



**HAL**  
open science

# Quelles dimensions et quels indices d'hétérogénéité privilégier pour l'expérimentation dans les peuplements forestiers mélangés ou irréguliers ?

Thomas Cordonnier, Philippe Dreyfus, Raphaël Trouvé

## ► To cite this version:

Thomas Cordonnier, Philippe Dreyfus, Raphaël Trouvé. Quelles dimensions et quels indices d'hétérogénéité privilégier pour l'expérimentation dans les peuplements forestiers mélangés ou irréguliers ?. *Revue forestière française*, 2012, 64 (6), pp.773-788. 10.4267/2042/51115 . hal-01349140

**HAL Id: hal-01349140**

**<https://hal.science/hal-01349140>**

Submitted on 28 May 2020

**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.

## QUELLES DIMENSIONS ET QUELS INDICES D'HÉTÉROGÉNÉITÉ PRIVILÉGIER POUR L'EXPÉRIMENTATION DANS LES PEUPELEMENTS FORESTIERS MÉLANGÉS OU IRRÉGULIERS ?

THOMAS CORDONNIER – PHILIPPE DREYFUS – RAPHAËL TROUVÉ

En France, les forêts hétérogènes (mêlées ou irrégulières) occupent une place importante. Selon une étude de l'ex-Inventaire forestier national (Morneau *et al.*, 2008), les forêts mêlées constitueraient environ la moitié de nos forêts métropolitaines, les mélanges feuillus à base de chênes étant les plus représentés. Outre cette omniprésence sur le territoire, les forêts hétérogènes offrent des atouts intéressants vis-à-vis de l'adaptation au changement climatique (Legay *et al.*, 2007). Suivant le vieil adage « *Ne pas mettre tous ses œufs dans un même panier* », les forêts hétérogènes pourraient s'avérer dans certains cas un pari gagnant tant sur le versant écologique que sur le versant économique de l'adaptation (Landeau et Landmann, 2008). Malgré l'importance des forêts hétérogènes dans la gestion forestière, il n'existe à ce jour que peu d'éléments permettant de caractériser l'effet relatif des différentes dimensions d'hétérogénéité sur la production et la résilience des peuplements forestiers. Des études récentes réalisées à partir d'observations ont pourtant montré comment différents aspects de l'hétérogénéité, et pas seulement la diversité des espèces, sont susceptibles d'influencer la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Ce constat amène plusieurs questions : quelles sont les dimensions d'hétérogénéité à prendre en compte ? Quels sont les indices permettant de quantifier ces dimensions ? Parmi ces indices, lesquels privilégier dans un cadre expérimental ? Dans cet article, nous tentons d'apporter des éléments de réponse à chacune de ces questions. Nous présentons brièvement quatre dimensions qu'il nous paraît important de considérer dans l'étude des peuplements hétérogènes. Sans viser l'exhaustivité, nous présentons ensuite quelques indices associés à chacune de ces dimensions. Pour terminer, nous donnons des éléments de réflexion sur l'utilisation de ces indices dans des expérimentations où l'on souhaite étudier l'effet d'une ou plusieurs dimensions d'hétérogénéité sur la dynamique et le fonctionnement des peuplements forestiers. L'échelle de réflexion privilégiée est celle du peuplement (surface de l'ordre de un à quelques hectares).

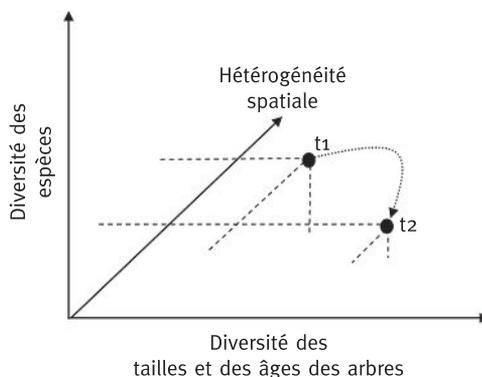
### QUELLES SONT LES DIMENSIONS D'HÉTÉROGÉNÉITÉ À PRENDRE EN COMPTE ?

**Trois dimensions d'hétérogénéité du peuplement : diversité des espèces, diversité des tailles et des âges, hétérogénéité spatiale**

Dans la littérature écologique et forestière, il est classique de décrire l'hétérogénéité des peuplements selon trois dimensions principales (Pommerening, 2002) : diversité des espèces, diversité des tailles et âges des individus et enfin hétérogénéité de leur répartition spatiale. La figure 1 (p. 774) illustre comment tout peuplement peut ainsi être positionné dans l'espace défini par ces

**FIGURE 1** DIMENSIONS CLASSIQUEMENT PRIVILÉGIÉES POUR DÉCRIRE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ D'UN PEUPEMENT : DIVERSITÉ DES ESPÈCES ARBORÉES, DIVERSITÉ DES TAILLES ET DES ÂGES DES ARBRES, HÉTÉROGÉNÉITÉ DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES ARBRES

Tout peuplement peut ainsi être positionné au sein de cet espace à trois dimensions. Au cours du temps, le peuplement évolue d'un niveau d'hétérogénéité à un autre selon sa dynamique propre et selon les interventions sylvicoles appliquées.



trois dimensions. Cette approche offre l'avantage de donner une vision continue de l'hétérogénéité, sans présupposer sur ce qu'il conviendrait d'appeler « homogène » ou « hétérogène ». La dimension « diversité des espèces » représente le nombre d'espèces, leur abondance relative ainsi que leurs différences, qu'elles soient taxonomiques ou fonctionnelles (exemple : pionnières, dryades). L'étude des interactions entre espèces et de leurs conséquences sur la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes constitue, par exemple, un domaine de recherche à part entière en écologie. La dimension « diversité des tailles et des âges » renvoie à la nature des interactions compétitives entre espèces pour l'acquisition des ressources (compétition symétrique, asymétrique) ainsi qu'à l'influence de la taille et de l'âge sur les processus de régénération, croissance et mortalité. Enfin, la dimension « hétérogénéité spatiale » caractérise l'organisation spatiale des arbres ; pour une même diversité d'espèces et une même diversité de taille et d'âge, l'hétérogénéité spatiale est susceptible de moduler, à l'échelle du peuplement, les effets des interactions entre espèces et entre individus. Des études ont montré que chacune de ces dimensions peut influencer (positivement ou négativement, selon les situations) la productivité ou la résilience des écosystèmes forestiers.

### Une autre dimension : l'hétérogénéité spatiale des facteurs pédologiques

Pour compléter ce tableau, il convient d'ajouter une quatrième dimension trop souvent oubliée dans les études expérimentales reliant structure, dynamique et fonctionnement des peuplements : il s'agit de l'hétérogénéité spatiale des conditions stationnelles. Notre propos n'est pas de revenir sur les nombreuses connaissances concernant l'influence du milieu abiotique sur l'évolution des peuplements forestiers, connaissances souvent acquises en comparant des situations contrastées, disjointes dans l'espace, ou sur des gradients à des échelles assez vastes. Nous restons ici dans l'optique d'une expérimentation dont chaque unité (chaque parcelle expérimentale) est un peuplement d'un à quelques hectares. À l'échelle d'une telle unité, et même du dispositif expérimental dans son ensemble, la composante climatique peut généralement être considérée comme homogène. Quant à une hétérogénéité éventuelle de la composante topographique, elle est aisément détectable et, dans un objectif expérimental, elle peut être évitée par le choix du site. Par contre, une hétérogénéité pédologique au sein d'un peuplement (variation spatiale des

caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du sol et de l'humus) est évidemment plus difficile à déceler et évaluer. Or, cette hétérogénéité, parfois présente à une échelle infra-décamétrique, peut entraîner une forte variabilité spatiale de la croissance, de la régénération et de la mortalité des arbres. Une telle source de variabilité n'est pas sans conséquences sur les interactions entre individus et *in fine* sur la dynamique du peuplement (Clark *et al.*, 2010).

