

# Décomposition spatiale de la biodiversité : intégration de méthodes d'analyse spatiale et de décomposition de l'entropie quadratique de Rao

Raphaël Pélissier

IRD, UMR AMAP, Montpellier

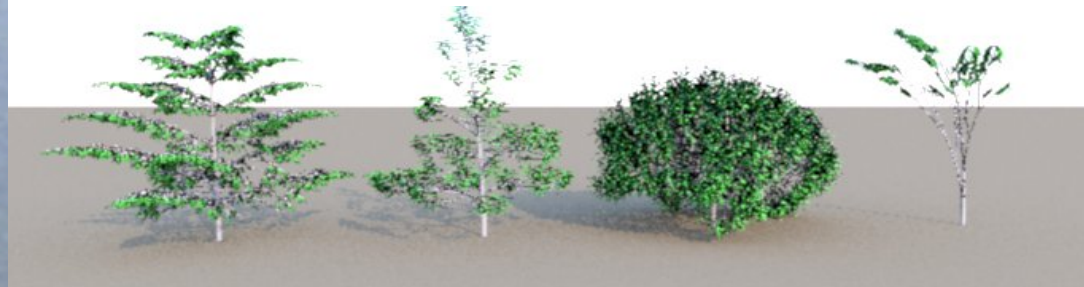


Collaborateurs : Pierre Couteron (AMAP), Olivier Hardy (UL Bruxelles), Eric Marcon, Elodie Allié (UMR ECOFOG, Guyane) & Sandrine Pavoine (MNHN)

