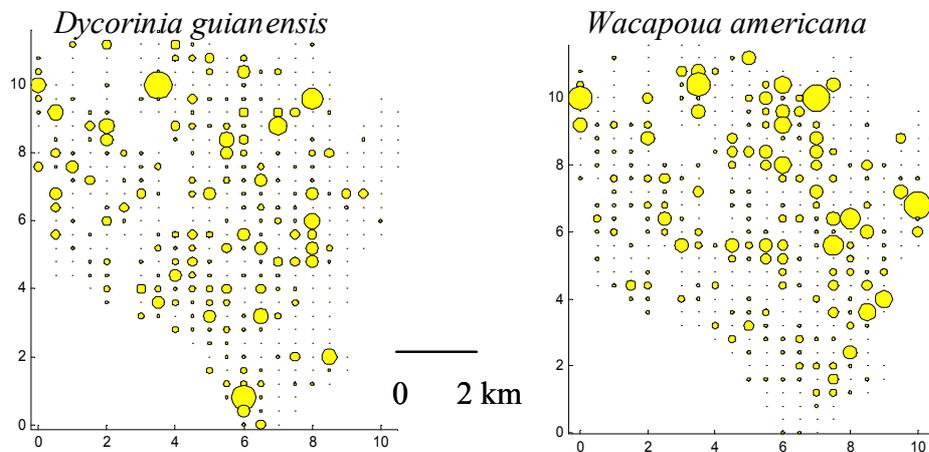
On pourrait multiplier de tels exemples à l'infini, mais la constatation pratique suivante démontre, pour moi, l'insuffisance de l'approche visuelle. Les photographies aériennes sont largement disponibles depuis plus de 50 ans, en zone tempérée comme en zone tropicale. Leur interprétation visuelle a été couramment utilisée pour la caractérisation et la cartographie des paysages ou des types de forêts tempérées, qui se présentent souvent sous la forme de mosaïques relativement contrastées, du fait de la gestion forestière et de la dominance ou de la co-dominance d'un nombre limité d'espèces. Par contre, en foresterie tropicale, l'utilisation par interprétation visuelle des photos est restée très limitée et s'est cantonnée à des discriminations relativement simples (savane vs. forêt ou forêt décidue vs. forêts sempervirentes ; voir aussi Polidori et al. 2003 pour un récapitulatif), sans grande contribution au suivi diachronique du couvert végétal semi-aride ou à l'étude de la structure des forêts tropicales sempervirentes. A l'inverse, l'introduction des techniques quantitatives d'analyse d'images (Couteron 2002 ; De Wasseige et Defourny 2002 ; Asner et Warner 2003 ; Arès et al. 2003 ; Couteron, Péliissier et al. 2005) a immédiatement permis des avancées sur ces thèmes.

Figure 1 : Devinettes Solutions à la Fig.2

A) La carte de points à droite à été simulée à partir d'une structure géométrique remarquable bruitée. **Quelle est-elle?**



B) Les deux cartes ci-dessous présentent les abondances de deux espèces importantes dans la forêt de Counami, en Guyane (le rayon du cercle est proportionnel au nombre d'individus). **Laquelle des deux espèces présente l'autocorrélation spatiale à plus longue portée ?**



C) Le long du transect ci-dessous (brousse tachetée, Niger) le couvert végétal a été estimé sur le terrain (courbe rouge) ainsi que la réflectance panchromatique sur photo aérienne (courbe bleue). Les deux variables sont recodées entre 0 et 255. **Que dire de la relation spatiale entre ces variables ?**

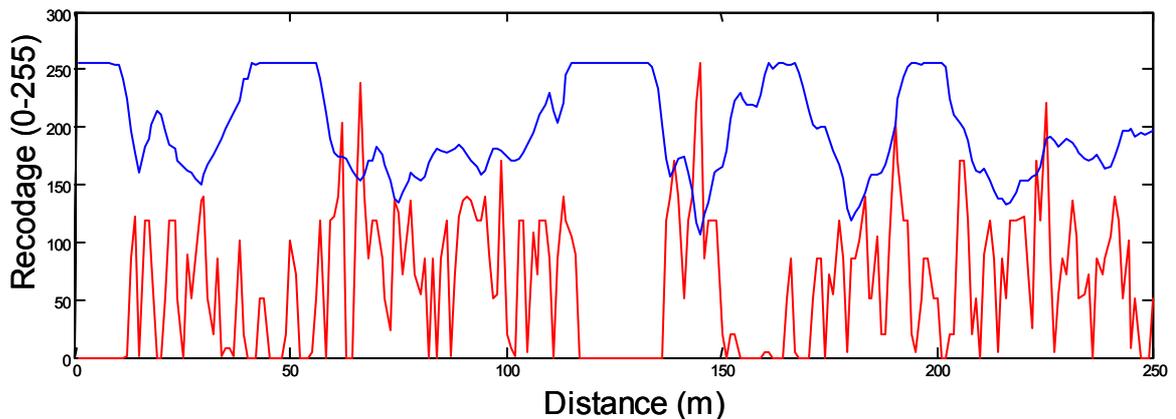
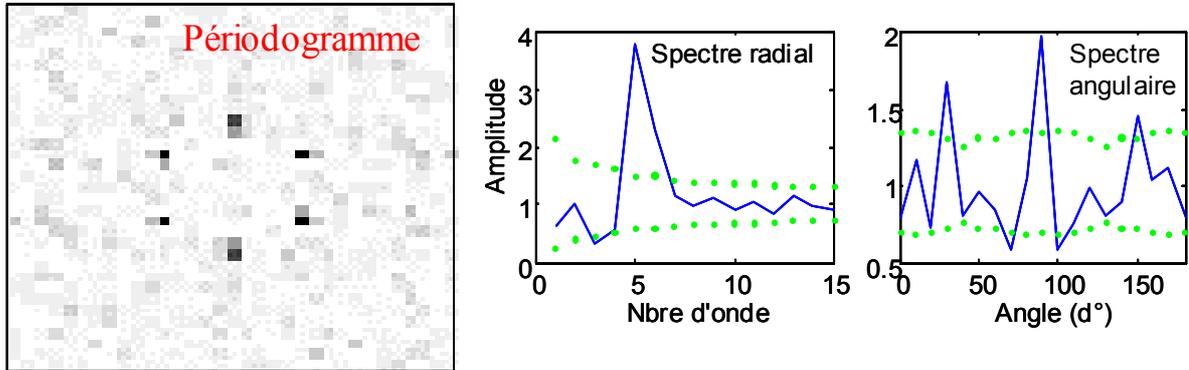
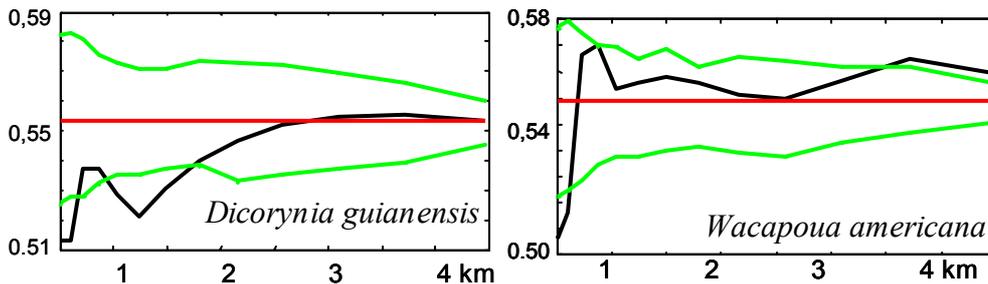


Figure 2 : Solutions des jeux

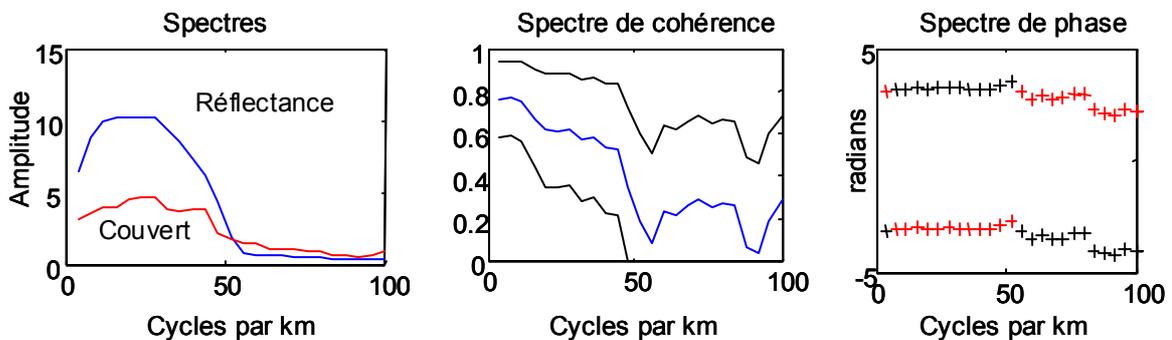
A) **Structure cachée** : le périodogramme de Fourier (gauche) révèle de façon on ne peut plus explicite que la carte de points bruitée est construite à partir d'un hexagone régulier. Le spectre radial montre que la structure se répète 5 fois dans chaque direction.



B) **Espèces guyanaises** : le variogramme de *Dicorynia* présente plusieurs points en dessous de l'enveloppe inférieure de l'intervalle de confiance suggérant une autocorrélation significative jusqu'à 1,5 km environ. Celui de *Wacapoua* rentre dans l'intervalle bien avant 1 km ; il présente donc une autocorrélation de portée plus courte.



C) **Deux variables sur un transect** : (Les traitements suivent Diggle 2000.) Les périodogrammes des deux variables montrent une dominance pour la même plage de fréquences spatiales (10-30/km), même si celle-ci est bien plus nette pour la réflectance. Jusqu'à la fréquence de 40-50/km les valeurs du spectre de cohérence sont significatives et la pente du spectre de phase quasiment nulle. Rien n'interdit donc de considérer ces deux variables comme décrivant la même structure, celle de la brousse tachetée échantillonnée par le transect.



2.2.2. Nature des données spatialisées

On se focalisera sur les données les plus couramment utilisées en ce qui concerne l'étude de la végétation terrestre. Les variables enregistrées peuvent être qualitatives (nominales), semi-quantitatives ou quantitatives, et traiter de la composition floristique (abondance des espèces), de la structure des peuplements végétaux (densité des individus, couvert, hauteur moyenne, etc.) ou du contexte écologique (altitude, type de sol, pluviométrie, etc.). Les indices de diversité (Pielou 1969 *in* Magurran 1988) sont une façon, parmi d'autres, de synthétiser et de simplifier les données floristiques pour caractériser la végétation. Les variables physiques provenant des documents de télédétection permettent souvent, moyennant des opérations de validation ou de calibration au contexte local, d'obtenir des informations spatialisées sur la végétation comme sur le contexte écologique.

En écologie de la végétation, les logiques d'échantillonnage spatial sont très variées (cf. plus haut). Une vision un peu générale de la structure des données résultantes est néanmoins possible, même s'il n'est pas question d'englober tous les cas particuliers. Ainsi, on peut voir les données spatialisées utilisées en écologie comme résultant de l'échantillonnage d'une certaine *zone d'étude*, sur la base d'*unités primaires* d'échantillonnage (U.P.; relevés ou parcelles de terrain, transects de terrain ou aéroportés, images numériques de télédétection), à l'intérieur desquelles sont enregistrées les variables prises en compte (cf. ci-dessus). Chaque enregistrement d'un ensemble de variables constitue une *unité d'observation* (U.O.) qui peut, parfois, être équivalente à l'U.P., mais aussi correspondre à un deuxième niveau d'échantillonnage à l'intérieur des U.P., par exemple au travers de quadrats de terrain ou de pixels numériques, soit des *unités secondaires* (U.S.). Ces U.S. peuvent être jointives et réaliser une partition des U.P. ou, au contraire, réaliser un deuxième niveau d'échantillonnage. Il existe, bien sûr, des exemples de dispositifs plus complexes, avec des unités tertiaires à l'intérieur des U.S. C'est néanmoins relativement rare. Dans certains cas, les U.O. correspondent aux individus végétaux eux-mêmes, et, lorsque ceux-ci font l'objet d'une cartographie à l'intérieur des U.P., on pourra parler de "cartes de points" (Diggle 1983), éventuellement "marquées" lorsque des variables (quantitatives ou qualitatives) sont attachées aux individus. Comme les cartographies d'individus constituent un investissement important, de nombreuses études de ce type ne se basent que sur un nombre très limité d'U.P., voire sur une seule (prise de fait comme zone d'étude). Un autre type de données ponctuelles est celui des "occurrences spécifiques", correspondant à des enregistrements d'espèces (ou de taxons) localisés dans l'espace mais sans relation avec une unité (U.P.) de relevé. Typiquement, ce type de données peut provenir de compilations de catalogues d'herbiers (e.g., Ramesh et Pascal 1997).

2.2.3. Echelle

C'est un terme devenu particulièrement usité, bien que recouvrant des acceptions sensiblement variées. En écologie du paysage (Turner et al. 2001), un certain consensus s'est dégagé autour d'une vision de l'échelle d'une étude (ou d'une analyse) correspondant au binôme (extension, résolution). L'extension renvoie aux dimensions de la zone d'étude alors que la résolution est définie par celles (encore appelées "grain") de l'unité d'enregistrement des variables de végétation (i.e. l'U.O.). Cette définition est particulièrement naturelle pour les données issues de la télédétection, puisqu'elle s'applique directement au binôme (image, pixel). Elle l'est aussi pour tout autre type de données, dès lors que les unités d'observation assurent une

partition complète et régulière de la zone d'étude (i.e. un *lattice*¹²). Dans le cas d'unités d'échantillonnage dispersées, et n'assurant plus une partition de l'espace, Legendre et Legendre (1998 p.708) suggèrent de prendre le trinôme (extension, grain, intervalle minimal entre U.O.) comme définissant l'échelle, proposition qui paraît raisonnable.

Le discours sur la notion d'échelle d'une étude est, de fait, inséparable de celui sur les dispositifs d'échantillonnage et, pour être complet, de celui sur les analyses quantitatives de données spatialisées. A partir d'un *lattice* (ou d'un ensemble de *lattices*), il est très facile et d'usage courant, de dégrader la résolution par agrégation de quadrats adjacents, pour réaliser des analyses "multi-échelles" (de fait multi-résolutions) à l'intérieur d'une zone d'étude. Cet exemple fait naturellement le lien avec la théorie des ondelettes (Burrus et al. 1998), qui dénomme "échelles" les différents facteurs de dilatation de l'ondelette-mère. Ceci paraît assez cohérent puisque ce facteur détermine la résolution spatiale (donc l'échelle) de "l'image de texture" (notion de "transformée texturale" ; Haralick 1979) produite au travers de la convolution de l'ondelette-mère avec le signal.

Néanmoins, dans la littérature récente, le terme "échelles" est fréquemment employé en référence à d'autres analyses spatialisées (dont la plupart sera évoqué au paragraphe suivant, § 2.2.4.). Cet usage est plus ou moins cohérent avec les définitions précédentes selon la nature des méthodes d'analyse considérées. Nous serons directement confrontés à ce problème à la partie IV (§ 2.3.3.).

2.2.4. Historique et variété des analyses spatialisées pour l'étude de la végétation

L'analyse spatiale fait son entrée dans les études de végétation grâce à Greig-Smith (1952 *in* 1983) dans le cadre de préoccupations nouvelles pour l'époque (étude des *patterns within communities*). La méthode, inspirée de l'analyse de variance hiérarchique, pose de très fortes contraintes sur les données, qui se doivent de provenir d'une grille de quadrats jointifs dont le nombre est une puissance de deux (système dyadique). Aussi Hill (1973) propose la méthode des *two term local variances* (TTLV), qui peut s'appliquer à toute grille de quadrats jointifs, quelle que soit sa dimension, et peut être formalisée à partir de la plus vieille des ondelettes, celle de Haar¹³ (Ollier et al. 2003). On peut noter d'autres usages de grilles de quadrats jointifs (voir Chessel (1978) pour une discussion assez large, ou Dale (2000) pour une perspective clairement muséographique). En parallèle, l'usage du variogramme (Matheron 1973 *in* Wackernagel 1998), susceptible d'être appliqué à des types d'échantillonnage beaucoup plus diversifiés, est aussi introduit dans certaines études de foresterie, mais plus rarement de végétation. Indépendamment, les analyses de cartes de points (e.g. distributions d'arbres) se sont développées (Ripley 1977 ; Diggle 1983), pour devenir d'usage courant vers la fin des années 90.

La préoccupation des concepteurs de ces méthodes a d'abord été de statuer sur la nature de la distribution spatiale (étudiée *via* des quadrats ou des cartes d'individus) d'une espèce unique, aux travers des écarts (agrégation vs. régularité) par rapport à une hypothèse nulle qui est le

¹² Terme fréquemment utilisé dans la littérature consacrée à l'analyse des données spatialisées (de l'ancien français *lattis*)

¹³ L'analyse de Greig-Smith peut aussi être mise en relation avec cette dernière, comme dérivant d'une transformée discrète en ondelettes, alors que celle de Hill dérive d'une transformée continue. Voir Misiti et al. (1996) pour la définition des deux types de transformée.

processus spatial de Poisson ("*distribution spatiale complètement aléatoire*"). Chacune des méthodes précédentes a cependant donné le jour à une variante permettant l'analyse des relations spatiales entre deux espèces (par exemple, au travers de la répartition de leurs individus respectifs). L'hypothèse nulle *d'indépendance* entre les deux distributions spécifiques est, par contre, fondamentalement différente, et ne concerne en rien la nature des répartitions spatiales des espèces prises séparément (Diggle 1983) mais seulement la nature de leurs relations dans l'espace.

Il faut ici noter le hiatus existant entre l'objectif des études d'assemblages multi-spécifiques, qui visent à caractériser les co-fluctuations (ou les co-occurrences) entre les effectifs d'un très grand nombre d'espèces (en recourant, notamment aux ordinations multi-variables), et, d'autre part, le cadre méthodologique précédent qui ne fournit une analyse spatialement explicite qu'au niveau de couples d'espèces. Un schéma d'analyse multi-variables, spatialement explicite a pourtant été proposé, il y a près de 35 ans, par Noy-Meir et Anderson (1971). Basé sur la méthode de Greig-Smith, cet article remarquable définit d'emblée les objectifs de l'ordination multi-échelles (*multiscale ordination* ; MSO). Il sera prolongé par une généralisation multi-variables des TTLV de Hill (Ver-Hoeff et Glenn-Lewin 1989), sans pour autant que l'usage de la MSO ne se répande vraiment. Un autre point d'entrée est l'ordination / classification des assemblages d'espèces sous contraintes spatiales (e.g. Lebart 1969 in Lebart et al. 1995 ; Monestiez 1978 ; Méot et al. 1993) ; si bien que le thème des analyses multi-variables spatialement explicites reste, à l'heure actuelle, à la fois très ouvert d'un point de vue méthodologique et encore peu intégré dans les pratiques courantes de traitement des données de végétation. Comme il s'agit d'un des thèmes importants de mes travaux, actuels et futurs, nous aurons l'occasion d'y revenir.