Ce sont donc quatre dimensions d'hétérogénéité qu'il convient de considérer pour étudier les relations entre hétérogénéité, dynamique et fonctionnement de peuplements forestiers.

## QUELS SONT LES INDICES ASSOCIÉS AUX DIMENSIONS D'HÉTÉROGÉNÉITÉ DU PEUPEMENT ?

La façon qui paraît la plus simple et la plus naturelle de décrire l'hétérogénéité au sein d'un peuplement consiste à en dresser une carte : carte des arbres, avec indication de leur espèce, de leurs dimensions. Outre le fait que la réalisation d'une telle carte est une opération lourde, qui reste envisageable dans un cadre expérimental, cette information riche a l'inconvénient d'être peu synthétique et donc difficile à comparer, soit avec un autre peuplement, soit pour le même peuplement au fil de son évolution dans le temps ou lors d'un changement instantané engendré par une coupe. Il est par conséquent intéressant de disposer d'indices qui caractérisent telle ou telle dimension d'hétérogénéité d'un peuplement donné, à un stade donné, par une valeur numérique, unique (pour chaque indice). Ces indices peuvent être calculés, selon leur nature et leur définition, à partir de la carte des arbres du peuplement, ou à partir de la liste des caractéristiques de tout ou partie des arbres (échantillon), sans nécessiter de connaître leurs coordonnées.

### Diversité des espèces arborées d'un peuplement forestier

Il s'agit d'une dimension fort étudiée en écologie et liée aux entités « espèces » ou « groupe d'espèces ». Au sein d'un peuplement, cette diversité est aujourd'hui classiquement abordée selon quatre critères :

- la richesse, c'est-à-dire le nombre d'espèces du peuplement,
- l'équitabilité, qui tient compte de l'équilibre des abondances entre espèces,
- la composition, qui exprime l'identité taxonomique des espèces,
- et, enfin, la diversité fonctionnelle reliée à la diversité des traits fonctionnels des espèces.

L'indice de Shannon  $H$  est sans conteste l'indice le plus utilisé pour décrire la diversité des espèces. Cet indice, qui tient compte à la fois de la richesse et de l'équitabilité, prend la forme suivante<sup>(1)</sup> :

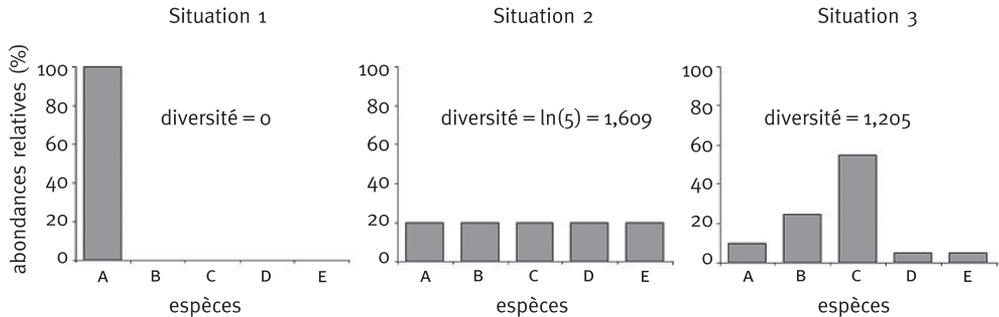
$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \quad (1)$$

où  $p_i$  représente l'abondance relative, c'est-à-dire la proportion, de l'espèce  $i$  (en nombre d'individus ou en surface terrière, en général pour les arbres pré-comptables mais parfois pour une catégorie particulière comme les semis) et  $S$  le nombre d'espèces observées sur un échantillon (figure 2, p. 776). Cet indice vaut  $\ln(S)$  ( $\ln$ : logarithme népérien) lorsque les  $S$  espèces présentent la même abondance relative. Dans le cas d'un échantillon aléatoire de  $n$  individus pris dans un peuplement de diversité  $H$  donnée, l'espérance et la variance de l'estimateur  $\hat{H}$  de  $H$  s'avèrent biaisées (Lande, 1996). Ce biais dépend du nombre d'espèces et devient faible pour un

(1) L'indice de Shannon tel que présenté ici est en réalité une mesure d'entropie (Jost, 2006). Pour le transformer en un indice de diversité, il faut lui appliquer la fonction exponentielle:  $\exp(H)$ .

**FIGURE 2 LES INDICES DE DIVERSITÉ EXPRIMENT À LA FOIS LA RICHESSE ET L'ÉQUITABILITÉ DES ABONDANCES DES ENTITÉS ÉTUDIÉES (ESPÈCES, GROUPES D'ESPÈCES, CLASSES DE DIAMÈTRE)**

La figure présente 3 situations : 1 seule espèce (situation 1), 5 espèces d'abondances égales (situation 2), 5 espèces d'abondances quelconques (situation 3). Dans le cas de l'indice de Shannon, pour un nombre  $S$  d'entités, la diversité est maximale lorsque toutes les entités ont la même abondance relative (distribution uniforme ; situation 2). Cette diversité est nulle lorsque le peuplement est constitué d'une seule espèce (situation 1). En forêt, l'abondance est le plus souvent représentée par un nombre de tiges, un volume, une biomasse ou une surface terrière, cette dernière étant facile à estimer sur le terrain (Cordonnier *et al.*, 2007).



échantillon de taille  $2n$  ( $n$ : nombre d'arbres de l'échantillon) très supérieur à  $S$  (Lande, 1996), cas finalement fréquent pour les peuplements forestiers tempérés étudiés à partir des méthodes d'échantillonnage usuelles.

L'indice de Simpson, autre indice fréquemment utilisé, présente l'intérêt de disposer d'un estimateur non biaisé et d'une variance d'échantillonnage plus faible que l'indice de Shannon (Lande, 1996). Dans la littérature, on le rencontre sous deux formes distinctes<sup>(2)</sup>:

$$I_1 = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \text{ et } I_2 = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} \quad (2)$$

Toutefois, cet indice se révèle moins sensible au nombre d'espèces que l'indice de Shannon, et on l'associe davantage à un indice de dominance qu'à un indice de diversité (Lande, 1996).

Les indices de Simpson et de Shannon sont en réalité des cas particuliers de formes mathématiques plus générales, comme celles de Hill et de Renyi (Gosselin, 2001), qui font intervenir des paramètres pour relier la valeur de l'indice au nombre d'espèces et l'abondance relative des espèces. La difficulté d'utilisation de tels indices réside alors dans le choix des valeurs pertinentes de ces paramètres. Il est en tout cas important de prendre conscience que le choix d'un indice de diversité n'est pas anodin et qu'il conduit implicitement à privilégier un certain niveau de sensibilité de l'indice aux espèces rares ou abondantes.