# UMR AMAP

botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations

1980 : Atelier Cirad-Inra de modélisation des plantes  
Botanique + Informatique

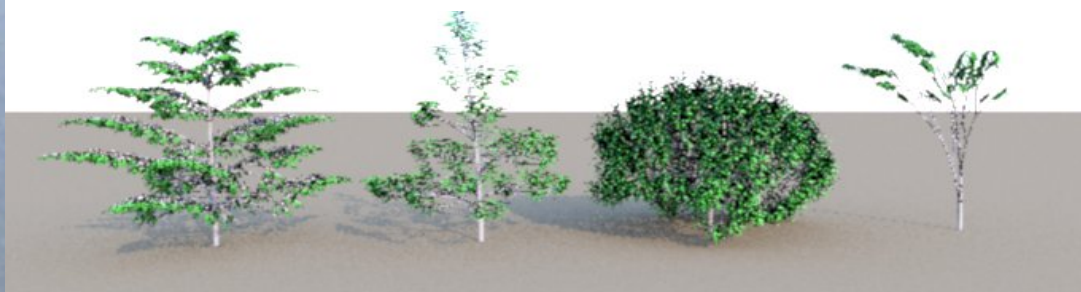




# UMR AMAP

botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations

**1980 : Atelier Cirad-Inra de modélisation des plantes**  
Botanique + Informatique

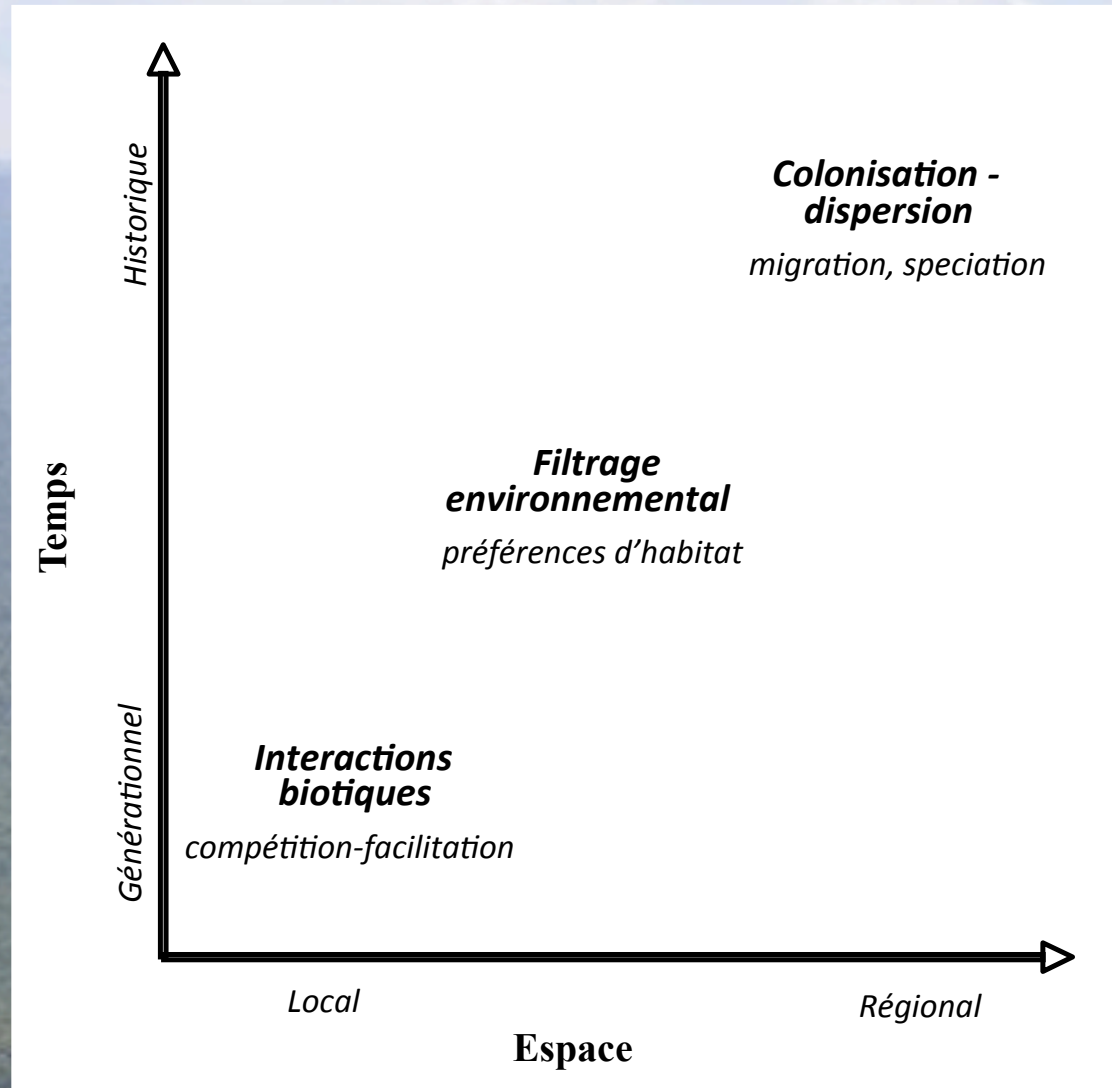


**2001 : UMR Cirad, CNRS, Inra, IRD, U. Montpellier**

- Botanique, Paléobotanique, Systématique (herbiers CAY, NOU, MPU)
- Développement et croissance des plantes et des peuplements (architecture 3D)
- Ecologie de la végétation et des communautés végétales (méditerranéennes et tropicales)
- Champ transversal mathématiques et informatique appliquées (plateformes logicielles)