3. Une expérience d'écologie spatiale : les végétations contrastées semi-arides

C'est à l'extrémité nord-ouest du Burkina Faso (Yatenga) que j'ai pu entreprendre et conduire mon premier "chantier" scientifique cohérent, qui déboucha, entre autres, sur une thèse de doctorat (Couteron 1998)¹⁴. Cette région relève de la bande climatique soudano-sahélienne caractérisée par des précipitations moyennes de 400 à 700 mm/an, qui s'étend des rivages du Sénégal jusqu'aux contreforts éthiopiens (Couteron 1998). Les faciès de végétation correspondant à cette fourchette pluviométrique présentent souvent, pour une large gamme d'échelles spatiales, une imbrication constante entre sol nu et végétation relativement dense, déterminant un aspect en mosaïques fortement contrastées. Parmi celles-ci, on relève assez fréquemment des faciès présentant une organisation spatiale périodique, soit des physionomies végétales, non seulement striées et relativement célèbres (brousses tigrées), mais aussi tachetées et beaucoup moins connues (Figure 3). De par le monde, ces végétations périodiques constituent des systèmes à grande extension spatiale, en Afrique (occidentale et orientale), en Australie et au Mexique (Tongway et al. 2001). Ceci permet de les voir comme un élément important de la transition entre savanes tropicales et déserts, soit un espace sensible dans la perspective du changement climatique global.

¹⁴ Ces travaux bénéficièrent de l'appui du Programme Environnement du CNRS, et ont été menés dans le cadre du programme "Savanes A Long Terme" (SALT; CNRS-IRD), en collaboration avec les équipes de l'IRD opérant sur le site de Bidi.

Figure 3 : Exemples de structures contrastées périodiques semi-arides (photos basse altitude)



Photo N. Barbier

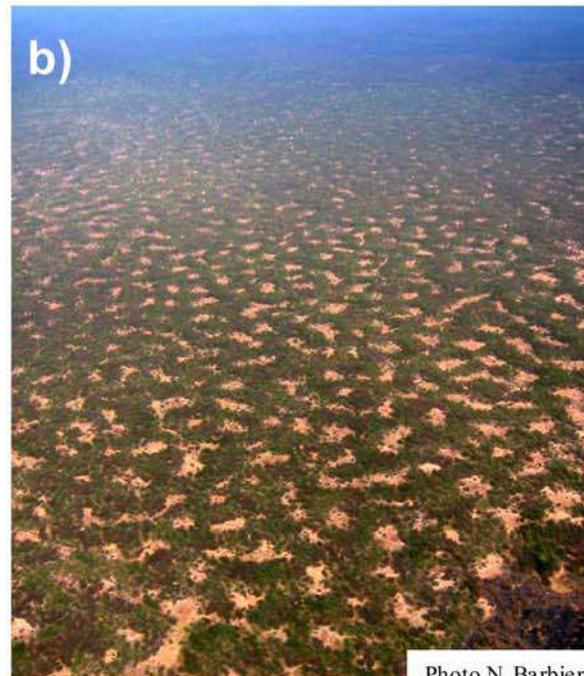
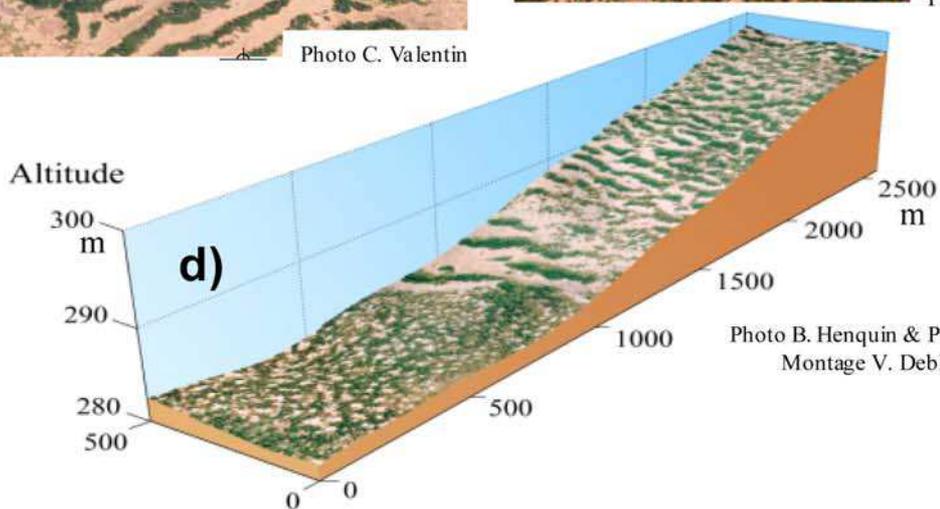


Photo N. Barbier



Photo C. Valentin



a) et b) Systèmes périodiques "tachedés" sur plateaux latéritiques dans le parc du "W" (sud-ouest du Niger). La longueur d'onde est d'environ 45 m. **c)** Système "tigré" à proximité de Niamey (Niger), avec longueur d'onde de 70 m. **d)** Coupe illustrant l'effet de la topographie (les photos ont été ajustées au modèle numérique de terrain) : le système en bandes est observé en présence d'une pente régulière (0,9%) et le système à taches en l'absence de pente cohérente ; les longueurs d'onde sont de 60 et 40 m, respectivement (Yatenga, Burkina Faso).

Mon intérêt pour les végétations périodiques a impliqué, tout à la fois, de formuler un questionnement théorique, relatif à leur genèse et à leur persistance, de l'explorer avec des modélisateurs spécialisés dans les phénomènes de morphogenèse, et d'entreprendre différentes adaptations méthodologiques pour analyser les données spatialisées (télédétection comme terrain) permettant d'aborder cette problématique.

3.1. Le questionnement théorique

Les mosaïques végétales contrastées des régions arides ou semi-arides obligent à concevoir la dynamique de la végétation dans un cadre plus large que la seule théorie classique des successions végétales. Née de l'observation des biomes forestiers, celle-ci postule, entre autres, que la végétation tend à s'uniformiser en l'absence de perturbations récurrentes et drastiques (Clements 1936). La persistance dans le temps des sols nus – certaines mosaïques contrastées sont restées pratiquement inchangées durant au moins 50 ans (Couteron 2002) – appelle d'autres explications. En contexte semi-aride, un premier élément de réponse provient de l'effet favorable qu'exerce la végétation sur sa propre régénération (rétroaction positive) et qui peut déterminer une bifurcation (*switch*) menant à la juxtaposition de taches de végétation dense et de sols nus, fut-ce en présence de conditions de substrat homogènes (Wilson et Agnew 1992).

Ce schéma explicatif ne peut cependant suffire à garantir la stabilité dans le temps d'une structure contrastée, et, encore moins, l'émergence des structures périodiques observées sur le terrain. Les théories mathématiques traitant de la morphogenèse sont là-dessus formelles Murray (1993) : seule une interaction entre rétroaction positive (facilitation) et négative (compétition) ayant des portées spatiales différentes peut, sous certaines conditions, garantir l'émergence et la persistance de telles structures. C'est au travers d'une collaboration étroite et régulière avec R. Lefever et O. Lejeune¹⁵, spécialistes de la morphogenèse dans les systèmes physico-chimiques, qu'une première théorie relativement générique – le modèle Propagation-Inhibition (PI ; Lefever et Lejeune 1997 ; Lejeune et al. 1999) –, a pu être progressivement affinée par confrontations des hypothèses/prédictions théoriques avec des structures spatiales présentées sur le terrain par les peuplements ligneux soudano-sahéliens.

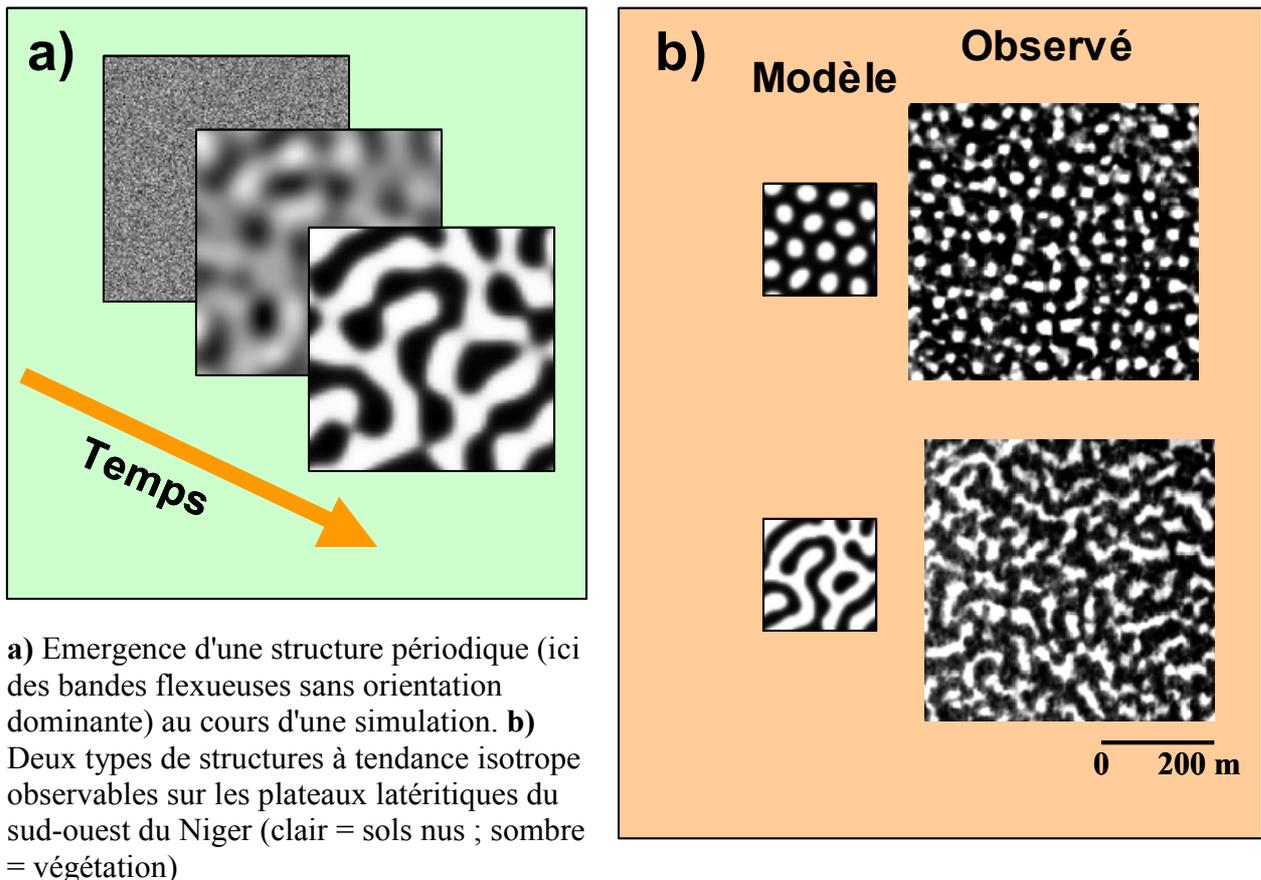
La rencontre se fait en avril 1996 au symposium international (organisé par l'IRD à Bondy) où O. Lejeune présente la première version du modèle "champ moyen" PI devant un auditoire vite lassé par les équations. Certaines de ses prédictions, loin du schéma explicatif dominant à l'époque (e.g. Thiéry et al. 1995 ; Dunkerley et al. 1997), suscitent immédiatement mon intérêt, car recoupant mes intuitions de terrain : les végétations à structures spatiales périodiques, qu'elles soient tachetées ou tigrées (Figure 3), sont probablement deux aboutissants du même processus dynamique, et la symétrie finale ne reflète vraisemblablement que les conditions locales du milieu (aridité plus ou moins forte et/ou existence d'une pente notable Figure 3-d). A l'issue du symposium, je suis donc le seul à établir et à maintenir un contact avec les modélisateurs bruxellois. Dans mon doctorat et dans les publications ultérieures (Couteron et Lejeune 2001, publication fournie à la fin), il apparaît que les végétations criblées de taches de sol nu, jusque-là presque totalement ignorées par la littérature dévolue au sujet, ont une structure périodique. Le fait qu'elles soient observables sur des terrains sub-horizontaux, donc en conditions quasiment isotropes, met en évidence l'insuffisance des modèles qui voyaient la redistribution de l'eau (ou des nutriments) le long

¹⁵ Centre d'étude des phénomènes non linéaires et des systèmes complexes. Université Libre de Bruxelles.

d'une pente (anisotropie), comme condition nécessaire à la mise en place d'une végétation à structure périodique (qui, dans ces conditions, ne peut être constituée que de bandes approximativement alignées sur les courbes de niveau).

De 1997 à 2001, seul le modèle PI fut à même de rendre compte de la diversité des structures périodiques observées – et plus particulièrement de celles relevant d'un contexte théorique approximativement isotrope (Figure 4) -; sur la base de la seule équation dynamique logistique¹⁶ (complétée par un terme de "mort") avec expression spatialement explicite (par des "noyaux" gaussiens) des influences de facilitation et de compétition. (La compétition doit avoir une portée sensiblement supérieure à la facilitation pour que la structure périodique stable puisse apparaître au travers d'une "instabilité spatiale" apparentée à "l'instabilité de Turing" (Lejeune et al. 1999).) Ensuite, ce fut la ruée sur ce thème, avec plus de 10 articles de modélisation publiés par quatre équipes différentes entre 2001 et 2005, sans aucun nouveau résultat de terrain, ni aucune comparaison sérieuse entre les modèles (!)¹⁷.

Figure 4 : Prédictions du modèle et structures observées, quelques illustrations



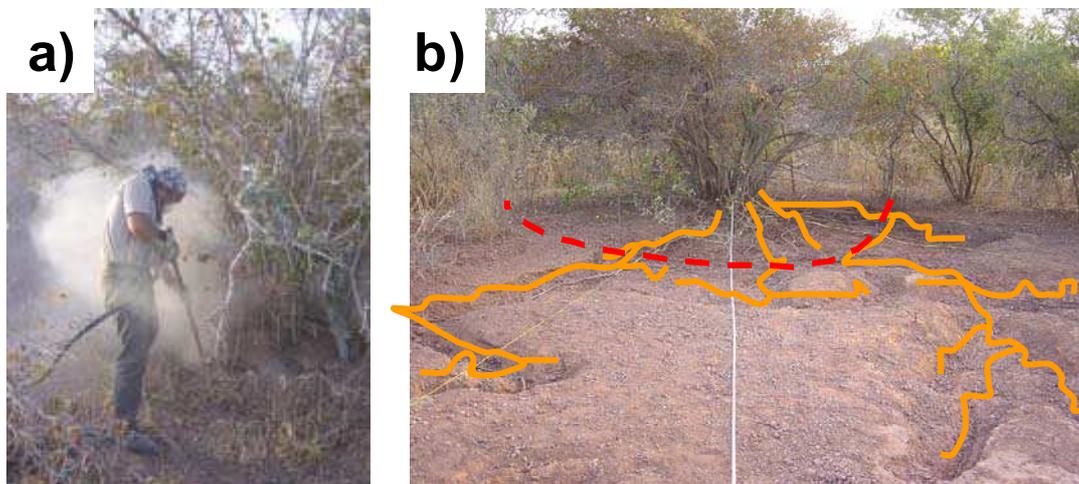
¹⁶ parfois dite de Verhulst pour sa forme en temps discret (Murray 1993 p.37), alors que c'est la forme continue de l'équation logistique qui est ici considérée, $dx/dt = rx(1-x/K)$, où x est la variable et r et K les paramètres de croissance et de saturation. Avec le terme "de mort", m , l'équation devient : $dx/dt = rx(1-x/K) - m$

¹⁷ Il y aurait pas mal à dire sur la fascination que les équations exercent sur les éditeurs des revues d'écologie ...

3.2. Travaux de terrain : vers une mise en évidence du mécanisme

Dès 1996, nous avons fait l'hypothèse que l'émergence d'une structure périodique provenait de la conjonction d'influences positives ("facilitatives") exercées par la partie aérienne des individus végétaux et d'influences négatives (compétitives) exercées au travers du système racinaire. La réalité biologique de ces influences, prises séparément, n'est guère contestée en contexte aride ou semi-aride (e.g. Vetaas 1992) : la partie aérienne contribue à piéger et à conserver les ressources rares (eau, nutriments) alors que le système racinaire les prélève. Ce qui est par contre crucial pour l'émergence d'une macro-structure périodique est le fait que le système racinaire s'étende et exerce ses prélèvements nettement plus loin que les limites de la couronne (dans le cas d'un ligneux). Les travaux de terrain visant à étudier la traduction spatiale des interactions entre ligneux ont été menés, au Burkina Faso, dans le cadre de mon doctorat (jusqu'en 1998) puis, au Niger, dans le cadre de celui de N. Barbier (depuis 2003). A noter que, si les excavations et les descriptions de systèmes racinaires (Figure 5) sont nécessaires, elles ne peuvent, à elles seules, suffire à établir l'existence d'un effet compétitif effectif.

Figure 5 : excavation de systèmes racinaires



a) L'auteur de ces lignes se défend d'avoir braconné l'Oryctérope, mais se reconnaît complice d'excavation de systèmes racinaires de *Combretum micranthum* G. Don à l'air comprimé (au "Soil Pick"). **b)** L'opération a confirmé que les racines principales (rehaussées en orange) pouvaient s'étendre nettement plus loin que les limites du houppier (pointillé rouge), y compris à l'intérieur des taches de sol nu. Niger, décembre 2003.

Une première approche a été basée sur l'analyse de la distribution spatiale d'arbres ou d'arbustes, soit des milliers d'individus ligneux positionnés sous la forme de "cartes de points" dans des parcelles d'une taille allant de 10 ha à 15 ha (Couteron 1998). L'idée était d'essayer de déceler, à partir des distributions spatiales des individus, l'existence d'un double effet, avec "agrégation" des jeunes dans un cercle proximal autour de chaque individu adulte (traduisant la facilitation) et "répulsion" dans un anneau distal. D'autres inférences dynamiques ont été recherchées dans l'analyse des tendances évolutives sur les franges des taches de végétation (Couteron et al. 2000), dans l'étude du caractère plus ou moins périodique et anisotrope de la distribution spatiale des différentes espèces (Couteron 2001) et dans l'analyse des relations spatiales entre individus survivants et morts, ce qui a permis de rejeter l'hypothèse d'une éventuelle régulation densité-dépendante (Couteron et Kokou 1997). La majorité des traitements statistiques s'est faite en référence au cadre théorique des processus ponctuels (simples ou marqués ; Stoyan et Stoyan 1995), et la nécessité de réaliser ces analyses dans un contexte fortement non-stationnaire (macro-hétérogène), du fait de la macro-structure périodique, a appelé à contribuer à des développements méthodologiques¹⁸ traitant de la caractérisation des processus ponctuels inhomogènes (Brix et al. 2001 ; Couteron et al. 2003, publication fournie, partie VI). Malgré leur intérêt général, ces développements n'ont pas permis de mettre clairement en évidence l'effet de répulsion, alors que l'agrégation "locale" est toujours apparue très nettement. Face à cette limite, une autre approche, visant à acquérir et à analyser des données concernant les variations spatio-temporelles du bilan hydrique en relation avec la distribution spatiale des ligneux, a été définie et mise en œuvre dans le cadre du doctorat de N. Barbier (analyses en cours).