L'indice d'équitabilité associé à l'indice de Shannon s'écrit :

$$E = - \frac{\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)}{\ln(S)} \quad (3)$$

Cet indice vaut 1 lorsque toutes les espèces d'un échantillon donné présentent la même abondance (figure 2, ci-dessus) et 0 lorsqu'une seule espèce est présente dans l'échantillon.

(2) L'indice  $I_1$  correspond à une entropie et l'indice  $I_2$  à l'indice de diversité associé (Jost, 2006).

Il existe de nombreux autres indices d'équitabilité, tel celui de Gini (Gosselin, 2001; espèces rangées par ordre croissant d'abondance):

$$E_{Gini} = \frac{2 \sum_{i=1}^S ip_i - 1}{S} \quad (4)$$

Cet indice aurait d'ailleurs de meilleures propriétés axiomatiques et mathématiques que celui de Shannon (Gosselin, 2001).

Les indices d'équitabilité sont le plus souvent négativement corrélés à la richesse en espèces, en particulier lorsque le nombre d'espèces est inférieur à 20 (Gosselin, 2006), cas presque systématique pour la flore arborée en forêt tempérée française. Richesse et équitabilité ne sont donc pas des mesures indépendantes de la diversité en espèces des peuplements.

Il est également important de garder en tête que les espèces ne sont pas des entités neutres interchangeables. La composition, c'est-à-dire l'identité des espèces composant le peuplement, constitue une donnée écologique fondamentale. Cet aspect de l'hétérogénéité doit être pris en compte lorsqu'il s'agit de comparer, par exemple, des sites différents ayant des richesses en espèces similaires. Par ailleurs, le regroupement des espèces en groupes écologiques (par exemple: espèces pionnières, postpionnières, dryades), groupes fonctionnels (par exemple: espèces anémochores, zoochores, etc.) ou groupes taxonomiques (familles, genres) peut permettre de simplifier la description et l'étude de la dynamique des peuplements forestiers hétérogènes (notamment en forêt tropicale).

Avec l'essor de l'écologie fonctionnelle se sont d'ailleurs développés depuis deux décennies de nombreux indices fondés non sur les espèces mais sur les traits fonctionnels des espèces. Les indices de diversité fonctionnelle permettent de quantifier les différences entre espèces sur des traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui influencent la survie, la reproduction et la croissance des individus (Violle *et al.*, 2007). Dans le domaine forestier, leur utilisation reste actuellement principalement cantonnée au monde de la recherche. Pour une synthèse de ces indices, on pourra se reporter utilement à l'article de Schleuter *et al.* (2010).

### Diversité des tailles et des âges des arbres d'un peuplement forestier

Il s'agit ici de décrire la diversité des tailles et des âges des arbres dans un peuplement à partir des grandeurs individuelles « hauteur », « diamètre » et « âge » qui sont pour les deux premières directement mesurables sur le terrain et qui nécessitent pour la troisième des mesures plus lourdes (carottages et comptage des cernes). Dans cette partie, par souci de simplification, et parce qu'il s'agit de la grandeur la plus généralement acquise sur l'ensemble des arbres, nous nous limitons à l'exemple des diamètres.

La plupart des indices de diversité des dimensions s'inspirent de ceux utilisés pour caractériser la diversité des espèces. C'est le cas, par exemple, de l'indice de Shannon  $H_G$  appliqué à la surface terrière ventilée par classes de diamètre (Staudhammer et LeMay, 2001; figure 2, p. 776):

$$H_G = - \sum_{i=1}^C \frac{g_i}{G} \ln \left( \frac{g_i}{G} \right) \quad (5)$$

avec  $g_i$  la surface terrière des arbres appartenant à la classe de diamètre  $i$ ,  $C$  le nombre de classes de diamètre et  $G$  la surface terrière totale du peuplement. Les classes de 5 cm ou 10 cm d'amplitude, couramment employées en foresterie, peuvent être utilisées pour le diamètre. Le calcul de l'indice de Shannon peut également s'appliquer à des classes définies par le croisement classes de diamètre x espèces.

Parmi ces indices dérivés, l'indice de Gini appliqué à la distribution des surfaces terrières nous semble particulièrement intéressant, dans le cadre d'une expérimentation, car, à la différence de l'indice de Shannon, il ne nécessite pas le regroupement – forcément arbitraire – des arbres par classes de diamètre (Damgaard et Weiner, 2000; figure 3, ci-dessous) :

$$Gini_g = 2 \frac{\sum_{i=1}^N i g_i}{NG} - \frac{N+1}{N} \tag{6}$$

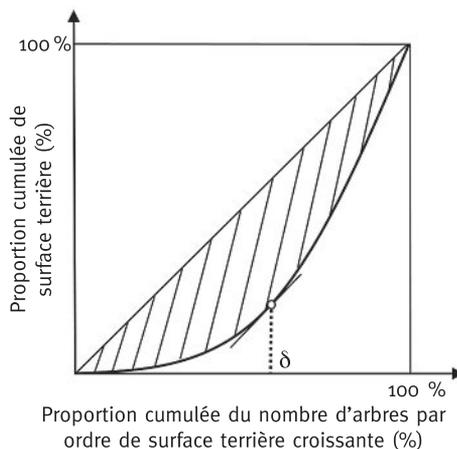
avec  $g_i$  la surface terrière de l'arbre de rang  $i$  (ordre de surface terrière croissante),  $G$  et  $N$  la surface terrière totale et le nombre total d'arbres du peuplement. Dans le cas d'un échantillon aléatoire de  $n$  arbres d'un peuplement, il faut multiplier cette valeur par  $n/(n-1)$  pour obtenir une estimation non biaisée de l'indice (Damgaard et Weiner, 2000).

Cet indice vaut 0 lorsque tous les arbres ont la même surface terrière et sa valeur augmente avec les inégalités de taille des arbres. Théoriquement borné par la valeur 1, il est en réalité rare d'observer des peuplements ayant des valeurs de l'indice de Gini supérieures à 0,7 (Dudunam, 2011; figure 4, p. 779). Selon Dudunam (2011), des peuplements ayant un indice de Gini inférieur à 0,35 sont typiquement réguliers et des peuplements ayant un indice de Gini supérieur à 0,5 sont typiquement irréguliers. Plusieurs études ont démontré l'efficacité de l'indice de Gini pour discriminer des peuplements de structures variées (voir Valbuena *et al.*, 2012). À titre d'exemples, la figure 4 présente des peuplements mélangés de Sapin pectiné et d'Épicéa commun ayant différentes valeurs de Gini. À partir de la courbe de Lorenz (figure 3, ci-dessous), on peut également calculer un indice d'asymétrie qui permet d'affiner la caractérisation des peuplements (Damgaard et Weiner, 2000). Toutefois, à notre connaissance, ce coefficient d'asymétrie n'a pas encore été utilisé dans le domaine forestier.

Tout comme l'indice de Shannon, le coefficient de Gini présente la propriété d'homogénéité (Dagum, 1997), c'est-à-dire que sa valeur reste inchangée lorsqu'on multiplie chaque taille des

**FIGURE 3** PRINCIPE DE DÉTERMINATION DE L'INDICE DE GINI APPLIQUÉ AUX SURFACES TERRIÈRES INDIVIDUELLES

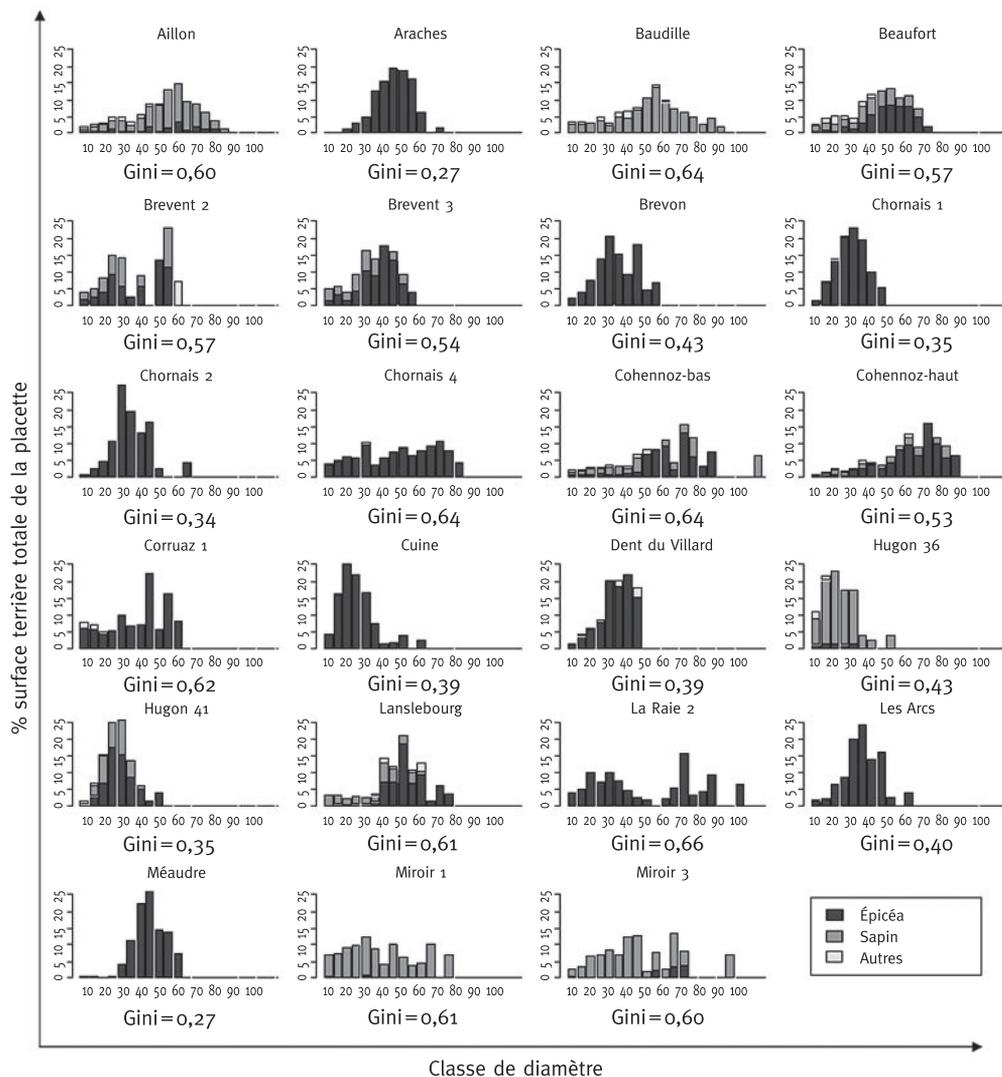
Les arbres sont rangés par ordre croissant de surface terrière. On trace ensuite la courbe de Lorenz correspondant à la proportion cumulée de surface terrière en fonction de la proportion cumulée des individus. On peut démontrer que l'aire entre la première bissectrice et la courbe de Lorenz est égale à l'indice de Gini divisé par 2. Le coefficient d'asymétrie (noté  $\delta$ ) associé correspond à l'abscisse du point où la pente de la courbe de Lorenz est parallèle à la première bissectrice.



individus par un même scalaire. Pour le cas des peuplements mélangés, un autre intérêt de l'indice de Gini est qu'il peut se décomposer mathématiquement en la somme d'une composante intragroupe (inégalités au sein des espèces) et d'une composante intergroupes (inégalités entre espèces) (Dagum, 1997).

Afin de caractériser la diversité des diamètres dans un peuplement, certains auteurs privilégient d'autres indices comme l'écart type ou le coefficient de variation des diamètres (Varga *et al.*, 2005). Ce dernier, bien connu des forestiers, s'avère d'ailleurs très corrélé à l'indice de Gini. Zingg *et al.* (2007) proposent l'utilisation du coefficient de dissymétrie de la distribution des

**FIGURE 4** EXEMPLES DE VALEURS DE L'INDICE DE GINI SUR LES SURFACES TERRIÈRES POUR DIFFÉRENTS PEUPELEMENTS PROVENANT DE PLACETTES PERMANENTES SUIVIES PAR IRSTEA ET L'ONF EN RHÔNE-ALPES (source: Trouvé, 2011)



diamètres car ce dernier s'avère efficace pour discriminer les peuplements jardinés des autres peuplements irréguliers (Zingg *et al.*, 2007). Cet indice ne permet cependant pas de distinguer des peuplements de distributions symétriques mais d'étendues différentes. D'autres indices, plus explicites mais de comportement plus complexe, ont été proposés. On citera notamment l'indice de variance de Staudhammer et LeMay (2001) fondé de manière astucieuse sur la variance de la distribution des diamètres rapportée à la variance maximale théorique d'un peuplement, c'est-à-dire la variance d'une distribution uniforme des diamètres. La complexité de cet indice et l'absence de connaissance sur ses propriétés statistiques font qu'il est actuellement peu utilisé.

### Hétérogénéité spatiale des arbres d'un peuplement forestier

L'hétérogénéité spatiale, telle que nous la considérons ici, mérite d'être précisée. Étant donné l'échelle retenue ici (analyse de peuplements d'un hectare à quelques hectares), nous abordons l'hétérogénéité spatiale sous l'angle suivant : comment la diversité (taxonomique, des tailles...) varie-t-elle dans l'espace de référence ? À titre d'exemples, cela se traduit par les questions suivantes :

- Quelle est la diversité des situations locales de mélange dans le peuplement ?
- Quelle est la diversité des associations de taille entre les arbres du peuplement ?
- Quelle est la variabilité locale de la surface terrière ?

Dans cette partie, nous mettons l'accent sur trois types d'indices ou d'approches qui permettent de décrire cette hétérogénéité spatiale : les indices de Gadow, l'indice de Freeman et Merriam et les fonctions de Ripley. Pour un aperçu plus général des indices de complexité tenant compte de la structure spatiale nous renvoyons à la synthèse de McElhinny *et al.* (2005).