3.3. Caractérisation des macro-structures périodiques et cartographie automatique

Jusqu'à la fin des années 90, les images satellitales n'avaient pas une résolution spatiale suffisante pour permettre une caractérisation satisfaisante de la structure spatiale des végétations contrastées semi-arides, alors que numériser des photographies aériennes argentiques pouvait offrir, dès les années 90, un avant-goût de la télédétection à "très haute résolution" (pixels métriques), dont l'usage est actuellement en train de monter en puissance. J'y eus recours, il y a 10 ans, ce qui, outre la résolution, me permit de bénéficier d'un recul diachronique de plus de 40 ans sur l'Afrique occidentale. La photographie argentique numérisée se prête mal aux approches classiques d'étude de la structure des paysages (Turner et al. 2001), qui demandent une délimitation préalable des taches de végétation (ou de sol nu), par seuillage du signal numérique ("niveaux de gris"). Celui-ci est, en effet, incohérent à l'intérieur d'une photo, ce qui peut expliquer la rareté des usages de photos numérisées.

Je me suis donc orienté vers une caractérisation des structures spatiales ne nécessitant pas une délimitation *a priori* d'éléments texturaux (approche "statistique" vs. "structurale", au sens du remarquable article d'Haralick, 1979), car analysant directement la fonction d'auto-corrélation du signal 2-D (niveaux de gris des pixels) définissant l'image. Ceci peut se faire au travers de la transformée de Fourier, qui possède des propriétés statistiques intéressantes (Ripley 1981), et paraissait tout à fait indiquée pour l'étude des végétations périodiques semi-arides. En fait son champ de pertinence est en train de se révéler bien plus large que les seules

¹⁸ en collaboration avec J. Chadœuf (INRA Avignon)

végétations périodiques (cf. partie IV). Du strict point de vue de ces dernières, l'utilisation systématique de l'analyse de texture basée sur la transformée de Fourier nous a permis des caractérisations objectives, en termes de périodicité comme d'orientations dominantes, des comparaisons avec les prédictions du modèle PI (Couteron et Lejeune 2001), ainsi que l'analyse diachronique des changements de structures, en relation avec les grandes sécheresses des années 70 et 80 (Couteron 2002, publication fournie, partie VI). En particulier, dans une aire protégée (Parc National du "W" du Niger), nous établissons une concomitance entre sécheresses des années 70 et 80 et apparition des végétations périodiques tachetées aux dépens de savanes "homogènes" (Barbier et al., 2006).

4. Conclusion de la partie III : un champ thématique

Les brefs récapitulatifs proposés dans les deux premiers points de cette partie avaient pour objectif de montrer le rôle important, pour ne pas dire central, que l'analyse des structures spatiales tient dans l'étude de la végétation terrestre. Ils visaient aussi à mettre en évidence l'évolution de ce domaine scientifique vers une vision dynamique et multi-échelles des interactions entre structures spatiales et processus écologiques. Cette vision ne pourra mûrir, se développer, et être reconnue dans le paysage scientifique, qu'à la condition d'une très forte intégration du triptyque "échantillonnage, modèles dynamiques et analyses des structures spatiales" ; intégration qui peut être vue comme un des grands enjeux de la *Vegetation Science* des prochaines décennies. La caractérisation des structures (*patterns*) dans les données existantes suscite (ou contraint) le modèle explicatif, qui doit guider l'échantillonnage de données complémentaires, dont l'analyse pourra déterminer des remises en cause plus ou moins profondes du modèle.

Il me semble que les travaux sur les végétations périodiques semi-arides auxquels j'ai participé, constitueront *in fine*¹⁹ une bonne illustration de l'esprit de cette démarche. Le thème peut être jugé emblématique en ce sens qu'il illustre à la fois les rôles respectifs (i) de la modélisation, seule à même d'explicitier le lien entre processus locaux (action des végétaux sur les ressources) et macro-structures spatiales, (ii) celui de l'analyse de ces dernières qui se révèle pertinente pour effectuer des choix entre grandes classes de modèles, et (iii) celui des protocoles complémentaires, à l'échelle des processus locaux comme à celle des macro-structures, qui sont indispensables pour valider ou affiner le modèle.

¹⁹ Ce premier tableau ne sera vraiment complet qu'à l'aboutissement des thèses en cours (N. Barbier, V. Deblauwe).

IV Stratégie autonome de recherche

Dans cette quatrième partie qui concerne mes perspectives d'avenir, je présenterai d'abord une stratégie de recherche (à l'échelle de 10 ans) ayant pour objectif de permettre l'étude à grande échelle des processus qui façonnent la structure et la composition floristique des forêts tropicales. Cette stratégie est le fruit d'une réflexion collective²⁰ à laquelle j'ai contribué ces dernières années dans le cadre de l'UMR AMAP (cf. encadré 1), ce qui n'empêchera pas la présentation suivante de refléter, sur bien des points, une vision de la question qui n'engage que moi. Dans un deuxième temps, je présenterai une tactique de recherche individuelle au travers de laquelle je me propose, dans les années à venir²¹ de contribuer à cette stratégie d'ensemble.

1. Formulation d'un projet d'écologie spatiale abordant les peuplements forestiers tropicaux hétérogènes

1.1 Contexte et objectifs

La compréhension des principaux processus qui façonnent les forêts tropicales représente, aujourd'hui et pour les décennies à venir, un des grands enjeux de la science de la végétation terrestre. Cet enjeu se justifie tout à la fois du point de vue de la science fondamentale et de la nécessité pratique. Sur le plan fondamental, les forêts tropicales représentent un niveau de complexité bien supérieur à celui des biomes tempérés, qui ont été simplifiés de longue date par les glaciations quaternaires (McGlone 1996) ; et il serait particulièrement naïf de croire que l'analyse de systèmes simples, résultats d'une histoire biogéographique spécifique, peut prétendre subvenir à la compréhension de systèmes plus complexes, produits d'une autre histoire largement indépendante²². Ceci ne veut surtout pas dire qu'une vision générique de l'écologie de la végétation, à même de dépasser les limites des grands biomes, ne doit être recherchée ; mais que cette recherche ne pourra pas faire l'économie d'une compréhension approfondie des systèmes tropicaux.

Sur le plan pratique, il suffit de parcourir la prose générée par les institutions internationales pour savoir que la biodiversité et la biomasse des forêts tropicales sont devenues – au moins dans les discours - des affaires sérieuses de l'humanité. On peut certes regretter que les moyens effectivement dévolus aux recherches abordant ces sujets n'aient pas, pour l'instant, connu un accroissement proportionnel à celui observé à propos des conférences, rencontres ou écrits « d'experts » consacrés aux forêts tropicales. Mais c'est une autre histoire, et il ne faut peut-être pas désespérer de l'avenir ...

²⁰ A l'intérieur d'AMAP, le "noyau dur" de ce projet collectif est représenté par P. Heuret, J.F. Molino, E.-A. Nicolini, R. Pélissier, Ch. Proisy, D. Sabatier, G. Vincent, avec des partenariats externes qui seront mentionnés au fur et à mesure du texte. A l'Institut Français de Pondichéry, F. Borne, P.V. Karunakaran et B.R. Ramesh sont particulièrement impliqués dans les thèmes de ce projet.

²¹ Afin de ne pas rompre de façon artificielle la continuité du questionnement scientifique, je partirai de mes travaux récents ou en cours pour évoquer les questions en suspens et les enjeux des recherches à venir.

²² "décohérente" (au sens de Gell-Mann, 1994)

Encadré 1

L'UMR "botanique et bioinformatique de l'Architecture des Plantes"

Cette UMR (CIRAD (51), CNRS (5120), INRA (931), IRD (M 123) Université de Montpellier II) est dirigée par D. Barthélémy depuis 2003. J'ai participé aux différentes phases de création (en 2001, sous la direction de F. Houllier) et de renouvellement de l'UMR à laquelle je suis rattaché en tant que chercheur-associé.

Le projet scientifique de l'UMR AMAP est centré sur la caractérisation et l'analyse de la diversité, de la forme, de l'organisation et de la structure des plantes et des peuplements végétaux. Il s'appuie sur des méthodes originales, telles que l'analyse de l'architecture et du développement des plantes, l'identification assistée par ordinateur, la représentation mathématique et informatique des organes, des plantes, des peuplements et des paysages, et la modélisation de leur croissance et de leur production.

L'UMR a pour but de fédérer : (i) des recherches cognitives traitant de la description et de l'analyse de la diversité, des relations phylogénétiques, de l'organisation, du fonctionnement et de la croissance des individus et des peuplements végétaux ; (ii) des recherches méthodologiques visant à proposer des modèles mathématiques et informatiques génériques destinés à analyser et à simuler la morphologie, la diversité et la croissance des plantes ou des peuplements ; (iii) des recherches finalisées vers la maîtrise quantitative et qualitative de la dynamique et de la production des peuplements végétaux, naturels comme cultivés. Ces objectifs font de l'UMR AMAP un point de rencontre entre sciences biologiques et agronomiques, d'une part, mathématiques appliquées et informatique, d'autre part.

L'UMR est organisée en trois équipes, correspondant à des problématiques biologiques complémentaires, et à des niveaux d'intégration croissants :

- “ *Evolution des formes végétales et de leurs fonctions, systématique, floristique*” qui s'intéresse à la systématique, à la taxonomie et à l'évolution morphologique des espèces ;
- “ *Architecture et développement des plantes*”, qui traite de la variabilité et de la plasticité de l'architecture des plantes ;
- “ *Organisation et dynamique des peuplements et des paysages*”, qui entend définir et développer des méthodes quantitatives d'analyse, de modélisation et de simulation de la dynamique des peuplements végétaux et des paysages.

C'est dans le cadre de cette troisième équipe (resp. D. Auclair), regroupant 17 chercheurs, enseignants-chercheurs, ingénieurs et deux chercheurs associés, que s'insère le projet sur l'organisation spatiale de la diversité des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes (projet PFTH).

Quoiqu'il en soit, j'ai la conviction que les enjeux de compréhension comme de "gestion" des forêts tropicales appellent des travaux d'écologie spatiale ayant l'ambition d'être tout à la fois, holistiques, à grandes échelles et à même de proposer des perspectives théoriques ou prédictives allant au-delà du seul stade descriptif. C'est sur la base de cette conviction que j'ai participé à la définition d'un programme de recherche à long terme que nous dénommerons "Peuplements Forestiers Tropicaux Hétérogènes" (PFTH).

Les orientations principales du projet PFTH partent du constat que les travaux traitant de l'écologie des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes ont été principalement menés à une échelle locale, sur la base d'un petit nombre de dispositifs ou de parcelles, dont les surfaces excèdent rarement quelques dizaines d'hectares. Or l'analyse d'écosystèmes complexes ne peut s'appuyer sur une échelle unique d'observation. Il est en effet difficile d'expliquer l'organisation et la composition floristique d'un écosystème sans tenir compte d'influences ou de processus se manifestant à des échelles plus larges (et parfois plus fines) que celles retenues pour la description. Ce sont essentiellement des contraintes pratiques (difficultés d'accès, faibles moyens humains, temps élevé pour la caractérisation botanique) qui ont fait que les investigations sur l'écologie des forêts tropicales humides ont surtout été menées à des échelles locales, sans grand lien avec les synthèses phytogéographiques, souvent très descriptives, qui existent de longue date à l'échelle de grandes portions de continents.

Faire le lien entre les approches écologiques locales (échelle du peuplement), et les approches phytogéographiques générales, appelle en effet des données et des analyses aux échelles "intermédiaires" – allant du massif forestier ($\sim 10^4$ à 10^5 ha) à la région écologique (~ 100.000 km²) –, échelles pour lesquelles la caractérisation de la végétation et l'exploration des processus écologiques qui la façonnent n'en sont qu'à leurs balbutiements. (Ceci est particulièrement vrai dans le cas de la cuvette amazonienne dont relève le plateau des Guyanes.) Il y a pourtant de nombreux enjeux, tant fondamentaux qu'appliqués, qui ne peuvent être abordés qu'à ces échelles. D'un point de vue fondamental, les travaux théoriques sur la biogéographie des espèces (MacArthur et Wilson 1967 *in* Hubbel 2001) ont montré que des modèles "neutralistes", tenant compte de la dispersion limitée des espèces et correspondant aux échelles phytogéographiques, étaient susceptibles de conférer aux assemblages locaux d'espèces des caractéristiques (abondances relatives, diversité) non triviales et parfois étonnamment proches de celles effectivement observées (Hubbel 2001). Un test approfondi de ces théories appelle automatiquement des données aux échelles intermédiaires recueillies dans des contextes biogéographiques variés (voir plus loin, § 2.4.3.). Du point de vue des applications pratiques, il faut noter que c'est à ces mêmes échelles intermédiaires que s'exprime d'abord la demande des décideurs, en ce qui concerne l'évaluation des ressources naturelles, l'identification des biotopes exceptionnels ou, *in fine*, la délimitation des aires à protéger en priorité.

1.2. Démarche et hypothèses

Notre projet de recherche vise à aborder l'étude de l'organisation spatiale et de la dynamique des forêts tropicales humides aux échelles intermédiaires du paysage et de la région écologique. Ceci implique des développements méthodologiques visant à dépasser les limites logistiques inhérentes au travail de terrain et à permettre une meilleure intégration et une meilleure valorisation des différents types de données disponibles ou susceptibles de l'être durant la prochaine décennie. Il s'agit aussi bien de progresser dans le domaine de la formalisation de l'information existante, au travers des bases de données botaniques et phyto-

écologiques, que dans celui de l'analyse de ces données qui, bien souvent, n'a pas apporté tout ce qu'elle aurait pu, faute d'un investissement méthodologique suffisant. Paradoxalement, on peut dire que le manque de modèles écologiques généraux et de méthodes d'analyses quantitatives performantes a pendant longtemps handicapé le champ thématique au même titre (et peut-être plus) que l'insuffisance des données. En effet, la pertinence d'un jeu de données est fonction du questionnement théorique que l'on prétend aborder et des moyens que l'on se donne pour mesurer l'adéquation entre modèles et observations. Aussi, le travail théorique et méthodologique doit viser à rendre l'acquisition de données futures plus cohérente et plus pertinente, que ce soit pour aborder les grands questionnements écologiques ou pour apporter des réponses aux questions posées par les institutions impliquées dans la gestion et la conservation des forêts tropicales.

L'enjeu méthodologique de ce programme concerne en premier lieu *l'intégration* de champs scientifiques et techniques distincts et rarement mobilisés de concert, dans le but d'atteindre une meilleure *compréhension* de la végétation des forêts tropicales humides. Nous visons à développer une alliance novatrice entre modélisation de l'architecture des peuplements (Oldeman 1990), analyse et modélisation de la distribution spatiale des assemblages d'espèces, et télédétection à très haute résolution spatiale (optique, laser, radar).

Les hypothèses fondamentales sur lesquelles repose le projet PFTH sont les suivantes :

- les outils actuels de télédétection, à résolution métrique ou infra-métrique, permettent – ou permettront à brève échéance –, l'acquisition massive de mesures physiques *reflétant* la structure verticale du couvert forestier (densité des strates, porosité) comme les structures végétales visibles en canopée (distribution des couronnes des arbres et des trouées entre elles) ;
- l'analyse de l'architecture 3-D des arbres et des peuplements permet, sur le terrain, de caractériser des stades de la dynamique forestière (sylvigénèse ; Oldeman 1990), et la modélisation tridimensionnelle de cette dynamique peut fournir des modèles ("maquettes") de peuplements, qui seront importantes, entre autres, pour, expliciter le lien entre ces stades sylvigénétiques et les mesures fournies par la télédétection ;
- certaines variables écologiques spatialisables (climat, géologie, sol, fragmentation, distance aux implantations humaines) permettent, dans une certaine mesure, d'expliquer ou de prédire certaines propriétés des peuplements forestiers (e.g. architecture/structure) ou des assemblages d'espèces qui leur correspondent (diversité) ;
- le pouvoir de prédiction de ces variables écologiques est susceptible de varier en fonction des différents contextes biogéographiques, et se doit d'être évalué dans un cadre statistique spatialement explicite et en référence à des modèles "neutres" explicitant des hypothèses simples de dynamique spatiale et générant des formes d'auto-corrélation spatiale.

Le projet de recherche aborde donc des thèmes touchant à la confrontation entre données de terrain et de télédétection, à l'intégration architecturale des arbres dans le peuplement, ainsi qu'à l'analyse à des échelles variées des distributions spatiales des arbres, des espèces et des assemblages d'espèces, en relation avec des modèles dynamiques à même de générer ces distributions. L'ampleur de certaines échelles spatiales (et implicitement temporelles) prises en compte (macro-écologie) *impose l'inférence des processus au travers des structures observées*, ce qui est forcément délicat et qui, pour se faire dans un cadre efficace et fiable, appelle des efforts méthodologiques dans le domaine des statistiques spatiales et de la modélisation spatialement explicite. Les démarches à mettre en œuvre pour relever le défi des grandes échelles spatiales sont schématisées à la Figure 6.

1.3. Les terrains actuels : Guyane et Ghâts occidentaux de l'Inde

Si le projet PFTH a démarré en 2001 en référence à la Guyane française, nous nous positionnons sur des enjeux méthodologiques et des perspectives suffisamment larges pour appeler des travaux comparatifs dans différentes régions du monde tropical, au fur et à mesure que les moyens humains ou les partenariats le permettent. Mon affectation à l'Institut Français de Pondichéry (IFP, cf. encadré 2), et la mise en place d'un partenariat durable entre l'IFP et AMAP, autorisent aujourd'hui d'intégrer au projet PFTH une perspective comparative entre la Guyane française et les montagnes de la côte ouest de la péninsule indienne (Ghâts occidentaux), deux régions du monde tropical présentant des caractéristiques contrastées, et où la recherche française sur les forêts tropicales a le plus investi au cours des 25 dernières années. Nous entendons profiter des complémentarités entre les Ghâts occidentaux, marqués par un certain isolement biogéographique et de très forts gradients bioclimatiques et anthropiques, et la Guyane, partie intégrante de la zone nord (très peu perturbée) du bassin amazonien, qui présente des conditions bioclimatiques comparativement assez homogènes.