Les indices de Gadow (Aguirre *et al.*, 2003 ; figure 5, p. 781) ont pour objectif de caractériser localement trois aspects de la structure spatiale : l'agrégation locale des arbres (indice de contagion), le mélange intime des espèces (indice de mixité) et le mélange intime des tailles des arbres (indice de différenciation). Ces trois indices, qui varient chacun entre 0 et 1, sont basés sur la comparaison entre les caractéristiques d'arbres cibles et celles de leurs plus proches voisins. Pour un arbre donné  $i$ , l'indice de contagion  $W_i$  est établi à partir de la distribution des angles  $\alpha_j$  entre les  $n$  plus proches voisins de chaque arbre. L'indice s'écrit comme suit :

$$W_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n v_j \tag{7}$$

avec  $v_j = \begin{cases} 1, & \text{si l'angle } \alpha_j < \alpha_0 \\ 0, & \text{sinon} \end{cases}$

où l'angle  $\alpha_0$  correspond à l'angle moyen entre les arbres lorsqu'ils sont répartis spatialement de manière régulière (en général  $n = 4$  et donc  $\alpha_0 = 90^\circ$ ).

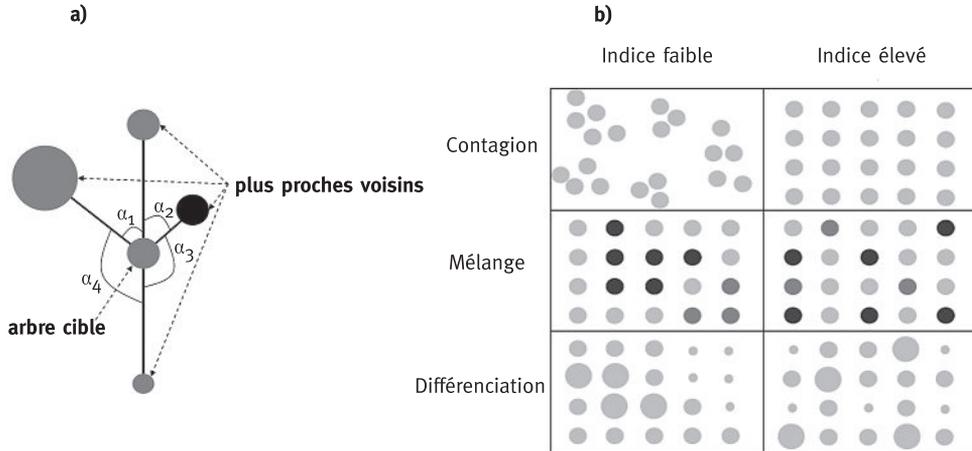
De la même manière, l'indice de mixité est défini par :

$$M_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n v_j \tag{8}$$

avec  $v_j = \begin{cases} 1, & \text{si l'espèce de l'arbre } j \text{ est différente de l'espèce de l'arbre } i \\ 0, & \text{sinon} \end{cases}$

**FIGURE 5 INDICES DE GADOW DANS LE CAS OÙ  $n = 4$**

a) Principe de mesure des indices.  
 b) Illustration des indices de contagion, de mélange et de différenciation. Le diamètre des cercles représente la taille des individus. La couleur indique l'espèce.  
 Source : modifié de Pommerening (2002).



et l'indice de différenciation des tailles par :

$$D_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n v_j \quad (9)$$

avec  $v_j = \begin{cases} 1, & \text{si l'arbre } j \text{ est plus petit (diamètre ou hauteur) que l'arbre } i \\ 0, & \text{sinon} \end{cases}$

La variance des valeurs obtenues pour l'ensemble des arbres (ou un échantillon aléatoire suffisant d'arbres, voir Kint *et al.*, 2004) permet de donner une idée de l'hétérogénéité des situations locales de mélange, d'agrégation des arbres et de différenciation des diamètres.

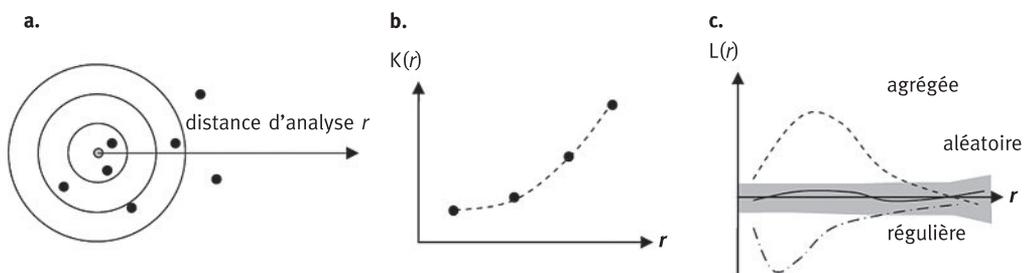
Comme pour les indices de diversité des dimensions des arbres, certaines adaptations des indices de diversité permettent de caractériser l'hétérogénéité spatiale. Ainsi, Freemark et Merriam (1986) ont défini un indice d'hétérogénéité des patches forestiers basé sur l'indice de Shannon (voir également Lande, 1996) :

$$HH = \sum_{i=1}^{Np} \sum_{j=1}^c X_{ij} \ln \left( \frac{X_{ij}}{\bar{X}_i} \right) \quad (10)$$

où  $Np$  est le nombre de placettes (ou « patches »),  $c$  le nombre de classes de diamètre,  $X_{ij}$  la proportion des individus de la classe de diamètre  $j$  dans le patch  $i$ , et  $\bar{X}_i$  la fréquence moyenne de la classe de diamètre  $i$  sur les patches. Tout comme l'indice de Shannon, cet indice peut intégrer les espèces en croisant, pour chaque patch, les espèces et les classes de dimensions. Il n'est pas nécessaire, pour calculer cet indice, de connaître la position exacte de chaque arbre : il suffit de savoir à quel patch il appartient. Le choix de la taille du patch reste toutefois assez subjectif et constitue une limite importante à l'utilisation de cet indice.

**FIGURE 6** **REPRÉSENTATION DES FONCTIONS DE RIPLEY**

**a.** Détermination du nombre d'arbres en fonction de la distance  $r$ .  
**b.** Courbe de la fonction  $K(r)$  en fonction de la distance  $r$ .  
**c.** Courbes de la fonction  $L(r)$  en fonction de  $r$ . Chaque type de répartition est représenté : répartition agrégée (en tireté), aléatoire (trait plein) et régulière (alterne). La zone grisée correspond à l'intervalle de confiance d'une distribution de Poisson : tant que la courbe reste dans cette zone, la répartition peut être considérée comme aléatoire (source : Trouvé, 2011).



La fonction  $K$  (figure 6, ci-dessus) et les fonctions intertypes de Ripley (Goreaud et Pélissier, 1993) nous renseignent sur les distances d'«agrégation» — ou de «répulsion» — des tiges à la fois entre arbres d'une même espèce et entre arbres d'espèces différentes. Ces fonctions permettent également d'analyser la structure spatiale au sein d'une classe et entre classes de diamètre ou de hauteur. L'information fournie par ces fonctions est très riche ; elles constituent une des meilleures synthèses possibles pour les distributions spatiales. Cependant, il est difficile de les utiliser pour «manipuler» l'hétérogénéité spatiale d'un peuplement. La création d'indices dérivés permettrait sans doute de contourner cette difficulté.