Encadré 2

Le département d'écologie de l'Institut Français de Pondichéry (IFP)

Institut de recherche du Ministère des Affaires Etrangères, l'IFP a été créé en 1955 dans le cadre du traité de rétrocession des "Etablissements français" (dont le Territoire de Pondichéry) à l'Union Indienne. Des activités d'étude et de cartographie de la végétation y sont menées depuis la fin des années 50, à l'échelle de l'Inde puis des forêts tropicales de l'Inde péninsulaire. Sur la base de ses travaux antérieurs (notamment en cartographie de la végétation), et de l'expertise scientifique et technique de son personnel indien permanent, le département d'écologie de l'IFP est largement reconnu en Inde comme centre de référence en ce qui concerne l'écologie des forêts des Ghâts occidentaux. Ce massif montagneux bordant la côte ouest de la péninsule indienne est identifié comme un des principaux « *hot-spots* » de la biodiversité tropicale mondiale (Myers 1990), et peut être vu, à mon sens, comme une des régions tropicales les mieux documentées (cf. § 2.4.3.). Il s'agit donc d'un terrain d'étude particulièrement intéressant pour aborder les grandes questions théoriques relatives à l'origine et à la perpétuation de la biodiversité dans les forêts tropicales humides.

Le département d'écologie, dont j'assume la direction depuis septembre 2004, compte actuellement 8 chercheurs et 6 ingénieurs et assistants de recherche, 1 doctorant et 1 post-doctorant. Il mène des recherches selon quatre axes principaux : paléo-environnements en Inde du sud, taxonomie assistée par ordinateur, organisation de la biodiversité et gestion durable des ressources dans les écosystèmes anthropisés.

2. Ma contribution au projet PFTH : travaux en cours et perspectives pour les prochaines années

2.1. Continuité thématique et méthodologique

Le passage d'une problématique centrée sur la végétation semi-aride à un projet de recherche traitant de forêts tropicales humides pourrait être perçu comme une rupture majeure dans mon itinéraire scientifique. Il n'en est rien. Les principales directions méthodologiques que j'ai été amené à approfondir au travers de l'analyse de la végétation semi-aride restent d'actualité en ce qui concerne le projet d'étude sur les forêts tropicales humides. Dans les deux cas, ma contribution peut être vue comme bâtie autour des mêmes thèmes, relevant de l'utilisation de l'analyse de structures spatiales pour la compréhension des processus dynamiques façonnant la végétation terrestre. Selon les contextes biogéographiques, l'ordre de priorité accordé aux différentes thématiques est, bien évidemment, susceptible de changer. L'étude des assemblages d'espèces est très simple en ce qui concerne la végétation semi-aride, alors qu'elle est complexe et plus demandeuse de développements méthodologiques dans le cas des forêts tropicales humides. Mais, dans les deux cas, l'analyse des structures spatiales présentées par des variables de végétation reste utile et souvent nécessaire (bien que non suffisante) pour la compréhension des dynamiques à long terme de la végétation. On peut aller encore plus loin dans ce raisonnement. Les limitations à la dispersion des diaspores sont faibles en contexte tropical sec, alors qu'elles sont notables et potentiellement lourdes de conséquences en ce qui concerne la dynamique des espèces dans les forêts tropicales humides. En revanche, dans ces deux situations comme dans bien d'autres, la notion de portée spatiale limitée des processus écologiques (cf. § 2.1.5. de la partie III) s'applique ; et le concept d'émergence dynamique de propriétés macroscopiques à partir de processus locaux à portée limitée reste une piste de recherche fascinante pour l'avenir.

Dans les prochaines années, mes objectifs sont donc de poursuivre certains approfondissements méthodologiques concernant l'étude des structures spatiales, tout en travaillant à leur mise en relation avec des modèles écologiques et à leur application au contexte des forêts tropicales humides des Ghâts occidentaux de l'Inde. Les principaux points méthodologiques sont l'analyse de texture, l'analyse spatialement explicite des assemblages d'espèces (donc de la diversité), ainsi que le lien entre structures observées et modèles dynamiques.

2.2. Développement et applications de l'analyse texturale

2.2.1. L'analyse de Fourier : une approche méconnue bien que performante ...

Outil courant en ce qui concerne l'ingénierie et le traitement du signal (Kumaresan 1993), l'analyse par transformée Fourier n'a été que très peu utilisée pour l'observation de la terre en général et l'étude de la végétation, en particulier, malgré des essais préliminaires très anciens et raisonnablement prometteurs (Haralick 1979). On peut voir à cela plusieurs raisons : le caractère peu intuitif de la méthode aux yeux des thématiciens (pourquoi aller chercher des fonctions trigonométriques et des exponentielles complexes ...?), l'idée préconçue qu'elle n'aurait un sens qu'en présence de structures fortement périodiques (pas si étendues à la surface de la terre), et une réputation de sensibilité face à la non-stationnarité des données²³. Sans oublier l'effet de mode lié au développement fulgurant des ondelettes (Misiti et al. 1996 ; Burrus et al. 1998), domaine foisonnant que les thématiciens auront bien du mal à s'approprier à court terme, mais qu'ils se plaisent à imaginer depuis quelques années comme rendant obsolètes des techniques plus anciennes.

Il faut avouer que mon intérêt initial pour l'analyse de Fourier n'a pas été sans relation avec le deuxième de ces préjugés, à une époque où ma priorité était d'analyser des structures spatiales présentant de très fortes présomptions de périodicité à partir de photographies aériennes numérisées (Couteron et Lejeune 2001 ; Couteron 2002) comme de cartes de points (Couteron 2001). Puis, progressivement, et au fil d'applications diversifiées (en termes de thématiques comme de données), je me suis aperçu que l'approche pouvait être pertinente comme méthode très générale de caractérisation de structures spatiales (Couteron, Pélissier et al. 2005 ; Couteron, Barbier et al. 2006), sans exiger de gros *a priori* sur ces dernières ; et qu'elle était vraisemblablement susceptible de soutenir la comparaison avec bien d'autres approches visant à l'analyse de structures spatiales ou à la caractérisation "texturale". Ceci ne veut, bien sûr, pas dire que la méthode soit optimale face à tous types d'objectifs ou de données, mais que, ses potentialités - et ses limites! -, concernant des thématiques touchant à l'étude de la végétation valent certainement la peine d'être explorées plus en détail.

2.2.2. ... dont le potentiel et les limites méritent d'être mieux cernés

Il est de ce point de vue remarquable que certains spécialistes de l'analyse d'image ou de la reconnaissance de formes continuent de baser des applications opérationnelles sur la transformée de Fourier, fut-elle "à fenêtres" (*short-term Fourier transform*, Misiti et al. 1996²⁴) ou sur la transformée de Gabor (1946 *in* Daugman 1988), étroitement apparentée. Des formes plus élaborées, comme la transformée de Fourier-Mellin, étant employées pour la reconnaissance multi-échelles d'invariants morphologiques (Adam et al. *in* Rodrigues 2000). Des travaux récents, visant à la discrimination de textures, ont même montré que des techniques basées sur la décomposition (spectre) de Fourier soutiennent facilement la comparaison avec d'autres basées sur des décompositions en ondelettes (Tang et Stewart 2000). Mais tout dépend des objectifs, qui sont potentiellement multiples (discrimination,

²³ Il n'est pas évident que cette sensibilité, qui ne fait aucun doute sur le plan théorique, soit forcément très gênante sur le plan pratique, dès lors que les enregistrements sont d'une longueur raisonnable.

²⁴ Même s'il est bien établi que ces dernières ne permettent pas une caractérisation précise à la fois en termes de localisation et de fréquence (Coifman et Meyer 1991 *in* Burrus et al. 1998), constatation qui a donné lieu au développement des techniques d'ondelettes

typologie, localisation de structures singulières, etc.), et de la "chaîne de traitements" appliquée. La décomposition du signal, au travers d'une transformée, n'est rien d'autre que le point de départ de cette dernière, et les vrais enjeux semblent bien plus liées aux performances respectives des processus de simplification ou de recombinaison ("*features extraction*") de l'information provenant de ces décompositions initiales que des strictes propriétés de cette dernière (Tang et Stewart 2000). Il faut en effet garder à l'esprit que la transformation, qui n'est qu'un changement de base mathématique, conserve l'intégralité de l'information initiale et ne fait que l'exprimer autrement (puisque que l'on peut obtenir une reconstitution exacte du signal sur la base de l'ensemble des coefficients de la décomposition).

2.2.3. Vers une vision plus générique de l'ordination / classification texturale : illustration à partir de deux études

Une vision assez générale des chaînes de traitement susceptibles d'être mises en oeuvre pour comparer les structures spatiales présentes dans un grand nombre de "documents" (images, transects de terrain, etc.), est schématisée à la Figure 7. En général, les documents seront préalablement découpés en "fenêtres" dont la taille, choisie *a priori*, fixe l'échelle de l'analyse²⁵. Le point central est la décomposition du signal sur une base de fonctions spatialement explicites de façon à obtenir un "spectre" pour chaque fenêtre, puis d'appliquer une analyse multi-dimensionnelle (Lebart et al. 1995), de type ordination (e.g., ACP, AFC) ou classification (e.g. K-moyennes, etc.), à l'ensemble des spectres. L'idée de comparer un très grand nombre d'unités primaires d'échantillonnage en fonction de leurs structures spatiales "internes" est très rare dans la littérature (voir le second chapitre de la thèse de S. Ollier, 2004, pour une discussion approfondie). La formulation explicite de notre schéma d'analyse, bien que très simple, peut donc être vue comme relativement novatrice dans les domaines de la télédétection appliqué à l'étude de la végétation.

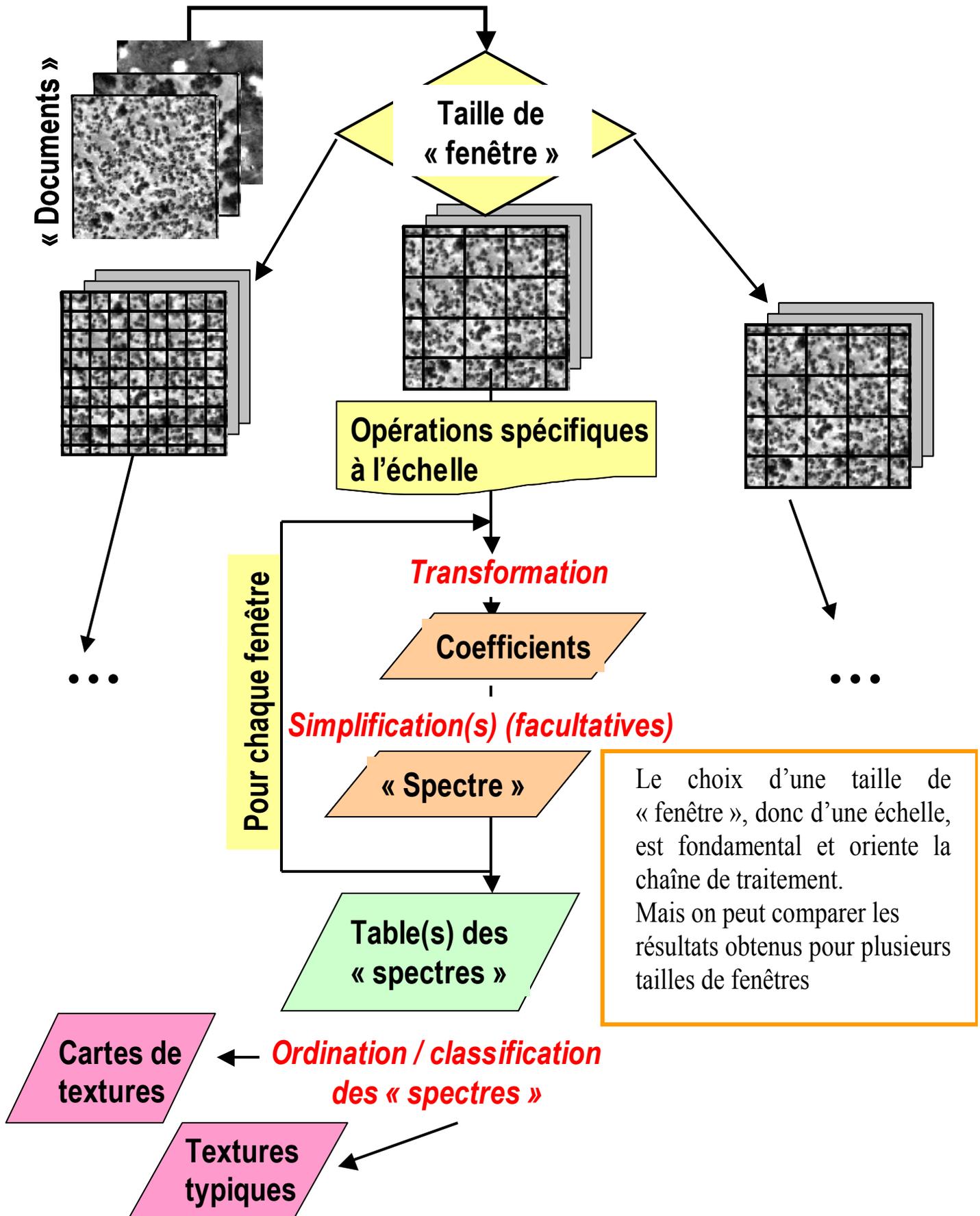
Pour illustrer la démarche, prenons comme exemples deux études appliquant l'ordination texturale aux forêts tropicales humides de Guyane, pour l'étude de leur canopée (Couteron, Péliissier et al. 2005, publication fournie, partie VI) ou du relief (Ollier et al. 2003). Les données utilisées sont des photos argentiques panchromatiques, numérisées à pixels métriques (issues de photos aériennes), dans le premier cas, et des transects²⁶ d'observation par émetteur/récepteur laser avec distance entre les points d'impulsion laser (résolution) de 7 m dans le second. Le choix de l'échelle d'analyse est fait *a priori* en découpant les "documents" en images de 100 m par 100 m pour les photos de canopée et en fenêtres de 64 impulsions (448 m) pour les transects laser d'étude du relief²⁷. Dans les deux cas, nous nous intéressons à la structure spatiale d'une variable unique : la réflectance panchromatique (niveau de gris) pour les photos et la distance de retour de l'impulsion pour les transects laser.

²⁵ Plus précisément l'échelle de la transformée texturale résultante

²⁶ Ligne d'échantillonnage dont l'orientation est supposée pertinente par rapport au phénomène étudié

²⁷ transects laser réalisés par le BRGM sur l'ensemble de la Guyane, soit plus de 100.000 km de transects.

Figure 7 : schéma d'ordination / classification texturale



La transformée de Fourier a été appliquée à chaque image de canopée alors que la transformée "continue" en ondelettes (*Continuous Wavelet transform*. CWT ; Misiti et al. 1996) a été appliquée à chaque segment de transect, en utilisant l'ondelette de Haar, parmi bien d'autres possibles. Une première réduction d'information est réalisée en calculant le périodogramme 2D à partir des coefficients de Fourier, ce qui signifie ignorer l'information de phase. Les résultats de la CWT sont, quant à eux, simplifiés en ignorant l'information de "localisation spatiale" – dont l'expression est pourtant la spécificité des approches par ondelettes comparé à la transformée de Fourier -, pour ne conserver que l'information d'échelle au travers d'un "scalogramme". Pour des données 1D, le périodogramme et le scalogramme sont analogues, en ce sens qu'ils expriment tous deux comment la variance du signal étudié se décompose en fonction, respectivement, des fréquences spatiales ou des "échelles", ce qui permet d'étudier la "granulosité" (*coarseness*) du signal²⁸. En 2D, par contre, le périodogramme contient à la fois des informations de granulosité et d'anisotropie (existence plus ou moins marquée de directions privilégiées), qu'il est possible d'exprimer séparément au travers des spectres polaires (Mugglestone et Renshaw 1998 ; Couteron 2002) "r-" (radial) et "théta-" (angulaire), ce qui revient à ignorer une possible interaction entre les deux. Dans l'exemple traité, nous n'avons exploité que l'information de granulosité au travers du seul spectre "r".

Pour les deux études, le dernier stade de l'analyse consiste à extraire les grandes tendances du tableau des "spectres" (*sensu lato* ; r-spectres pour l'analyse de Fourier 2D et scalogrammes pour celle de Haar à 1D) en le soumettant à une ACP. Ce faisant nous considérons les fenêtres des "documents" (photos, transects, etc.) comme des individus statistiques et les fréquences/échelles spatiales comme des variables alors que les valeurs contenues dans le tableau expriment (plus ou moins directement) les variances moyennes attachées à ces dernières. Pour les deux études, nous obtenons deux axes factoriels interprétables, qui ordonnent les fenêtres en fonction de la granulosité du signal qu'elles contiennent. Il est ensuite loisible d'utiliser les coordonnées factorielles sur ces axes pour affecter les unités dans un nombre limité de classes, ce qui facilite l'interprétation des cartographies texturales résultantes. Pour les deux études, les résultats se sont révélés intéressants d'un point de vue thématique : l'indice de texture de la canopée (coordonnée sur le premier axe) est fortement corrélé avec des paramètres de structure du peuplement forestier (densité et diamètre moyen des arbres ; $R^2 > 0,75$), alors que les quatre classes texturales identifiées automatiquement sur l'ensemble des transects laser (Figure 8) se sont révélées très étroitement liées avec des unités géomorphologiques, définies de façon indépendante (photo-interprétation visuelle) par une équipe de géomorphologues.

²⁸ L'analogie s'arrête au fait que le périodogramme réalise une partition complète de la variance ce qui n'est pas le cas du scalogramme, car les bases spatiales utilisées par la CWT sont partiellement "redondantes".

Figure 8 : Classification texturale de transects laser sur la base du "scalogramme" de Haar

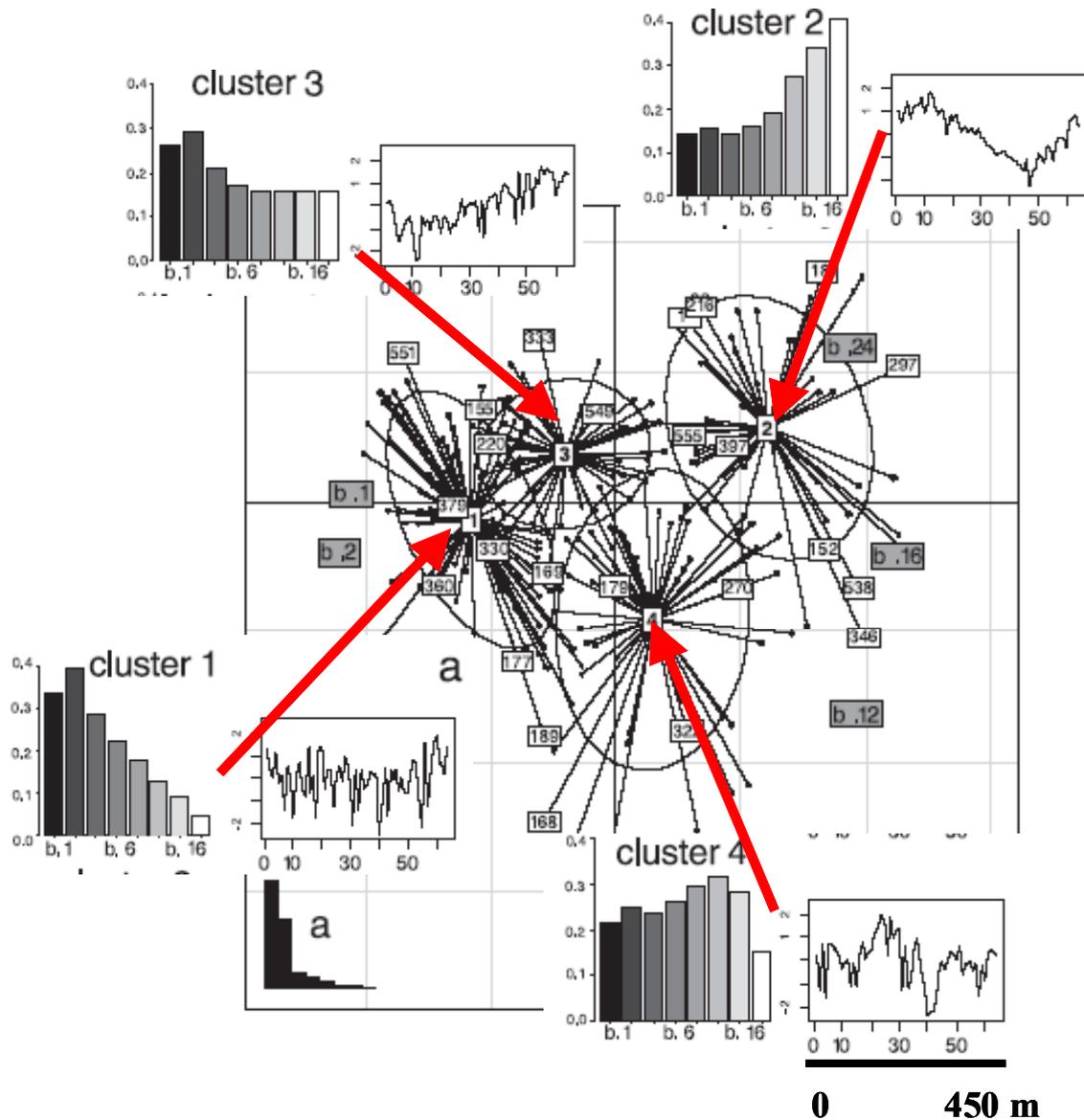


Figure adaptée de Ollier et al. (2003). L'ACP sur le tableau des scalogrammes, suivie d'une classification ascendante hiérarchique sur les coordonnées factorielles, fait apparaître quatre groupes (*clusters*) de texture. Pour chaque groupe figurent le scalogramme moyen et un profil "représentatif" (resp. à gauche et à droite). A noter que si l'opposition entre groupes 1 et 2 est relativement apparente, les distinctions impliquant les groupes 3 et 4 sont plus subtiles. La nature et la résolution spatiale des données (7 m) ne permettent pas d'étudier la canopée mais décrivent une interaction entre celle-ci et le relief. Les groupes 1 et 2 sont, respectivement, associés aux plaines alluviales et aux reliefs d'altitude > 60 m ; les groupes 3 et 4 sont liés aux reliefs d'altitude intermédiaire (< 60 m). Forêt de Counami, Guyane Française.

2.2.4. Des résultats prometteurs et bien des questions en suspens

Malgré des résultats intéressants, bien des choix techniques effectués à certains stades des chaînes de traitements proposées sont discutables, et d'autres alternatives pourraient peut-être permettre d'obtenir des informations thématiques plus riches ou plus faciles d'interprétation, en particulier, face à d'autres types de données. A partir d'un périodogramme 2D, la simplification d'information effectuée au travers des spectres polaires est discutable, et illustre bien le côté drastique et assez arbitraire (car décidés *a priori*) des étapes de réduction d'information qui sont pratiquées dans la plupart des multiples variantes de la notion d'analyse de texture. L'intérêt du schéma de la Figure 7 est de rendre explicite de telles réductions d'information, et de donner un cadre cohérent pour l'évaluation de nombreuses méthodes susceptibles de permettre des analyses typologiques d'un signal. Nous insistons ici sur le fait que c'est la pertinence des résultats pour des interprétations thématiques variées qui est le critère de performance que nous souhaitons privilégier pour l'évaluation de travaux futurs dans le domaine de la classification texturale. Par exemple, s'il est clair que l'on peut directement comparer les périodogrammes 2D sur la base de toutes leurs valeurs (Tang et Stewart 2000), il apparaît, pour nous, qu'une telle comparaison ne sera porteuse d'interprétations thématiques riches, qu'à la condition que le schéma d'ordination (ou de classification) final soit capable de rendre explicite ce qui dans les résultats relève, respectivement, de la granularité, de l'anisotropie ou de leur interaction. Et ce n'est pas encore le cas dans l'approche de Tang et Stewart (2000).

Reste aussi posée la question de l'intérêt que pourraient avoir des approches rigoureusement multi-échelles, à même de construire une typologie des unités d'observation au travers d'une utilisation cohérente de spectres obtenus pour des tailles de fenêtres variées. Dans cette perspective, la théorie des bases trigonométriques locales, rattachée au cadre des ondelettes (Burrus et al. 1998), pourrait être intéressante. Comme nous l'avons vu, le schéma de l'ordination/classification texturale est prometteur, mais bien des questions passionnantes restent ouvertes. Compte tenu des objectifs spécifiques des analyses écologiques, et notamment de l'importance des étapes typologiques, l'immense littérature dévolue à l'analyse de texture peut être une source d'inspiration, mais certainement pas de recettes prêtes à l'emploi.

2.3. Organisation spatiale des assemblages d'espèces et de la biodiversité

2.3.1. Assemblages d'espèces et diversité

Etudier les assemblages d'espèces est l'une des démarches historiques de l'étude de la végétation, démarche qui a rapidement intégré les techniques d'ordination et de classification multi-dimensionnelles (Estève, 1978). Vers la même époque apparaît aussi l'usage de calculer des indices de diversité à l'intérieur des assemblages (diversité alpha) et des indices de similarité/dissimilarité entre ces derniers, diversité bêta (R.H. Whittaker *in* Lande 1996). La pratique actuelle reste encore de considérer ces approches comme distinctes, en les basant sur des techniques quantitatives indépendantes ou sans lien reconnu. Le plus frappant dans les

pratiques sur le sujet est que les mêmes auteurs évaluent souvent diversités alpha et bêta au travers d'indices déconnectés ce qui revient à les quantifier dans des "unités" différentes. Au cours de ces quatre dernières années nous avons œuvré²⁹ à définir un cadre mathématique unifiant l'étude des assemblages d'espèces et de leur diversité, et à en assurer son test et son illustration au travers de jeux de données tirés de nos propres terrains de recherche

A la base de ce cadre, il y a des idées simples – d'un point de vue mathématique -, bien qu'encore très largement méconnues par les thématiciens (bel exemple du problématique dialogue inter-disciplinaire, tel que discuté par Chessel, 1992). En premier lieu est l'idée de voir certains indices de diversité usuels (richesse spécifique, information de Shannon, et indice de Simpson-Gini) comme des expressions particulières de la variance d'un ensemble de variables (les abondances des espèces) ; et, pour cela, de considérer les tableaux "échantillons x espèces", couramment utilisés pour l'analyse des assemblages d'espèces, comme dérivant d'une liste d'occurrence d'espèces (Gimaret-Carpentier et al. 1998). Ceci permet plusieurs unifications. Premièrement, en replaçant la décomposition additive (*additive partitioning* ; Lande 1996) des indices de la diversité dans le cadre riche et très bien maîtrisé des analyses de variance ou de covariance (Couteron et Pélissier 2004). Deuxièmement, en reliant certaines méthodes d'ordination et certains indices usuels de diversité et, en particulier, en révélant le lien entre l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et la richesse spécifique (Pélissier et al. 2003). Comme alternative apparaît le lien entre l'indice de Simpson-Gini et l'ordination par l'Analyse Non-Symétrique des Correspondances (ANSC, Gimaret-Carpentier et al. 1998), soit une logique de traitement plus robuste dans le contexte des forêts tropicales humides où l'étude des assemblages d'espèces est fréquemment bruitée par les apparitions erratiques de nombreuses espèces rares (Couteron et al. 2003).

Le cadre des listes d'occurrences d'espèces a aussi des avantages d'un point de vue pratique puisqu'il se prête bien à la compilation de données issues de logiques d'échantillonnage variées (parcelles permanentes, inventaires forestiers, données d'herbier), ce qui permet de rechercher des synthèses phytogéographiques, sur la seule base des données de terrain déjà existantes³⁰, et à des échelles spatiales (régions écologiques ou biogéographiques) pour lesquelles une logique d'échantillonnage unifiée est rarement envisageable, compte tenu de la multiplicité des institutions intervenantes et des moyens dévolus à chaque étude individuelle. Ceci ne dispense bien sûr pas d'œuvrer pour une amélioration de la qualité de l'échantillonnage, en particulier en détectant les territoires où l'information de terrain est particulièrement faible et pour lesquels un investissement complémentaire serait à envisager en priorité.

2.3.2. Diversité et dissimilarité entre espèces

La réflexion sur l'organisation spatiale de la diversité ne peut plus se contenter d'une quantification basée sur les seules différences entre espèces, sans prise en compte de la plus ou moins grande proximité, phylogénétique ou fonctionnelle entre ces dernières. Ceci est d'autant plus vrai que les progrès considérables de la phylogénie moléculaire permettent aujourd'hui une reconstitution robuste et datée des arbres phylogénétiques, et, en particulier, de celui des familles d'angiospermes (Davies et al. 2004). L'intégration de telles données de

²⁹ En collaboration étroite avec le laboratoire de statistiques écologiques de l'Université C.B. Lyon 1 : D. Chessel, S. Dray, S. Ollier., S. Pavoine

³⁰ Qui auront, bien sûr, leurs limites.

phylogénie dans l'analyse des communautés peut apporter une perspective évolutive à la compréhension des assemblages d'espèces (Webb et al. 2002), en ouvrant une fenêtre sur un champ complexe et très peu exploré, croisant espace, évolution et interactions entre espèces (Tilman et Kareiva 1997). Pour cela nous avons l'intention de mettre en oeuvre une famille d'indices de diversité (Rao 1982), intégrant une définition de la distance phylogénétique entre les espèces (donnée *a priori*), et qui peuvent être vus comme une généralisation de l'indice de Simpson. Ces indices devraient permettre d'étudier dans quelle mesure les espèces apparentées tendent à se retrouver plus ou moins fréquemment dans les mêmes contextes écologiques et/ou géographiques. La prééminence des facteurs écologiques plaidant pour des formes d'adaptations phylogénétiques (conservatisme de la niche) alors que la logique géographique irait plutôt dans le sens de la "neutralité". Pour cela, il faut noter que, à l'instar du triptyque d'indices usuels que nous avons l'habitude de manipuler (cf. § 2.3.1.), ceux de Rao se prêtent à des formes de décomposition (Pavoine et al. 2004) et autorisent un lien direct avec l'étude des assemblages d'espèces et la typologie des milieux. Par contre, ils ne prévoient pas, dans leur forme actuelle, la possibilité de pondérer l'influence des espèces sur la base de leurs fréquences, ce qui pourrait se révéler une limite contraignante pour certaines applications et, donc, demander des développements au-delà de la théorie existante.

2.3.3. Diversité, assemblages d'espèces et structures spatiales

2.3.3.1. Ordination "multi-échelles"

Une traduction spatialement explicite des analyses de la diversité des assemblages d'espèces a été proposée au travers d'une généralisation multivariées du variogramme (Couteron et Ollier 2005, publication fournie, partie VI). Celle-ci est potentiellement cohérente avec n'importe quelle méthode d'ordination dérivée du schéma de dualité et exprimable en fonction d'un "triplet statistique" (Escoufier 1987 *in* Pélissier et al. 2003), associant un tableau de données aux pondérations de ses lignes et de ses colonnes. Ceci inclut les méthodes les plus usuelles (ACP, AFC, etc.), y compris celles qui sont cohérentes avec des indices de diversité (AFC, ANSC ; cf. plus haut). Pour ces dernières, les variations de diversité bêta sont directement exprimables en fonction de la distance entre les unités d'observation, et décomposables selon les principaux gradients floristiques révélés par l'ordination. Cette méthode, que nous avons appliquée à des données de composition floristique inventoriées en Guyane sur un massif forestier de 10.000 ha (exemple de valorisation de données d'inventaire forestier dans une perspective écologique), réalise un couplage étroit entre étude des distributions spatiales et étude des assemblages d'espèces. Aussi, les possibilités d'utilisation et les perspectives de développements vont bien au-delà de ce qui est présenté dans l'article.

On peut en effet s'intéresser, dans un même cadre - mais pas au travers d'une seule analyse ! -, à des typologies d'espèces en fonction de leurs structures spatiales (ce qui n'a presque jamais été fait ; cf. § 2.2.3.), à la définition d'assemblages d'espèces sous contraintes de la structure spatiale (e.g. Méot et al. 1993 ou Ollier 2004), comme à l'identification des "échelles"³¹ spatiales les plus pertinentes pour définir ces assemblages.

³¹ A noter au passage que le terme "échelle" est employé ici conformément à un usage actuel fréquent, mais sans qu'un lien étroit avec les définitions discutées au § 2.2.3. de la partie III ne soit garanti quelle que soit la méthode d'analyse spatiale sous-jacente (en particulier en ce qui concerne le variogramme).

Tous ces aspects relèvent du traitement d'un "cube" de données "espèces x échantillons x échelles" (Figure 9), vision inspirée de l'article pionnier de Noy-Meir et Anderson (1971) qui pose les objectifs assignables à l'ordination multi-échelles (*multiscale ordination*, MSO). Ce champ méthodologique n'a eu qu'une application limitée dans l'étude de la végétation, peut-être parce que les écrits fondateurs, malgré leurs mérites (*ibid.* ; Ver-Hoeff et Glenn-Lewin 1989) posaient le problème par rapport à une seule méthode d'ordination (l'ACP) et pour des analyses de structures spatiales (Hill 1973 ; Greig-Smith 1983) réclamant des données régulièrement enregistrées sur lattice ou transect. La flexibilité sur les méthodes d'ordination est envisageable quelle que soit la méthode d'analyse des structures spatiales (Couteron et Ollier 2005) ; mais le variogramme multivariés permet, de plus, d'envisager un schéma beaucoup plus flexible en termes de données. Au-delà de la seule variographie descriptive ou analytique, il pourrait peut-être permettre d'envisager des formes d'inférence géostatistique (de type krigeage ; Wackernagel 1998) pour l'étude des assemblages d'espèces et de leur diversité.

Figure 9 : Vision tridimensionnelle de l'analyse multi-échelles des assemblages d'espèces

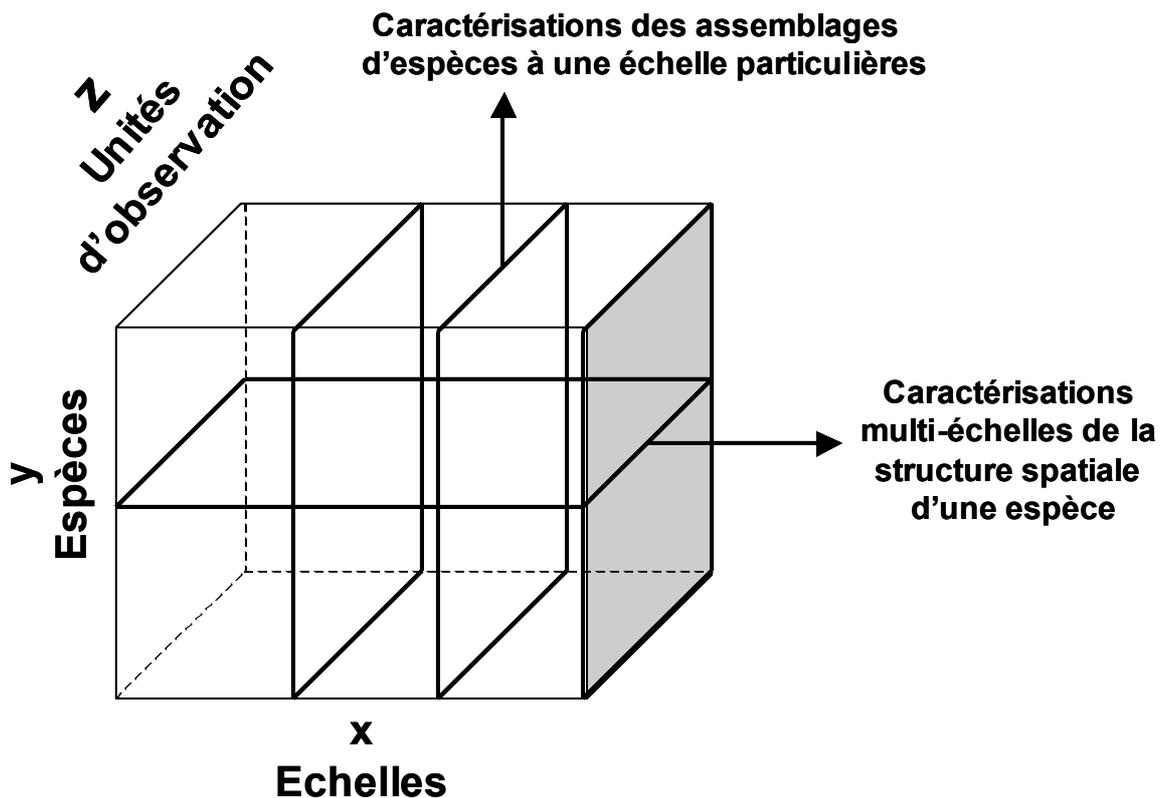


Schéma inspirée de Noy-Meir & Anderson (1971). Pour chaque plan, vertical comme horizontal, il y a de nombreuses méthodes possibles, d'où le pluriel "caractérisations". La comparaison entre plusieurs plans verticaux revient (entre autres) à étudier comment les inter-relations entre espèces changent avec l'échelle (taille de l'U.O. ou classes de distances entre U.O.). En considérant plusieurs plans horizontaux, on peut (entre autres) faire une typologie d'espèces sur la base de leur structures spatiales, elles-mêmes caractérisables de multiples façons.