### QUELLE STRATÉGIE ADOPTER DANS LE CADRE D'EXPÉRIMENTATIONS MENÉES EN PEUPELEMENTS HÉTÉROGÈNES ?

L'étude des relations entre hétérogénéité, dynamique et fonctionnement des écosystèmes forestiers, ne serait-ce que pour leur composante «arbres», est un domaine vaste et complexe. Ces systèmes comportent de nombreuses composantes influencées par de multiples facteurs en interaction. La grande majorité des études sur les effets de l'hétérogénéité reposent sur l'observation plutôt que sur l'expérimentation, plus difficile à construire et à mener que sur des formations forestières régulières et monospécifiques. Pourtant, il y a beaucoup à apprendre d'actions qui interviennent sur le système, qui modifient certaines composantes et agissent sur le niveau de certains facteurs, surtout dans le cadre d'expérimentations qui comparent diverses interventions — et donc évolutions — à partir d'une même situation initiale.

Élaborer une expérimentation efficace nécessite de définir et de caractériser de manière quantitative et comparative des modalités expérimentales suffisamment tranchées selon un ou plusieurs critères. Les indices présentés précédemment sont destinés à cette caractérisation. Lors de l'installation d'une expérimentation dans un peuplement constitué, ils doivent permettre de caractériser son hétérogénéité selon les diverses dimensions présentées ici, puis de définir des modalités expérimentales qui s'écartent plus ou moins fortement de la situation initiale, sur une ou plusieurs de ces dimensions, et enfin de suivre l'évolution du peuplement soumis à chacune de ces modalités expérimentales.

Il faut noter que les informations fournies par l'expérimentation seront également analysées au niveau «arbre individuel» : la croissance (et la survie) de chaque arbre pourra alors être mise en relation non seulement avec des caractéristiques du peuplement qui le contient mais aussi avec des indices locaux, intrapeuplement, comme par exemple des indices de compétition

(Prévosto, 2005) qui, au sein d'une modalité donnée, d'un peuplement, prennent des valeurs différentes pour chaque arbre. Notre objectif n'est pas de présenter ces indices locaux, ni les méthodes statistiques et de modélisation permettant de relier les croissances individuelles aux facteurs qui les déterminent, et dont certains pourront être quantifiés par ces indices locaux. On notera cependant que la gamme de variation de ces indices locaux est forcément dépendante des caractéristiques globales et des indices d'hétérogénéité du peuplement.

### Quels indices privilégier pour étudier l'hétérogénéité des peuplements forestiers ?

La mise en place d'une expérimentation étudiant les relations entre hétérogénéité, dynamique et fonctionnement des peuplements nécessite de choisir un ou plusieurs indices pour chacune des dimensions que l'on souhaite manipuler ou suivre dans le temps. Les propriétés statistiques de ces indices sont un critère important qui milite en faveur d'indices éprouvés de ce point de vue, comme ceux de Gini ou de Shannon. Nous avons expliqué que l'indice de Shannon comporte un biais, mais ce biais reste très faible pour des peuplements constitués de peu d'espèces et d'arbres nombreux, ce qui incite à l'utiliser, compte tenu de ses propriétés intéressantes.

Un autre critère à ne pas négliger est la capacité de l'indice à discriminer des peuplements de structures différentes (par exemple, la forme de l'histogramme des diamètres). Dans les différentes études mentionnées, les indices de Shannon et de Gini se révèlent encore une fois assez performants en la matière.

Un autre critère non moins important est la sensibilité de l'indice aux interventions sylvicoles. Zingg *et al.* (2007) indiquent qu'il faut combiner plusieurs indices pour révéler des changements de structures liées aux interventions sylvicoles. Ils conseillent en outre de calculer ces indices à l'échelle du peuplement et pour des sous-ensembles du peuplement qui font sens pour la sylviculture (par exemple, les arbres de la strate dominée comparés aux arbres de la strate dominante et co-dominante).

Dans le cadre d'une expérimentation menée en peuplement constitué et où l'hétérogénéité constitue une variable de réponse (comment répond l'hétérogénéité à des interventions sylvicoles?), on cherchera donc à calculer plusieurs indices pour chaque dimension d'hétérogénéité, et pour différents sous-ensembles, afin de discriminer au mieux les effets des différents traitements. En revanche, lorsque l'hétérogénéité est envisagée en tant que facteur étudié (par exemple, quel est l'effet d'une différence d'hétérogénéité sur la production?), on se concentrera sur une ou deux dimensions d'hétérogénéité en privilégiant l'usage d'un seul indice pour chacune de ces dimensions ou en sélectionnant des indices synthétiques. Pour sélectionner au mieux ces indices, des études complémentaires restent nécessaires, notamment pour préciser les possibilités de les contrôler indépendamment les uns des autres lors des interventions (voir Trouvé, 2011).

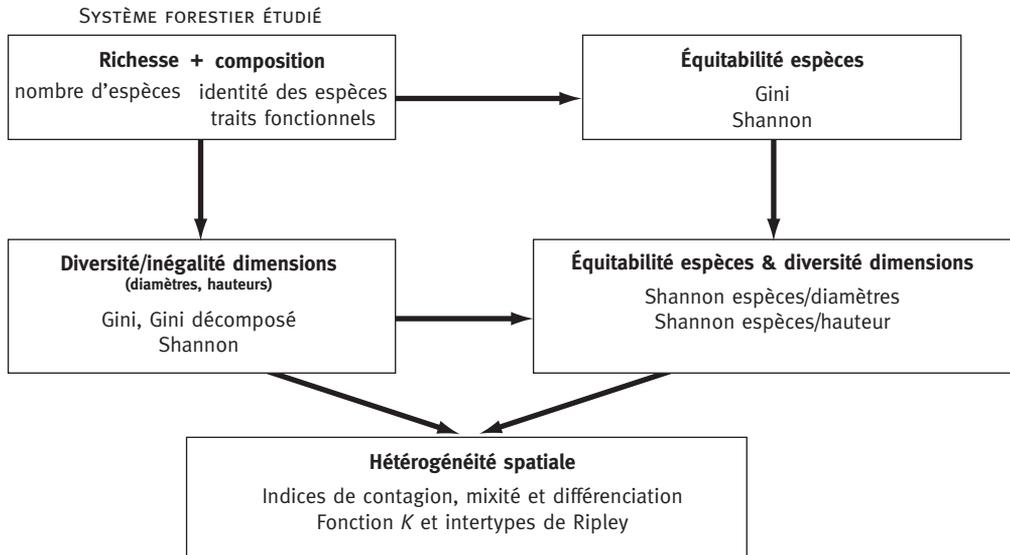
Globalement, l'indice de Shannon semble offrir un compromis intéressant. Il possède des variantes pour chacun des axes d'hétérogénéité (figure 7, p. 784) et a produit des résultats souvent satisfaisants dans différentes études testant les indices de diversité des espèces et des dimensions. L'indice de Gini semble également particulièrement intéressant pour aborder la diversité des espèces et l'hétérogénéité en dimensions. Enfin, en ce qui concerne l'hétérogénéité spatiale, les indices de Gadow et les fonctions de Ripley gagneraient à être davantage utilisés dans le cadre d'expérimentations *in situ*.

### Comment tenir compte de l'hétérogénéité spatiale des facteurs pédologiques ?

Dans des dispositifs créés dès la plantation, pour lesquels on compare des modalités variées de préparation mécanique du sol, le facteur «sol» est un facteur expérimental à part entière. Mais dans le cas d'expérimentations sur peuplement en place, constitué, l'hétérogénéité du sol n'est

FIGURE 7

**SCHEMA SYNTHÉTISANT LES INDICES D'HÉTÉROGÉNÉITÉ D'INTÉRÊT, À SUIVRE OU À CONTRÔLER DANS LE CADRE D'EXPÉRIMENTATIONS MENÉES EN PEUPEMENTS CONSTITUÉS**



évidemment pas un facteur que l'on manipule expérimentalement (même si l'on peut imaginer des fertilisations locales, ou autres modalités très particulières). Il s'agit alors, en quelque sorte, d'un facteur qui peut « parasiter » l'interprétation de l'effet des autres facteurs et dimensions d'hétérogénéité.