2.3.3.2. Un cadre théorique pour une variété d'analyses ?

Néanmoins, dans ce grand domaine encore très ouvert, d'autres pistes ou alternatives sont envisageables. Comme toujours, comparer leurs intérêts relatifs n'aura de sens que par rapport à des objectifs bien définis, en rapport avec des types de données et des priorités thématiques : localiser des écotones ou des limites biogéographiques n'appelle vraisemblablement pas la même méthode que définir et cartographier des gradients multi-spécifiques! Par contre, il ne peut qu'être intéressant et utile de se représenter les alternatives méthodologiques dans un cadre théorique cohérent, de façon à pouvoir comparer leurs propriétés intrinsèques, indépendamment des données³². Il ne s'agit pas là que de pure satisfaction intellectuelle : comparer les résultats d'études écologiques, réalisées par des auteurs différents et usant de méthodes variées, de façon à atteindre un plus grand niveau de généralité dans les conclusions (méta-analyse), demandera d'être capable de resituer les méthodes les unes par rapport aux autres et d'apprécier leurs forces et faiblesses respectives au regard des objectifs thématiques affichés.

Le concept d'ordination "multi-métriques" (tel que formulé par D. Chessel, comm. orale³³), paraît contenir un important potentiel de généralisation et de clarification méthodologique, potentiel qui reste encore largement à explorer. Ce concept est basé sur l'expression de la distribution géographique des unités d'observations par le biais de "matrices de voisinage" (Lebart 1969 *in* Lebart et al. 1995), dont la définition fixe les "échelles" de l'analyse. (On peut, par exemple, considérer une famille de matrices définissant des voisinages de taille croissante³⁴.) A chaque échelle, on peut définir une matrice de variance/covariance entre les variables étudiées (par exemple les abondances d'espèces), si bien que les méthodes d'analyse multi-tableaux (Lavit et al. 1994) autorisent la comparaison systématique de ces matrices. Cette logique permet d'intégrer plusieurs méthodes "classiques" d'étude des structures spatiales. Nous y faisons référence en ce qui concerne le variogramme (Appendice de Coutron et Ollier 2005 ; publication fournie à la fin) mais sans évoquer le potentiel considérable de l'analyse multi-tableaux. (Chaque chose en son temps !) La typologie des structures spatiales réalisée au travers du "scalogramme" de Haar par Ollier et al. (2003 ; cf. § 2.2.3.) explicite aussi les matrices de voisinage pour en déduire une "normalisation" entre les échelles (voir Ollier 2004 pour une discussion détaillée). Sans celle-ci, les échelles grossières risquent fort de dominer l'analyse et de réduire les résultats à quelques trivialisations non stationnaires. L'absence de normalisation dans les méthodes "historiques" de MSO explique peut-être le faible succès qu'elles ont rencontré, du fait de premières applications guère informatives. L'autre intérêt d'un cadre théorique fondé sur les matrices de voisinage est que ces dernières peuvent très bien exprimer des voisinages topologiques basés sur autre chose que des distances spatiales. Ceci permet donc d'envisager des applications traitant, par exemple, de l'étude de la variabilité d'attributs bionomiques ("traits de vie") le long d'arbres phylogénétiques ou taxonomiques, pour peu que ces derniers se voient munis de relations topologiques idoines.

Une autre vision de l'analyse multivariée spatialement explicite, potentiellement tout aussi intégratrice, est de recourir à une "*transformation*", au sens d'une projection sur les vecteurs

³² Perversion courante en écologie quantitative : prétendre comparer des méthodes à partir de jeux de données sans grande généralité (et souvent simulés).

³³ Chessel D. *Ordination multi-métriques*. présentation orale à un séminaire informel tenu en 2001 à l'Université C.B. Lyon 1.

³⁴ Dans cet exemple, chaque échelle correspond à une taille de voisinage.

d'une base orthonormée spatialement explicite, pour analyser et comparer des structures spatiales plurispécifiques. On peut, bien sûr, penser à des bases prédéfinies, parmi lesquelles celle des fonctions périodiques de Fourier constitue une candidate respectable, bien que présentant de nombreuses contraintes. (Son avatar en "vagues carrées" que constitue la transformée de Walsh-Hadamard³⁵ mériterait peut-être plus d'intérêt pour l'étude des comptages d'individus végétaux.) Keitt et Urban (2005) utilisent le schéma hiérarchique "classique" de décomposition en ondelettes (Burrus et al. 1998) pour étudier les relations espèces-milieus, mais la contrainte de niveaux hiérarchiques dyadiques paraît excessive³⁶. Quoi qu'il en soit, il est clair que, en évoquant le recours à des bases spatiales, nous nous retrouvons dans une logique très proche de celle qui a été développée au § 2.2.3., à ceci près que nous envisageons ici des données plus complexes (multivariées), que nous nous posons aussi la question de l'ordination spatialement contrainte (Ollier 2004), et pas seulement celle de la typologie des structures spatiales ; et que nous prétendons aborder des jeux de données dont les unités d'observation peuvent avoir une distribution spatiale irrégulière, et pas seulement des lattices ou des transects réguliers. Ceci fait beaucoup de choses en plus et beaucoup de questions intéressantes pour l'avenir ; et, en tout premier lieu celles relatives au choix ou à la construction de la base spatiale.

En effet, les bases prédéfinies apparaissent *a priori* peu attractives en présence d'une distribution irrégulière des unités d'observation puisque, dans ce cas, leurs vecteurs ne sont plus orthogonaux et ne réalisent plus une partition de la variance d'un ensemble de variables étudiées. L'alternative peut être de construire des bases spatiales orthonormées, spécifiques au jeu de données, en diagonalisant une matrice de voisinage entre les unités d'observation (Sabatier *et al.* 1993 ; Lincy 2003). Le principe dépasse, bien sûr, le seul espace géographique, puisqu'une démarche analogue (mais pas strictement homologue) vient d'être appliquée (Ollier et al. 2005) à l'étude de la variance d'une variable le long d'un arbre phylogénétique. Néanmoins, dès lors que la diagonalisation traite d'une relation de voisinage unique, il ne s'agit plus, à strictement parler, d'une logique multi-échelles. Par contre, on peut espérer, dès lors que la distribution spatiale des observations n'est pas excessivement irrégulière, que la structure spatiale des vecteurs propres de la matrice de voisinage soit relativement explicite en termes de granulosité et d'anisotropie. Borcard et al. (2004) ont récemment proposé une méthode, basée sur la diagonalisation d'une matrice de voisinage. Bien qu'étant susceptible d'acquérir une certaine influence auprès des écologues, cette méthode semble présenter des défauts trop importants pour pouvoir être considérée comme une voie d'avenir satisfaisante³⁷. La question est donc encore relativement ouverte.

2.4. Mise en perspective : structures spatiales, données et modèles

Du point de vue de la science de la végétation (*vegetation science*) dont je relève, les intéressantes questions méthodologiques précédentes se doivent, *in fine*, de concourir à une meilleure compréhension des processus déterminant les modalités de distribution spatiales des espèces ou des assemblages d'espèces. En particulier, mon objectif est d'utiliser ces méthodes pour traiter ces questions dans une réelle perspective multi-échelles ; de façon à aborder des

³⁵ A noter que celle-ci peut être aussi définie à partir d'un "paquet d'ondelettes" construit à partir de l'ondelette de Haar Misiti et al. 1996)

³⁶ Puisqu'elle pose à peu près les mêmes exigences et contraintes que l'analyse "historique" de Greig-Smith.

³⁷ La méthode procède à une suppression d'une partie des vecteurs propres de la matrice de voisinage, sur la base d'un seuil arbitraire de variance, ce qui rend les résultats difficiles d'interprétation, en particulier pour ce qui est de l'étude des relations entre assemblages d'espèces et facteurs du milieu (qu'elle prétend pourtant aborder en priorité).

échelles spatiales "macro-écologiques" (Brown 1995), incluant le paysage ou la région biogéographique, qui sont, jusqu'à présent, souvent restées hors de portée de l'écologie quantitative. Moyennant quoi, le travail méthodologique concernant l'analyse des structures spatiales ne se traduira par de réelles avancées thématiques que s'il est étroitement couplé à l'acquisition de nouvelles données, qu'elles proviennent de la télédétection comme du terrain, ainsi qu'à la définition et à l'usage de modèles dynamiques visant à expliciter de grandes hypothèses écologiques relatives à l'origine, à la diffusion et à la coexistence des espèces végétales (Figure 6). A noter que la vision intégratrice du programme PFTH nous amène à plutôt privilégier les modèles de communautés par rapport aux modèles d'espèces particulières.

Un tel couplage va, bien-sûr, au-delà d'un projet individuel, fût-il mené en partenariat, et n'est concevable qu'au travers de l'effort collectif de longue haleine que représente le projet PFTH.

2.4.1. Données et modèles de "niche"

Du point de vue des données, une première contribution de l'analyse spatiale est de fournir de nouveaux descripteurs écologiques, plus élaborés que certaines variables initiales. Ceci est particulièrement vrai dans le cas des données de télédétection qui, au départ, ne recèlent qu'un faible niveau d'information thématique avérée. Nous avons vu que l'analyse texturale est à même de "transformer"³⁸ ces données en de nouvelles variables, qui peuvent être étroitement liées à la topographie du territoire ou à la structure du peuplement forestier (cf. § 2.2.3.) ; et, ce faisant, devenir des descripteurs écologiques susceptibles d'être cartographiés sur des étendues excédant largement les possibilités du travail de terrain. La définition et la cartographie des variables exprimant la structure du paysage (Turner et al. 2001) et, plus particulièrement, la plus ou moins grande fragmentation des massifs forestiers relève aussi de la notion générale de transformée texturale (Haralick 1979). Cependant cette thématique se prête beaucoup plus facilement aux approches "classiques" (Turner et al. 2001), basées sur des seuillages binaires (e.g. forêt vs. non-forêt) et sur l'analyse de la distribution spatiale des catégories résultantes.

Pour ce qui est du couplage avec les acquisitions de données, on peut dire que la systématisation des analyses de structures spatiales est directement à même d'orienter les futurs efforts de terrain vers plus d'efficacité et de pertinence, en faisant apparaître les points faibles des jeux de données existants (*gap analysis*), en terme d'homogénéité géographique de la distribution des observations, comme en terme d'équilibre par rapport à la variabilité des principaux descripteurs écologiques ; et, de façon plus subtile, de renseigner sur le niveau de confusion pouvant résulter de biais géographiques dans l'échantillonnage des descripteurs écologiques. Cet aspect est essentiel pour ce qui est de la compréhension et de la modélisation des répartitions spatiales des espèces. C'est en partant de cette constatation que, dans le cadre du projet DIME³⁹, un protocole d'échantillonnage novateur a pu être défini, à partir des résultats d'une parcelle de 10 ha (Pélissier et al. 2003), pour évaluer dans les meilleures conditions possibles les variations d'assemblages d'espèces (diversité bêta) en fonction d'une typologie de situations géomorphologiques (à l'échelle d'un massif forestier de 8.000 ha, Montagne Plomb, Guyane). Réaliser des échantillonnages complémentaires, en référence

³⁸ Il s'agit bien d'une "transformée texturale", au sens d'Haralick (1979).

³⁹ DIME : Diversité multi-échelles, spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise. Projet (2002-2006) sur financement du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (MEDD)

explicite à un nombre limité de descripteurs écologiques, est une condition nécessaire pour que le plein potentiel des modèles de niche et de décomposition de la diversité puisse être évalué, et pour que ces derniers puissent, éventuellement, être appliqués dans une optique réellement prédictive (Guisans et al. 2002). Ce faisant, ce potentiel se devra aussi d'être évalué en référence aux prédictions des modèles alternatifs "neutralistes".

2.4.2. Structures spatiales et modèles neutralistes

En s'inspirant des acquis de la génétique des populations, des théoriciens de l'écologie des communautés ont proposé ces dernières années un certain nombre de modèles, dits "neutralistes" car négligeant en première approche les interactions entre espèces et leurs réactions aux facteurs environnementaux. Ces modèles visent à prédire la diversité des communautés écologiques locales au travers d'une dynamique d'extinction et d'immigration résultant de la dispersion limitée des espèces (fonctionnement en méta-communautés e.g. Hubbell 2001 ; Chave et Leigh 2002 ; Chave 2004). Ces modèles neutres se sont révélés étonnamment performants pour expliquer les distributions d'abondance d'espèces ainsi que les courbes d'accumulation du nombre d'espèces en fonction de la taille de l'échantillon ou de la surface échantillonnée (courbe aire-espèces ; Hubbell 2001). Cela étant, les comparaisons entre prédictions neutralistes et données observées sont restées peu nombreuses et souvent limitées à un petit nombre de sites, ce qui n'a pas empêché de détecter, déjà, des cas de non-adéquation entre réalité et prédictions. De fait, ces modèles n'ont pas la prétention d'être autre chose qu'une "hypothèse nulle", certes beaucoup plus élaborée et donc informative que celles "d'absence complète de structure spatiale", très peu réaliste, qui a été jusque-là principalement utilisée dans l'étude des relations entre espèces et facteurs du milieu (voir néanmoins, entre autres, Harms et al. 2001 et Keitt et al. 2002).

L'enjeu des études ultérieures ne doit donc pas être vu comme celui d'une "falsification"⁴⁰ des modèles neutralistes, mais plutôt comme celui d'une analyse pertinente des éventuelles déviations des données par rapports aux prédictions de ces modèles et, entre autres, d'une mise en relation de ces déviations avec des facteurs environnementaux. Réciproquement, on pourrait tout aussi bien s'employer à tester la performance de modèles basés sur les facteurs environnementaux à l'aune de l'hypothèse nulle neutraliste, ce qui n'a encore jamais été fait mais se devra sans doute de l'être. Quel que soit l'angle d'attaque envisagé, établir un lien conceptuel entre ces deux approches, historiquement distinctes, sera dans les années à venir un des enjeux intellectuels de l'écologie des communautés⁴¹.

Plus concrètement, et de notre point de vue, établir ce lien supposera d'apprendre à exprimer les prédictions neutralistes dans le langage des méthodes analytiques que nous utilisons ou que nous développons pour l'analyse spatialement explicite des assemblages d'espèces et de leurs relations avec les facteurs environnementaux (cf. plus haut). Par exemple, ceci voudra dire être capable de préciser quelle est la forme que l'on doit attendre de la distribution des valeurs propres de l'AFC d'une communauté générée selon certaines hypothèses neutralistes, quelle est la forme attendue pour son variogramme multivarié (Couteron et Ollier 2005), ou quel est le pouvoir explicatif moyen d'un descripteur structuré dans l'espace par rapport aux

⁴⁰ Voir Chave (2004) pour une discussion détaillée et argumentée de ce point

⁴¹ Ce sera un des points importants du projet OSDA « organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales » (2006-2008, financement MEDD) qui sera une des lignes structurantes de nos actions dans les années à venir.

occurrences des espèces d'une telle communauté neutre. Ces questions n'ont pour l'instant aucune réponse précise - explicite ou empirique (basée sur des simulations) -, ce qui limite l'usage des hypothèses nulles neutralistes pour l'analyse des données existantes. En effet, la modélisation neutraliste s'est, jusque-là, surtout attachée à rendre compte de la distribution moyenne d'abondance des espèces, qui sous-tend le calcul de la diversité alpha, alors que la diversité bêta, fondamentalement basée sur les variations inter-échantillons de la distribution d'abondance, n'a fait l'objet que de peu d'attention. Pourtant, une intégration explicite de la vision neutraliste dans le processus d'analyse/modélisation des relations espèces-environnement semble possible à court terme. Ainsi, la contribution de Chave et Leigh (2002) ouvre clairement la voie en proposant une formulation de la diversité bêta (explicite et dérivant de l'indice de Simpson) telle qu'attendue sous des hypothèses neutralistes. Plus récemment, He (2005) a établi la relation entre le "nombre de diversité" de Hubbell (2001) et ce même indice de Simpson, ce qui laisse entrevoir, à court terme, une possibilité d'unification des points de vue, avec intégration d'attendus neutralistes dans le cadre d'analyse de l'organisation spatiale de la biodiversité que nous utilisons (Couteron et Pélissier 2004 ; Couteron et Ollier 2005).

2.4.3. Mise en œuvre en dans les Ghâts occidentaux de l'Inde

La région des Ghâts occidentaux de l'Inde est marquée par plusieurs gradients climatiques forts (Pascal 1988). Un premier gradient correspond à la diminution des précipitations totales annuelles et à l'augmentation de la durée de la saison sèche, qui passe de moins d'un mois à plus de 6 mois par an avec l'augmentation de la latitude. Ce gradient, qui s'exprime sur une distance de plus de 1000 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 de courtes distances (quelques dizaines de kilomètres), correspond à la diminution rapide des pluies de moussons avec le franchissement de la crête des Ghâts, et l'opposition entre versants "au vent" et "sous le vent". Le troisième gradient marque la diminution des températures avec l'altitude qui varie entre 0 et 2600 m. Les forêts tropicales humides 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 taux d'endémisme spécifique exceptionnellement élevé (plus de 50% des espèces d'arbres ; Ramesh et Pascal 1997).

L'interaction de ces gradients environnementaux détermine des types forestiers variés, bien définis du point de vue de leurs espèces dominantes, de leurs inter-relations dynamiques, ainsi que de leurs formes de dégradation anthropique (Pascal 1988). L'effort de collection et d'organisation systématique des données, impulsé dès les années 70 par J.-P. Pascal et poursuivi depuis par l'IFP (en particulier autour des travaux de B.R. Ramesh) permet aujourd'hui de pouvoir aborder des questions d'écologie spatiale à des échelles variées. Ceci ne dispense bien sûr pas de recueils complémentaires de données.

A l'échelle du peuplement, il est possible de s'appuyer sur les données d'un site permanent (Uppangala), dont la dynamique (croissance du diamètre des arbres, mortalité, apparition de nouveaux arbres) est suivie depuis 15 ans par l'IFP. Celles-ci seront mises à contribution pour tester si un modèle neutraliste est à même de rendre compte du nombre d'espèces apparues en 15 ans dans le dispositif. Dans le cadre d'un projet *fédérateur* pour l'équipe "organisation et dynamique des peuplements et paysages" d'AMAP, les données de croissance en diamètre

seront aussi utilisées pour définir et calibrer un modèle de croissance de peuplements forestiers restituant de façon explicite le développement tridimensionnel des arbres et leurs interactions compétitives pour l'accès à la lumière et à l'espace. Les principales fonctions de ce modèle, inspirées de travaux préalables en Indonésie (G. Vincent)⁴², se voudront génériques et intégrées dans la bibliothèque de programmes Capsis⁴³.

A l'échelle de certaines régions écologiques, des relevés floristiques (acquis ou à réaliser) pourront permettre de mesurer l'effet de la structure du paysage, notamment de la fragmentation anthropique (importante dans beaucoup d'endroits des Ghâts), sur la composition floristique de fragments forestiers situés en conditions climatiques/géologiques homogènes. L'analyse de la texture de canopée sera utile pour systématiquement évaluer la structure des peuplements forestiers, et donc le niveau de perturbation, dans les fragments pris en compte.

A l'échelle des Ghâts et du grand gradient latitudinal, l'analyse des données "d'occurrences"⁴⁴ des espèces arborées (Ramesh et Pascal 1997) peut permettre une mesure explicite de la part de diversité attribuable aux facteurs environnementaux (Couteron et Pélissier 2004). Un modèle neutraliste à dispersion limitée pourra être implémenté pour tester les hypothèses selon lesquelles l'extrême sud des Ghâts aurait été un centre de spéciation et/ou un refuge durant les périodes les plus sèches du quaternaire. Des cartes régionales de diversité alpha et bêta pourront aussi être réalisées sur une base rigoureuse. Ce type de carte n'a encore jamais été produit dans le monde par manque simultané d'un cadre méthodologique, maintenant disponible moyennant quelques raffinements (cf. § 2.3.1.), et de données adéquates, le jeu de l'IFP étant unique de par son ampleur dans le monde tropical.

Les Ghâts occidentaux de l'Inde, de par leurs caractéristiques naturelles et l'investissement antérieur de l'IFP, constituent donc un cadre particulièrement favorable pour mener à bien des travaux d'écologie spatiale à différentes échelles emboîtées. Le travail méthodologique se veut suffisamment générique pour couvrir différentes parties du monde tropical et s'enrichir d'applications guyanaises et indiennes. Du point de vue des théories sur la diversité et la nature des communautés végétales, la comparaison de résultats obtenus dans ces deux contextes biogéographiques contrastés devrait, à moyen terme, se révéler particulièrement riche d'enseignements. L'intuition voudrait que la Guyane présente des communautés végétales modérément contraintes par leur environnement et marquées par la dynamique des populations (y compris des formes de dérive neutraliste) ; alors que les connaissances déjà acquises sur les Ghâts occidentaux suggèrent plutôt un niveau conséquent de contrôle environnemental. Mais bien des questions restent ouvertes dans les deux cas et rien n'oblige la réalité à être conforme à nos intuitions. Rendez-vous dans quelques années ...

⁴² <http://www.worldagroforestry.org/Sea/Products/AFModels>

⁴³ <http://amap.cirad.fr/presentation/programmes/amap/logiciels/capsis.shtml>

⁴⁴ Rappelons qu'e l'on entend par-là l'observation d'une espèce particulière en une localisation géo-référencée

3. En guise de conclusion

Dans cette quatrième partie, j'ai d'abord exposé les grandes lignes d'un projet de recherche *collectif*, envisagé comme un effort de longue haleine (disons, à l'échelle d'une décennie), *qui vise à permettre l'étude des communautés végétales tropicales dans des perspectives macro-écologiques, et à l'inscrire dans la dynamique d'une écologie spatiale encore en plein développement*. Cette vision, bien que personnelle par certains aspects, est aussi le fruit de plusieurs années de collaborations avec mes collègues de l'UMR AMAP, impliqués dans ce projet. Il me semble que ce dernier devrait pouvoir aussi susciter des collaborations fortes au-delà des limites de l'UMR, en particulier sous la forme de réseaux internationaux. (Le partenariat entre AMAP et l'IFP en est un premier exemple.) Dans l'avenir, je resterai disponible pour animer le travail autour de certaines thématiques ou dans le cadre de certains de ces réseaux.

Pour ce qui est de ma contribution scientifique à ce projet, j'ai préféré l'aborder en restant très proche des thèmes et des objets sur lesquels je travaille actuellement, et je n'ai pas souhaité me laisser entraîner trop loin, que ce soit sur le plan de la chronologie ou des thèmes. Le travail de recherche me semble, par nature, marqué du sceau de l'incertain. *Rien d'un tant soit peu novateur (et non trivial) ne peut être prétendu faisable tant qu'il n'a pas été réalisé*. Et ce qui paraît particulièrement intéressant ou prometteur, aujourd'hui, peut très bien se révéler, demain, banal car rapidement maîtrisé ou, au contraire, sans issue. Réactivité et flexibilité me paraissent des nécessités, ce qui ne veut pas dire sombrer dans un opportunisme incohérent. S'intéresser aux méthodes permet, dans une certaine mesure, de concilier continuité intellectuelle et flexibilité thématique : le fait que je n'ai pas parlé de gène ne m'empêche pas de savoir que, là où je prétends étudier des distributions spatiales d'espèces ou de taxons, je pourrais tout autant étudier des distributions spatiales d'allèles (pour certaines méthodes, ce genre d'application a pu être antérieur à d'autres ...). Il ne serait pas difficile de multiplier les exemples dans cette veine. Ne pas être rivé à une programmation personnelle étroite est aussi un gage de bonne insertion dans un collectif, car une juxtaposition de projets individuels ne couvrira jamais toutes les priorités d'un projet d'équipe.

Mon cadre à 10 ans est celui du projet collectif, même si je sais que ce dernier demandera des réajustements réguliers, voire des réorientations, en fonction de ses réalisations, de ses échecs et des évolutions du contexte scientifique général. La vérité est que l'on sait peu de choses sur les forêts tropicales, et que l'effort de recherche qui leur est consacré est dérisoire - et, qui plus est, parfois gaspillé. Le peu que la communauté scientifique estime savoir est souvent lié à des sites très spécifiques, pouvant à peine prétendre être représentatifs des entités biogéographiques particulières où ils se trouvent. "Couvrir" l'espace tropical, fût-ce dans des formes assez descriptives, reste donc une nécessité, ne serait-ce que pour avoir une idée de la gamme des structures et des processus qu'il est susceptible de receler (Burke et Lauenroth 2002) et des enseignements qu'il peut apporter à l'écologie générale. Il ne faut pas tarder, car la réalité, qui est encore accessible aujourd'hui, sera amoindrie et transformée demain. Cela ne veut pas dire qu'elle sera inintéressante à étudier, mais qu'elle ne pourra plus livrer qu'une vision distordue et incomplète de ses propriétés originelles. Il y a dans l'écologie tropicale d'aujourd'hui des points communs avec l'archéologie d'urgence, même si les enjeux ultimes de toute science se placent au-delà du seul recensement d'objets ou de faits.

Les avancées technologiques devraient pouvoir nous aider à faire plus en moins de temps, et à dépasser plus rapidement le stade de la seule description. Bientôt la télédétection nous inondera de mesures physiques en tous genres, qu'il ne "restera plus qu'à" mettre en relation avec des faits écologiques ; l'informatisation des collections biologiques existantes de par le monde permettra la mobilisation rapide des données disponibles sur un espace ou un sujet ; l'informatique de terrain facilitera le processus de détermination botanique, en rapidité et en fiabilité, mais sans pour autant supprimer le goulot d'étranglement que représente le travail des taxonomistes qualifiés, bien trop rares de nos jours.

Ces avancées technologiques, en permettant d'accéder à plus de données, plus vite, confirmeront rapidement l'enjeu du travail méthodologique à l'interface entre données, modèles écologiques et statistiques spatiales..

4. Références citées dans les parties III et IV

- Ares J., Del Valle H. et Bisigato A. (2003) Detection of process-related changes in plant patterns at extended spatial scales during early dryland desertification. *Global Change Biology* 9, 1643-1659.
- Asner G.P. et Warner A.S. (2003) Canopy shadow in IKONOS satellite observations of tropical forests and savannas. *Remote Sensing of Environment* 87, 521-533.
- Barbier N., Couteron P., Deblauwe V., Lejoly J., Lejeune O. (2006) Self-organized vegetation patterning as a fingerprint of climate and human impact on semiarid ecosystems. *Journal of Ecology* 94, 537-547.
- Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C. et Tuomisto H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85, 1826-1832
- Brix A., Senoussi R., Couteron P. et Chadœuf J. (2001) Assessing goodness of fit of spatially inhomogeneous Poisson processes. *Biometrika* 88, 487-497
- Brown J.H. (1995) *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Burke I.C. et Lauenroth W. K.. (2002) Ecosystem ecology at regional scales. *Ecology* 83, 305-306.
- Burrus, C.S., Gopinath, R.A., Guo Haitao (1998) *Introduction to wavelets and wavelet transforms. A primer*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Clausi, D.A. et Huang Deng (2003) Design-based texture feature fusion using Gabor filters and co-occurrence probabilities. *IEEE transactions on image processing* 14, 925-936.
- Chave J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7, 241-253.
- Chave J. et Leigh E.G. Jr. (2002) A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* 62, 153-168.
- Chessel D. (1978) Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In: *Biométrie et écologie* (eds Legay J.M. et Tomassone R.), pp. 45-136. Société Française de Biométrie.
- Chessel D. (1992) *Echanges interdisciplinaires en analyse des données écologiques*. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches, Université C.B. Lyon 1.
- Clements F.E. (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24, 252-284
- Couteron P. et Kokou K. (1997) Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. *Plant Ecology* 132, 211-227
- Couteron P. (1997) Les secteurs intermédiaires entre domaines soudanien et sahélien en Afrique Occidentale. Simples transitions ou réalités à part entière? In: *Phytogéographie tropicale, réalités et perspectives* (eds Guillaumet J.L., Belin M. et Puig H.), pp. 39-50. ORSTOM, Paris.
- Couteron P. (1998) Relations spatiales entre individus et structure d'ensemble dans des peuplements ligneux soudano-sahéliens au nord-ouest du Burkina Faso. Thèse de doctorat de Université Paul Sabatier; Toulouse III, 223 p.
- Couteron P., Mahamane A., Ouedraogo P. et Seghier J. (2000) Differences between banded thickets (tiger bush) at two sites in West Africa. *Journal of Vegetation Science* 11, 321-328

- Couteron P. (2001) Using spectral analysis to confront distributions of individual species with an overall periodic pattern in semi-arid vegetation. *Plant Ecology* 156, 229-243
- Couteron P. et Lejeune O. (2001) Periodic spotted patterns in semiarid vegetation explained by a propagation-inhibition model. *Journal of Ecology* 89, 616-628
- 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., Seghieri J. et Chadœuf J. (2003) A test for spatial relationships between neighbouring plants in plots of heterogeneous vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14, 163-172
- Couteron P., Pélissier R., Mapaga D., Molino J.-F. et Teillier L. (2003) Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 172, 89-108
- Couteron P. et Pélissier R. (2004) Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos* 107, 215-221
- Couteron P. et Ollier S. (2005) A generalized, variogram-based framework for multiscale ordination. *Ecology* 86, 828-834
- Couteron P., Barbier N. et Gautier D. (2005) Textural ordination based on Fourier spectral decomposition: a method to analyze and compare landscape patterns. *Landscape Ecology* sous presse,
- Couteron P., Pélissier R., Nicolini E.-A. et Paget D. (2005) Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high resolution canopy images. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1121-1128.
- Crawley M.J. et May R.M. (1987) Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials. *Journal of theoretical biology*, 125, 475-489.
- Dale M.R.T. (2000) *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Daugman J.G. (1988) Complete discrete 2-D Gabor transforms by neural networks for image analysis and compression. *IEEE Transactions on acoustics, speech and signal processing* 16, 1169-1179
- Davies T.J., Barraclough T.G., Chase M.W., Soltis P.S., Soltis D.E. et Savolainen V. (2004) Darwin's abominable mystery: insight from a supertree of the angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 10, 1904-1909.
- De Wasseige, C. et Defourny, P. (2002) Retrieval of tropical forest structure characteristics from bi-directional reflectance of SPOT images. *Remote Sensing of Environment*, 83, 362-375.
- Diggle P.J. (1983) *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London.
- Diggle P.J. (2000) *Time series. A biostatistical introduction*, 4th edn. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Dunkerley D.L. (1997) Banded vegetation: development under uniform rainfall from a simple cellular automaton model. *Plant Ecology* 129, 103-111
- Esteve J. (1978) Les méthodes d'ordination : éléments pour une discussion. In: *Biométrie et Ecologie*. (eds Legay J.-M. et Tomassone R.), pp. 223-250. Société Française de Biométrie, Paris.
- Forman R.T.T. et Godron M. (1986) *Landscape ecology*. John Wiley, New-York.
- Forman R.T.T. (1995) *Land mosaics : The ecology of landscape and regions*. Cambridge University Press, New-York.

- Gimaret-Carpentier C., Chessel D. et Pascal J.P. (1998) Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* 138, 97-112
- Gell-Mann M. (1994) *The quark and the jaguar. Adventures in the simple and the complex*. Abacus, London, U.K.
- Godron M., Daget Ph., Emberger L., Le Floch E., Long G., Poissonet J., Sauvage Ch. et Wacquant J.-P. (1968) *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. CNRS, Paris.
- Greig-Smith P. (1983) *Quantitative plant ecology*. 3rd edition. Blackwell Science Publishing, Oxford, UK.
- Guisan A., Thomas C.E. Jr. et Hastie T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modeling* 157, 89-100.
- Hanski I. (1994) Spatial scale, patchiness and population dynamics on land. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 343, 19-25
- Haralick R.M. (1979) Statistical and structural approaches to texture. *Proceedings of the IEEE* 67, 786-804
- Harms K.E., Condit R., Hubbel S.P. et Foster R.B. (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89, 947-959
- He F. (2005) Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index. *Ecology letters* 8, 386-390
- Hill M.O. (1973) The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61, 225-235
- Hubbel S. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F. et Van Tongeren O.F.R. (1995) *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kareiva P.M. (1994) Space: the final frontier for ecological theory. *Ecology* 75, 1
- Keitt T.H. (2000) Spectral representation of neutral landscapes. *Landscape Ecology* 15, 479-493
- Keitt T.H., Bjørnstad O.N., Dixon P.M. et Citron-Pousty S. (2002) Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography* 25, 616-625.
- Keitt T.H. et Urban D.L. (2005) Scale-specific inference using wavelets. *Ecology* 86, 2497-2504
- Kumaresan R. (1993) Spectral analysis. In: *Handbook for digital signal processing* (eds Mitra S.K. et Kaiser J.F.), pp. 1143-1169. John Wiley et Sons, New-York.
- Lande R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76, 5-13
- Lavit Ch., Escouffier Y., Sabatier R. et Traissac P. (1994) The ACT (Statis method). *Computational Statistics and Data Analysis* 18, 97-119.
- Lebart L., Morineau A. et Piron M. (1995) *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, Paris.
- Lefever R. et Lejeune O. (1997) On the origin of tiger bush. *Bulletin of Mathematical Biology* 59, 263-294
- Legendre P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74, 1659-1673
- Legendre P. et Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.

- Lejeune O., Couteron P. et Lefever R. (1999) Short range co-operativity competing with long range inhibition explains vegetation patterns. *Acta Oecologica* 20, 171-183
- Lejeune O., Tlidi M. et Couteron P. (2002) Localized vegetation patches: a self-organized response to resource scarcity. *Physical Review E* 66, 010901-1-010901-4
- Levin S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73, 1943-1967
- Lincy J. (2003) Méthodes en analyse multivariée : voisinage et diversité. DEA de Biostatistiques (option : outils et méthodes du biostatisticien), DEA Université de Montpellier II, 43 p.
- Magurran A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London, UK.
- McGlone M.S. (1996) When history matters: scale, time, climate and tree diversity. *Global Ecology and Biodiversity Letters* 5, 309-314.
- Méot A., Chessel D. et Sabatier R. (1993) Opérateurs de voisinage et analyse de données spatio-temporelles. In: *Biométrie et Environnement* (eds Lebreton J.D. et Asselain B.), pp. 45-72.
- Misiti M., Misiti Y., Oppenheim G. et Poggi J.-M. (1996) *Wavelet toolbox, for use with Matlab*. The MathWorks Inc., Natick, MA.
- Monestiez P. (1978) Méthodes de classification automatique sous contraintes spatiales. In: *Biométrie et écologie* (eds Legay J.M. et Tomassone R.), pp. 367-379. Société Française de Biométrie.
- Mugglestone M.A. et Renshaw E. (1998) Detection of geological lineations on aerial photographs using two-dimensional spectral analysis. *Computers et Geosciences* 24, 771-784
- Murray J.D. (1993) *Mathematical biology*, 2ème edn. Springer, Berlin.
- Myers N. (1990) The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. *The environmentalist* 4, 243-256
- Noy-Meir I. et Anderson D. (1971) Multiple pattern analysis or multiscale ordination: towards a vegetation hologram. In: *Statistical ecology: populations, ecosystems, and systems analysis* (eds Patil G. P., Pielou E.C. et Water E.W.), pp. 207-232. Pennsylvania State University Press, University Park, Pennsylvania, USA.
- Odum H.T. (1983) *Systems ecology: an introduction*. Wiley, New-York.
- Oldeman R.A.A. (1990) *Forests: elements of sylvology*. Springer-verlag, Berlin.
- Ollier S., Chessel D., Couteron P., Pélissier R. et Thioulouse J. (2003) Comparing and classifying one-dimensional spatial patterns: an application to laser altimeter profiles. *Remote Sensing of Environment* 85, 453-462
- Ollier S. (2004) Des outils pour l'intégration des contraintes spatiales, temporelles et évolutives en analyse des données écologiques. Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon 1, 200 p.
- Ollier S., Couteron P. et Chessel D. (2005) Orthonormal transform to decompose the variance of a life-history trait across a phylogenetic tree. *Biometrics*, sous presse
- Pascal, J.P. 1988. *Wet evergreen forests of the Western Ghats of India*. Trav. Sec. Sci. Tech., Tome 20bis, Institut Français de Pondichéry, Inde. 345 pp.
- Pavoine S., Dufour A.-B. et Chessel D. 2004. From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: A Double Principal Coordinate Analysis. *Journal of Theoretical Biology* 228, 523-537.

- Pélissier R., Couteron P., Dray S. et Sabatier D. (2003) Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84, 242-251
- Polidori L., Couteron P., Gond V., Proisy C. et Trichon V. (2003) Télédétection et caractérisation des paysages amazoniens. *Revue Forestière Française* n°spécial "connaissance et gestion de la forêt guyanaise", 101-117
- Ramesh B.R. et Pascal J.P. (Geomatix by Nougier C.) (1997) *Atlas of Endemics of the Western Ghats (India). Distribution of tree species in the evergreen and semievergreen forests*. Publications du département d'écologie n°38. Institut Français de Pondicherry, Pondicherry, India.
- Rao C.R. (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21, 24-43
- Rodrigues M.A. (2000) Invariants for pattern recognition and classification. World Scientific, Singapore.
- Ripley B.D. (1977) Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 39, 172-212
- Ripley B.D. (1981) *Spatial statistics*. John Wiley et Sons, New-york.
- Sabatier R., Méot A., Chessel D. et Thioulouse J. (1993) Analyse des données spatio-temporelles et opérateurs de voisinage. In : *Biométrie et Environnement* (eds Lebreton J et Asselain B.), Masson, Paris.
- Sabatier R., Lebreton J.D. et Chessel D. (1989) Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modelling composition data. In: *Multivariate data analysis* (eds Coppi R. et Bolasco S.), pp. 341-352. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands.
- Scheffer M. et Carpenter S.R. (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Evolution and Ecology* 18, 648-656.
- Servant M., Maley J., Turcq B., Absy M.L., Brenac P., Fournier M. et Ledru M.P. (1993) Tropical forest changes during the late quaternary in African and South-American lowlands. *Global Planetary Change* 7, 25-
- Sprugel D.G. (1991) Disturbance, equilibrium and environmental variability: what is 'natural' vegetation in a changing environment. *Biological Conservation* 58, 1-18
- Stoyan D. et Stoyan H. (1995) *Fractals, random shapes and point fields. Methods of geometrical statistics*. J. Wiley et Sons, New-York.
- Tang X. et Stewart W.K. (2000) Optical and sonar image classification: Wavelet packet transform vs Fourier transform. *Computer vision and image understanding* 79, 25-46.
- Thiéry J.M., d'Herbès J.M. et Valentin C. (1995) A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. *Journal of Ecology* 83, 497-507
- Thompson S.K. (2002) *Sampling*. John Wiley et Sons, New-York
- Tilman D. et Kareiva P.M. (1997) *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.
- Tongway D.J., Valentin C. et Seghier J. (2001) *Banded vegetation patterning in arid and semiarid environments. Ecological processes and consequences for management*. Springer, New-York.
- Turner M.G. (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 171-197

Turner M.G., Gardner R.H. and O'Neill R.V. 2001. Landscape ecology in theory and practice. Pattern and process. Springer-Verlag, New York.