Comment caractériser le sol d'un peuplement correspondant à une unité d'un dispositif expérimental? Notons d'abord qu'une caractéristique pédologique est une variable continue qui, à la différence des variables « portées » par des arbres, n'est pas intrinsèquement de nature ponctuelle. Elle peut cependant être évaluée par échantillonnage sur des points de sondage, dont la nature dépend du type de sol et des facteurs limitants associés.

Un point de sondage peut bien sûr correspondre à la description plus ou moins complète (uniquement les caractéristiques physiques, ou avec une analyse chimique, etc.) d'une fosse pédologique. Un sondage à l'aide d'une tarière pédologique peut suffire dans des sols permettant son utilisation (faible charge en cailloux ou blocs), par exemple pour évaluer la profondeur d'apparition de traces d'hydromorphie. Un sondage à la barre à mine (de masse et forme déterminée, enfoncée à plusieurs reprises selon un protocole fixé) peut être utilisé lorsqu'il s'agit d'estimer une profondeur pour des sols caillouteux, sur substrat plus ou moins rocheux. Des prélèvements peuvent être effectués, par exemple pour caractériser la richesse chimique.

La densité de sondage, l'effectif de l'échantillon, ne peuvent être définis de manière générale. On peut conseiller de procéder par étapes, par exemple par un premier ensemble de 16 sondages en grille systématique (sur le peuplement), permettant de voir s'il apparaît un gradient, d'évaluer la variabilité des 16 valeurs obtenues: si le gradient est suffisamment net, ou, en absence de gradient, si la variabilité est faible, on pourra en rester là; s'il semble y avoir un gradient, mais encore difficile à évaluer, ou si la variabilité est forte dans le 1<sup>er</sup> jeu de valeurs, on affinera la maille de la grille par des sondages intermédiaires. Outre les valeurs en chaque point de sondage, on obtiendra une moyenne et une variabilité pour le peuplement en tant qu'unité expérimentale, que l'on pourra comparer à celles des autres peuplements qui composent le dispositif.

Comment en tenir compte? Il n’y a bien sûr pas non plus de règle générale quant à l’influence du sol — et de ses nombreuses caractéristiques — sur la croissance ou la mortalité des arbres de différentes espèces. En analyse intrapeuplement, les valeurs obtenues sur chaque sondage pourront bien sûr être utilisées comme covariables éventuellement susceptibles d’expliquer une part de la variabilité résiduelle. Mais, au stade de l’élaboration de l’expérimentation, il s’agit d’abord de caractériser chaque site candidat, puis, une fois le site choisi, aussi globalement homogène que possible, chaque peuplement en tant qu’unité expérimentale, afin de s’assurer que les différences de caractéristiques moyennes (ou de variabilité) d’une unité à l’autre restent compatibles avec l’étude des facteurs d’hétérogénéité à expérimenter: il s’agit par exemple d’éviter que des modalités différentes en termes d’hétérogénéité des diamètres ne soient pas également différentes en termes de variabilité de caractéristiques de sol qui influencent la croissance en diamètre, au risque de fausser la compréhension et l’analyse des évolutions des différentes unités expérimentales comparées.

À noter enfin que les interventions sylvicoles peuvent indirectement modifier certaines caractéristiques du sol, même à l’échelle intrapeuplement: tassement, décapage par le passage d’engins de débardage, effets de l’éclaircie provoqué par la coupe sur la décomposition de la litière et l’évolution des humus, etc.

## CONCLUSIONS

Les forêts mélangées ou irrégulières offrent un matériel expérimental de choix pour tester les effets des différentes dimensions d’hétérogénéité sur la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Dans cet article, nous avons abordé ces forêts suivant quatre dimensions principales ; pour chacune d’elles nous avons présenté quelques indices d’intérêt. Dans l’avenir, il nous paraît important que ces différentes dimensions soient davantage explicitées et quantifiées dans les études forestières. Dans un cadre expérimental, la diversité des dimensions, l’hétérogénéité spatiale des arbres et l’hétérogénéité spatiale des facteurs stationnels mériteraient d’être investies de manière plus importante. Le groupement d’intérêt scientifique (GIS) « Coopérative de données pour la modélisation de la croissance », dont la vocation principale est la mise en place d’expérimentations pour l’élaboration de modèles de croissance et de production, a fait un grand pas dans cette direction en créant et soutenant un groupe de réflexion sur la mise en place d’expérimentations en forêts hétérogènes.

### Thomas CORDONNIER

Irstea Grenoble  
Unité EMGR  
2 rue de la Papeterie, BP 76  
F-38402 SAINT-MARTIN-D’HÈRES Cedex  
(thomas.cordonnier@irstea.fr)

### Raphaël TROUVÉ

AgroParisTech  
UMR1092, Laboratoire d’Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB)  
14 rue Girardet  
F-54042 NANCY Cedex  
et  
INRA  
UMR1092, Laboratoire d’Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB)  
Centre INRA de Nancy-Lorraine  
F-54280 CHAMPENOUX  
(raphael.trouve@agroparistech.fr)

### Philippe DREYFUS

INRA  
URFM, Unité de recherche Écologie  
des forêts méditerranéennes  
actuellement

Département Recherche et Développement  
OFFICE NATIONAL DES FORÊTS  
1175 chemin du Lavarin  
F-84000 AVIGNON  
(philippe.dreyfus@onf.fr)

## Remerciements

Cet article est issu d'une réflexion menée dans le cadre du GIS-Coopérative de données, groupe Forêts hétérogènes, qui réunit les organismes suivants: ONF, Irstea, INRA, AgroParisTech, IDF, FCBA, ainsi que le GIP-ECOFOR en tant qu'invité permanent. Ce travail de synthèse a également été financé par le programme Biodiversité et gestion forestière (projet GeForHet n° E23/2010) dans le cadre de son appel à proposition de recherche 2010. Nos remerciements vont à Frédéric Gosselin et Marc Fuhr pour leur relecture et leurs nombreuses remarques constructives. Nous remercions également deux relecteurs anonymes pour leurs critiques constructives qui ont permis d'améliorer cet article.

## BIBLIOGRAPHIE

- AGUIRRE (O.), HUI (G.), GADOW (K. von), JIMENEZ (J.). — An analysis of spatial forest structure using neighborhood-based variables. — *Forest Ecology and Management*, vol. 183, 2003, pp. 137-145.
- BASTIEN (Y.), GAUBERVILLE (C.), coordinateurs. — Vocabulaire forestier. Écologie, gestion et conservation des espaces boisés. — Paris: CNPF – Institut pour le développement forestier, 2011. — 550 + XLVIII p.
- CLARK (J.S.), BELL (D.), CHU *et al.* . — High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. — *Ecological Monographs*, 80, 2010, pp. 569-608.
- CORDONNIER (T.), TRAN-HA (M.), PIAT (J.), FRANÇOIS (D.). — La Surface terrière: méthodes de mesure et intérêts. — *Rendez-Vous Techniques*, n° 18, 2007, pp. 9-16.
- DAGUM (C.). — A new approach to the decomposition of the Gini income inequality ratio. — *Empirical Economics*, vol. 22, 1997, pp. 515-531.
- DAMGAARD (C.), WEINER (J.). — Describing inequality in plant size or fecundity. — *Ecology*, vol. 81, n° 4, 2000, pp. 1139-1142.
- DHÔTE (J.-F.), CORDONNIER (T.), LE GOFF (N.), DREYFUS (P.). — Quelques enjeux autour des forêts hétérogènes tempérées. — *Rendez-Vous Techniques*, n° 10, 2005, pp. 22-31.
- DUDUNAM (G.). — A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. — *Forestry*, vol. 84, n° 3, 2011, pp. 301-314.
- FREEMARK (K.E.), MERRIAM (H.G.). — Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. — *Biological Conservation*, 36, 1986, pp. 115-141.
- GOREAUD (F.), PÉLISSIER (R.). — Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: population independence vs. random labelling hypotheses. — *Journal of Vegetation Science*, 14, 2003, pp. 681-692.
- GOSELIN (F.). — Lorenz partial order: the best known logical framework to define evenness indices. — *Community Ecology*, vol. 2, n° 2, 2001, pp. 197-207.
- GOSELIN (F.). — An assessment of the dependence of evenness indices on species richness. — *Journal of Theoretical Biology*, 242, 2006, pp. 591-597.
- JOST (L.). — Entropy and diversity. — *Oikos*, 113, 2006, pp. 363-375.
- KINT (V.), DE WULF (R.), LUST (N.). — Evaluation of sampling methods for the estimation of structural indices in forest stands. — *Ecological Modelling*, 180, 2004, pp. 461-476.
- LANDE (R.). — Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. — *Oikos*, 76, 1996, pp. 5-13.
- LANDEAU (S.), LANDMANN (G.). — Les peuplements forestiers mélangés. Introduction aux ateliers Recherche et Gestion forestière (Regefor) 2007. — *Revue forestière française*, vol. LX, n° 2, 2008, pp. 99-105.
- LEGAY (M.), CORDONNIER (T.), DHÔTE (J.-F.). — Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. — *Revue forestière française*, vol. LX, n° 2, 2008, pp. 181-190.
- MCELHINNY (C.), GIBBONS (P.), BRACK (C.), BAUHUS (J.). — Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. — *Forest Ecology and Management*, 218, 2005, pp. 1-24.
- MORNEAU (F.), DUPREZ (C.), HERVÉ (J.-C.). — Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire forestier national. — *Revue forestière française*, vol. LX, n° 2, 2008, pp. 107-120.

- POMMERENING (A.). — Approaches to quantifying forest structures. — *Forestry*, vol. 75, 2002, pp. 305-324.
- PRÉVOSTO (B.). — Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites. — *Revue forestière française*, vol. LVII, n° 5, 2005, pp. 413-430.
- SCHLEUTER (D.), DAUFRESNE (M.), MASSOL (F.), ARGILLIER (C.). — A user's guide to functional diversity indices. — *Ecological Monographs*, 80, 2010, pp. 469-484.
- STAUDHAMMER (C.L.), LEMAY (V.M.). — Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. — *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 2001, pp. 1105-1115.
- VARGA (P.), CHEN (H.Y.H.), KLINKA (K.). — Tree-size diversity between single- and mixed-species stands in three forest types in western Canada. — *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2005, pp. 593-601.
- VALBUENA (R.), PACKALEN (P.), MARTIN-FERNANDEZ (S.), MATTAMO (M.). — Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. — *Forest Ecology and Management*, 276, 2012, pp. 185-195.
- VIOLLE (C.), NAVAS (M.-L.), VILE (D.), KAZAKOU (E.), FORTUNEL (C.), HUMMEL (I.), GARNIER (E.). — Let the concept of trait be functional! — *Oikos*, 116, 2007, pp. 882-892.
- TROUVÉ (R.). — Possibilités d'actions sur la structure de peuplements adultes : réflexions dans le cadre d'expérimentations menées en forêts hétérogènes. — Nancy: AgroParisTech, 2011. — 81 p. (rapport de stage de 3<sup>e</sup> année Formation des ingénieurs forestiers).
- ZINGG (A.), STERBA (H.), SCHEDL (P.). — Sensitivity of diversity indices to management effects in forest stands. — *Austrian Journal of Forest Science*, 3-4, 2007, pp. 157-174.

---

#### **QUELLES DIMENSIONS ET QUELS INDICES D'HÉTÉROGÉNÉITÉ PRIVILÉGIER POUR L'EXPÉRIMENTATION DANS LES PEUPELEMENTS FORESTIERS MÉLANGÉS OU IRRÉGULIERS ? (Résumé)**

Alors que les débats sur l'intérêt des forêts mélangées ou irrégulières pour la résilience <sup>(1)</sup> et la productivité des écosystèmes dans le contexte des changements globaux sont prégnants, il n'existe toujours pas de préconisations sur les différentes dimensions d'hétérogénéité à étudier et sur les indices associés pour les décrire, les quantifier. Dans cet article, nous présentons les principales dimensions d'hétérogénéité qu'il convient de prendre en compte, à l'échelle du peuplement, pour l'étude expérimentale des relations entre hétérogénéité, dynamique et fonctionnement des peuplements, à savoir: la diversité des espèces, la diversité des tailles et des âges des arbres, l'hétérogénéité de leur répartition spatiale et enfin l'hétérogénéité des facteurs stationnels. Nous donnons un bref aperçu des indices classiquement utilisés pour caractériser ces dimensions. Ces indices sont ensuite examinés dans le cadre d'expérimentations menées dans des peuplements constitués où l'on souhaite manipuler, contrôler, ou simplement suivre certaines dimensions d'hétérogénéité au cours du temps.

(1) Capacité que possède un écosystème [...] à retrouver son état d'origine, par différents processus de dynamique progressive, après sa destruction totale ou partielle par un aléa naturel ou une perturbation (Bastien et Gauberville, 2011).

#### **RELEVANT DIMENSIONS AND INDICES OF HETEROGENEITY FOR EXPERIMENTS ON MIXED AND UNEVEN-AGED FORESTS [Abstract]**

Although there is much debate about the relevance of mixed or uneven-aged forests to resilience <sup>(1)</sup> and to the productivity of ecosystems in a context of global climate change, there are still no recommendations as to the various dimensions of heterogeneity to be monitored and the associated indices to describe and quantify them. In this article, the authors present the main dimensions of heterogeneity that should be considered, on the scale of a stand, for the purposes of experimental study of relations between heterogeneity, dynamics and function of stands: species diversity, diversity of tree size and age, heterogeneity of their spatial distribution and finally, site-factor heterogeneity. They provide a brief overview of the indices conventionally used to characterize those dimensions. The indices are then examined with a view to conducting experiments in established stands where certain dimensions of heterogeneity are to be controlled, monitored or simply followed over time.

(1) The capacity of an ecosystem [...] to return to its original state by means of various processes of slow dynamics, after being totally or partially destroyed by a natural hazard or by a disruption. (Bastien et Gauberville, 2011, translation from French).