Van der Maarel E. (1996) Pattern and process in the plant community: fifty years after A.S. Watt. *Journal of Vegetation Science* 7, 19-28

Ver Hoef J.M. et Glenn-Levin D.C. (1989) Multiscale ordination: a method for detecting pattern at several scales. *Vegetatio* 82, 59-67

Vetaas O.R. (1992) Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3, 337-344

Wackernagel H. (1998) *Multivariate geostatistics*. 2nd completely revised edition. Springer-Verlag, New-York.

Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A. et Donoghue M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 475-505.

Wilson J.B. et Agnew A.D. (1992) Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in ecological research* 23, 263-323

Wilson W.G. et Nisbet R.M. (1997) Cooperation and competition along smooth environmental gradients. *Ecology* 78, 2004-2017

Zonnenveld I.S. (1979) *Land evaluation and land(scape) science*. International Training Center (ITC), Enschede, The Netherlands.

V Capacité d'encadrement de jeunes chercheurs

1. Activités d'enseignement

1.1. Responsabilités de direction ou de coordination d'enseignements

- 2002-2004 Direction d'un département de formation au Centre de Montpellier de l'ENGREF :

Direction d'une équipe de quatre permanents et d'une formation en "Foresterie Rurale et Tropicale" (FRT), suivie par 25 étudiants par an, comme spécialisation de dernière année de la Formation des Ingénieurs Forestiers (6 mois d'enseignements) ou comme option d'un Mastère Spécialisé en Sciences Forestières (8 mois d'enseignements).

- 2003-2004 Contribution au montage d'un Diplôme National de Master en Agronomie (AgroM, CNEARC, ENGREF), intégrant la formation FRT comme spécialisation
- 1989-2004 Membre du conseil d'orientation de la Formation des Ingénieurs Forestiers (ENGREF)
- 1999-2001 Membre du conseil du DEA "Ecosystèmes Continentaux" de l'UPS (Toulouse III)

1.2. Enseignement

- 1988-2004 : formation FRT **service de 120h equivalent-cours** par an :
 - cours en écologie tropicale, inventaire forestier, analyse des données ;
 - encadrement de stages de terrain collectifs en écologie appliquée et foresterie (3 à 4 semaines de terrain chaque année) en Afrique tropicale, donnant lieu à rédaction de rapports collectifs, comme contribution à des études traitant de la cartographie de la végétation, de la conservation, ou de la gestion des ressources forestières (cf. Partie II 2.6., liste des rapports d'étude) ;
 - suivi de mémoires de fin d'étude (6-7 par an) et participation aux jurys (12-15 par an) ;
 - organisation de modules (définition et planification des enseignements délégués à des vacataires)
- 1999-2004 : DEA "Ecologie des Systèmes Continentaux", Univ. Paul Sabatier Toulouse III : "Interactions dynamiques entre plantes herbacées et ligneuses dans les savanes tropicales" (6h de cours par an) ;

- depuis 2005 : DEA et Maîtrise de Biologie, Univ. Libre de Bruxelles : "Méthodes pour l'analyse des structures spatiales de la végétation (12h de cours ; 3h TD).

2. Encadrement doctoral

2.1. Direction, co-direction de thèses de doctorat

2.1.1. Co-directeur de la thèse de doctorat de Nicolas Barbier (2003 – 2005),

Réalisée à l'Université Libre de Bruxelles
 « *Interactions spatiales et auto-organisation des végétations semi-arides* », 125 p.
 Directeur de thèse J. Lejoly

Participation au jury de thèse, le 5 mars 2006 à Bruxelles.

N. Barbier a eu l'opportunité d'entreprendre une thèse dans le cadre de la participation du laboratoire de "Botanique tropicale et de phytosociologie" de l'U.L.B. au projet ECOPAS (Union Européenne) d'appui à la gestion du Parc inter-états ("régional") du "W" (Bénin, Burkina Faso, Niger). Ce projet lui a apporté un soutien logistique appréciable pour les travaux de terrain, mais ne pouvait guère lui fournir d'orientations scientifiques. Avec la grande autonomie qui le caractérise, Nicolas a choisi de se focaliser sur les modalités d'émergence et de fonctionnement des "brousses tachetées", à savoir des végétations semi-arides régulièrement ponctuées de taches de sol nu (la partie nigérienne du parc est particulièrement favorable à l'étude de cette thématique). Ce faisant, son projet de doctorat devenait un prolongement et un approfondissement de ma propre thèse, et c'est assez naturellement, qu'avec l'accord du Pr. J. Lejoly, Nicolas m'a demandé d'être co-directeur ("co-promoteur") de sa thèse. Malgré mes changements d'orientations de recherche, le projet était intellectuellement trop tentant pour que je puisse refuser ...

Ce travail de doctorat, qui est maintenant en passe de s'achever est basé sur : (i) une analyse diachronique (période 1956-1996) des modalités d'apparition des structures périodiques tachetées sous l'influence des sécheresses survenues dans les années 70 et 80 (application systématique de l'analyse texturale par transformée de Fourier à plusieurs jeux de photos aériennes numérisées couvrant une superficie de 3000 km² ; Barbier et al. 2006) ; (ii) une description de systèmes racinaires excavés et un suivi spatio-temporel de la réserve en eau du sol dans deux sites de végétation tachetée, avec l'objectif d'en déduire une mise en évidence de la conjonction d'effets compétitifs à longue portée (prélèvements hydriques) et d'effets coopératifs à courte portée (ombrage), nécessaire à la mise en place d'une structure périodique stable ; (iii) une utilisation de ces résultats pour valider/faire évoluer le modèle d'Oliver Lejeune et de René Lefever.

Couteron P., **Barbier N.** et Gautier D. (2006) Textural ordination based on Fourier spectral decomposition. An application to a semiarid landscape in northern Cameroon. *Landscape Ecology*, 21, 555-567.

Barbier N., Couteron P., Deblauwe V., Lejoly J., Lejeune O. (2006) Self-organized vegetation patterning as a fingerprint of climate and human impact on semiarid ecosystems. *Journal of Ecology* 94, 537-547.

Lefever R., **Barbier N.**, Couteron P., Deblauwe V., et O. Lejeune (2004) Les paysages tigrés et tachetés. *Pour La Science*, Dossier hors série "Les formes de la vie", Juillet-Sept 2004, 67-71.

N. Barbier s'apprête à déposer un dossier de post-doctorat auprès de l'Université d'Oxford (Royaume-Uni)

2.1.2. Co-directeur de la thèse de doctorat de Sébastien Ollier (2001 – 2004)

Réalisée à l'Université Claude Bernard – Lyon 1 :

"*Des outils pour l'intégration des contraintes spatiales, temporelles et évolutives en analyse des données écologiques*", 200 p. plus annexes.

Directeur de thèse : J. Thioulouse.

Participation au jury de thèse le 20 décembre 2004 à Lyon.

Cette thèse peut être vue comme très centrale par rapport aux thèmes de recherche mentionnés aux § 2.3.3. de la partie IV. Sébastien entreprend d'abord un DEA sur les possibilités de traitement des 100.000 km de transects laser réalisés en Guyane par le BRGM, ce qui l'amène à formaliser la question de comparaison des structures spatiales et de "normalisation des métriques" (Ollier et al. 2003 ; Chapitre 2 de la thèse). Les analogies entre étude des structures spatiales et structures phylogénétique (sans oublier la créativité de D. Chessel) l'amènent ensuite à consacrer un important chapitre de cette thèse à ces derniers (Ollier et al., 2005), et finalement, l'article sur le variogramme multivarié (Couteron et Ollier 2005) ne fait qu'effleurer les questions posées par le "cube de données" (Figure 9 de la partie IV), thème sur lequel beaucoup reste à faire.

Ollier S., Couteron P. et Chessel D. (2005) Orthonormal transform to decompose the variance of a life-history trait across a phylogenetic tree. *Biometrics*, sous presse.

Couteron P. et **Ollier S.** (2005) A generalized, variogram-based framework for multiscale ordination. *Ecology*, 86, 828-834.

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

S. Ollier est actuellement enseignant-vacataire auprès de l'Université de Lyon

2.1.3. Co-directeur de la thèse de doctorat de Kouami Kokou (1995 – 1998)

Réalisée à l'Université Montpellier II. *Les mosaïques forestières au sud du Togo : biodiversité, dynamique et activités humaines*. 140 p.

Directeur G. Caballé

Participation au jury de thèse en avril 1998 à Montpellier

La collaboration amicale avec K. Kokou est une longue histoire, dont cette thèse n'a été qu'un chapitre. Pendant plus d'une décennie nous avons sillonné les savanes d'Afrique (cf. liste des rapports d'étude, II § 2.6) et avons, en quelque sorte, "grandi ensemble". Kouami est un botaniste exceptionnel qui a ressenti le besoin et s'est donné les moyens d'inscrire son travail d'étude de la végétation dans un cadre quantitatif. Je ne suis peut-être pas étranger à cette évolution. Cette première co-direction, entreprise avec l'amical accord de G. Caballé, m'a permis, au travers de l'impressionnant travail de terrain de Kouami, d'avoir une première expérience de la problématique des relations entre diversité végétale et fragmentation forestière, et par bien des aspects, cette thèse préfigurait des thèmes que j'aborde actuellement en Inde.

Les résultats de cette thèse furent loin d'être triviaux avec, entre autres, la mise en évidence d'un parallélisme frappant entre les gradients floristiques obtenus, séparément, pour les arbres et les lianes. Ceci aurait justifié une plus ample valorisation de ce travail. Il est vrai que j'avais moi-même une thèse à valoriser, qu'un certain nombre d'éléments méthodologiques n'étaient pas encore en place, et que nous avions, l'un comme l'autre, des fonctions d'enseignant à assurer. Comme souvent, ce ne sont ni les idées, ni l'envie qui manque. Les données sont toujours là : peut-être qu'un jour ...

Kokou K., Couteron P., Martin A. et Caballé G. (2002) Diversity and distribution of lianas and vines in forest fragments of southern Togo. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 57, 3-18.

Couteron P. et Kokou K. (1997) Woody vegetation patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso (West Africa). *Plant Ecology*, 132, 211-227.

K. Kokou est maintenant Maître de Conférences à l'Université de Lomé (Togo)

2.2. Participation à l'encadrement de thèses de doctorat

2.2.1. Contribution au doctorat d'Olivier Lejeune (1999)

Une théorie champ moyen de l'organisation spatio-temporelle des écosystèmes végétaux. Thèse de Docteur en Sciences, Université Libre de Bruxelles, 127 p.

Directeur R. Lefever

Membre du jury en novembre 1999 à Bruxelles.

Les publications suivantes concrétisent ou sont en relation avec les travaux menés autour de ce doctorat :

Couteron P. et **Lejeune O.** (2001) Periodic spotted patterns in semiarid vegetation explained by a propagation-inhibition model. *Journal of Ecology*, 89, 616-628.

Lejeune O., Couteron P. et Lefever R. (1999) Short range cooperativity competing with long range inhibition explains vegetation patterns. *Acta Oecologica*, 20, 171-183.

Je ne mentionne pas les publications ultérieures, car elles ne concernent plus la phase de doctorant d'Olivier. O. Lejeune est actuellement chercheur dans un laboratoire associé à l'Université d'Edinburgh (Royaume Uni).

2.2.2. Contribution au doctorat de Paul Ouedraogo (1997)

Rôle des termites dans la structure et la dynamique d'une brousse tigrée soudano-sahélienne. Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie – Paris VI, 282 p.
Directeur : M. Lepage

Membre du jury en mars 1997 à Paris

Les publications suivantes sont en relation avec des travaux de terrain menés autour de ce doctorat :

Couteron P., Mahamane A., **Ouedraogo P.** et Seghieri, J. (2000) Differences between thickets of banded vegetation in two sites in West Africa. *Journal of Vegetation Science*, 11, 321-328.

Couteron P., Mahamane A. et **Ouedraogo P.** (1996) Analyse de la structure de peuplements ligneux dans un "fourré tigré" au nord Yatenga (Burkina Faso). Etat actuel et conséquences évolutives. *Annales des Sciences Forestières*, 53, 867-884.

P. Ouedraogo est actuellement expert international auprès de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN).

2.3. Participation à des jurys de thèse

En plus des jurys mentionnés ci-dessus

- Zuheir S. (2001) *Diversité végétale et sylviculture : effet de la plantation et de la gestion d'espèces forestières introduites sur la diversité végétale. Etude du cas d'anciennes châtaigneraies des Cévennes, Midi de la France.* Thèse de Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille III, 138 p.
- Zobi C.I. (2002) *Contribution à la gestion sylvicole des forêts humides ivoiriennes à travers l'analyse des dispositifs permanents de Mopri et Irobo.* Thèse de doctorat de l'Université C. Bernard – Lyon 1. 158 p.

3. Direction, co-direction ou contribution à l'encadrement de Diplômes d'Etudes Approfondies (DEA)

- Barbier N. (2003) *Vegetation patterns in semi-arid areas: linking remote sensing to field work*. DEA "Sciences de la vie", Université Libre de Bruxelles.
N. Barbier a ensuite continué en thèse (cf. direction et co-direction de doctorats).
- Lincy J. (2003) *Méthodes en analyse multivariée : voisinage et diversité*. DEA de Biostatistiques (option : outils et méthodes du biostatisticien), DEA Université de Montpellier II, 43 p.
- Ollier S. (2001) *Etude de la 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", Université C. Bernard de Lyon 1, 30 p.

Les travaux de ce DEA ont débouché sur la publication suivante :

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

S. Ollier a ensuite continué en thèse (cf. direction et co-direction de doctorats).

- Mapaga D. (2000) *Valorisations phyto-écologiques des résultats d'un inventaire forestier en forêt tropicale humide (forêt de Counami, Guyane Française)*. DEA "Analyse et modélisation des systèmes biologiques", Université C. Bernard de Lyon 1, 30 p.

Les analyses effectuées durant ce DEA ont ensuite été reprises et complétées pour déboucher sur la publication suivante :

Couteron P., Pélissier R., **Mapaga D.**, Molino J.-F. et Teillier L. (2003) Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 172, 89-108.

- Zobi C. I. (1998) *Aspect de la dynamique de peuplements ligneux dans une savane semi-aride : analyse de données de terrain et première réflexion sur l'adaptation d'un modèle théorique général*. DEA "Analyse et modélisation des systèmes biologiques", Université C. Bernard de Lyon 1, 30 p.

C.I. Zobi a ensuite continué en thèse (cf. participation à des jurys de doctorat).

- Roches C. (1994) *Estimation du couvert forestier par décomposition spectrale du pixel. Application en zone sahélienne (Burkina-Faso)*. Mémoire de DEA "Océan-Atmosphère-Biosphère", Université Paul Sabatier de Toulouse-Ecole Nationale de la Météo.

Quelques temps après (...) les pistes ouvertes durant ce DEA ont pu être explorées plus avant et déboucher sur la publication suivante :

Couteron P., Deshayes M. et **Roches C.** (2001) A flexible approach for woody cover assessment from SPOT HRV XS data in semi-arid West Africa. Application in northern Burkina Faso. *International Journal of Remote Sensing*, 22, 1029-1051.

- Diallo O. I. (1994) *Essai de méthodes de gestion et de régénération des espèces ligneuses de savane par voie végétative : cas de la forêt de Farako (Sikasso) au Mali*. DEA "Ecosystèmes continentaux arides, méditerranéens et montagnards", Universités de Montpellier III et Aix-Marseille I – III, 33 p.

4. Direction de mémoires d'Ingénieurs ou de Diplômes Etudes Supérieures Spécialisées (DESS)

4.1. Diplômes d'Ingénieurs ou de Mastères (conférence des grandes écoles)

Dans le cadre de mes fonctions d'enseignant-chercheur à l'ENGREF (1988-2004), encadrement de nombreux mémoires visant à l'obtention des diplômes suivantes :

- Ingénieur Forestier de l'ENGREF
- Ingénieur du Génie Rural, des Eaux et des Forêts (ENGREF)
- Ingénieur en Agronomie Tropicale (ESAT)
- Mastère spécialisé en sciences forestières (ENGREF)

4.2 Mémoires de DESS

- Prat S. (2002) *Caractérisation de végétations régulières par télédétection à très haute résolution spatiale : application à l'analyse texturale de parcelles viticoles*. DESS "Statistiques et traitement du signal", Université B. Pascal de Clermont-Ferrand, 45 p.
- Bouygues F. (1997) *Caractérisation d'un couvert végétal contrasté par analyses multivariées d'un jeu de données issu de photographies aériennes*. DESS "Méthodes statistiques des industries agricoles, agroalimentaires et pharmaceutiques", Université de Montpellier II, 44 p.
- Viarouge N. (1996) *Contribution à la connaissance de quelques peuplements ligneux dans une petite région agro-pastorale sahélienne : la Province du Soum au nord du Burkina Faso*. DESS "Gestion des systèmes agro-sylvo-pastoraux en zones tropicales", Université Paris XII - Val de Marne, 57 p.

VI Présentation des publications significatives

1. Couteron P. et Lejeune O. (2001) Periodic spotted patterns in semiarid vegetation explained by a propagation-inhibition model. *Journal of Ecology*, 89, 616-628.
2. Couteron P. (2002) Quantifying change in patterned semi-arid vegetation by Fourier analysis of digitised air photographs. *International Journal of Remote Sensing*, 23, 3407-3425.
3. Couteron P., Seghier J. et Chadœuf J. (2003) A test for spatial relationships between neighbouring plants in plots of heterogeneous plant density . *Journal of Vegetation Science*, 14, 163-172.
4. Couteron P. et Pélissier R. (2004) Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos*, 107, 215-221.
5. Couteron P. et Ollier S. (2005) A generalized, variogram-based framework for multiscale ordination. *Ecology*, 86, 828-834.
6. Couteron P., Pélissier R., Nicolini E. et Paget D. (2005) Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high resolution canopy images. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1121-1128.