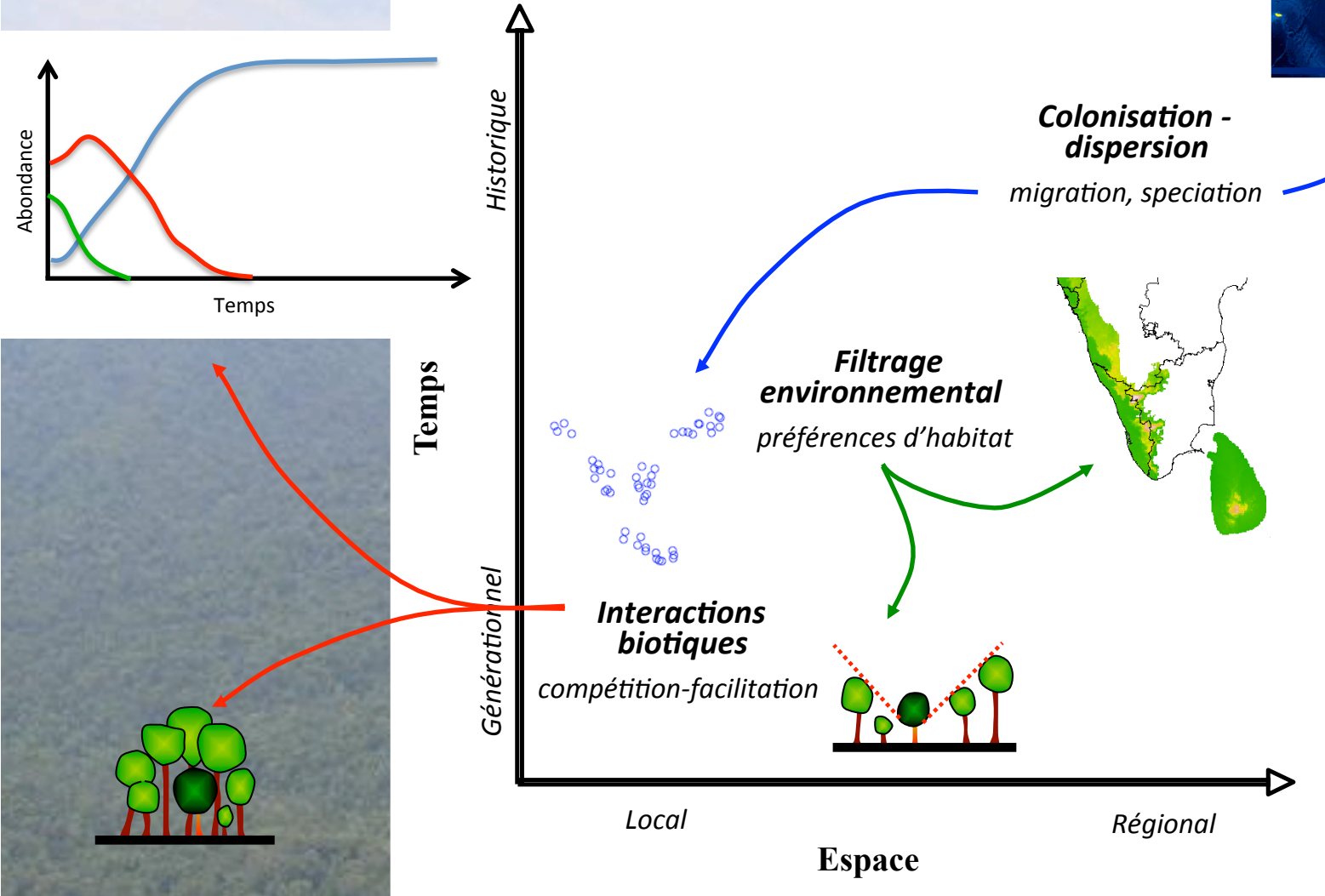
<http://amap.cirad.fr/>

# Structure spatiale de la biodiversité



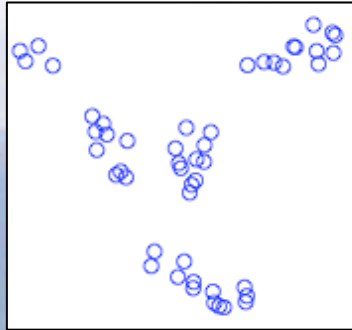


# Structure spatiale de la biodiversité

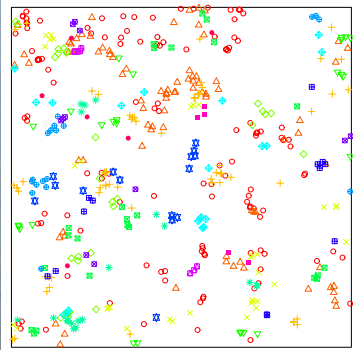


# Structures spatiales observées

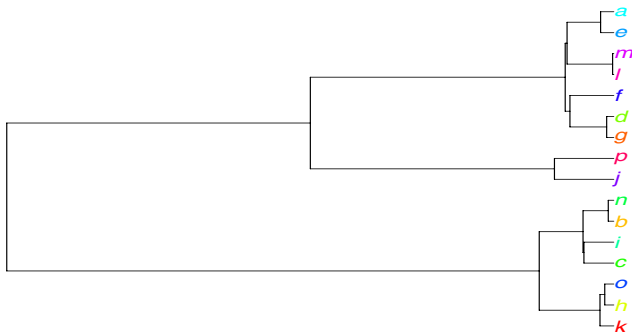
(uni-)spécifique



multi-spécifique



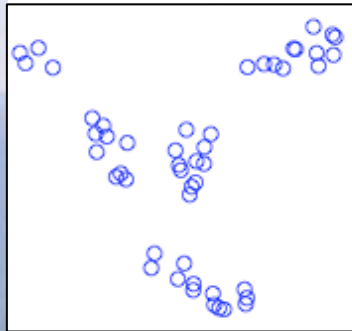
proximité phylogénétique/fonctionnelle



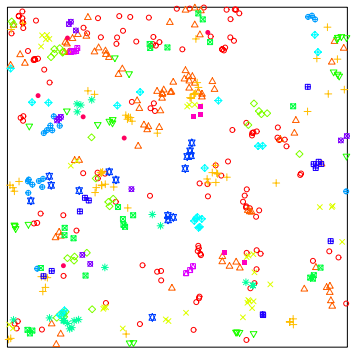


# Structures spatiales observées vs. signatures attendues des processus éco-évolutifs (Webb et al. 2002, Hardy & Senterre 2007)

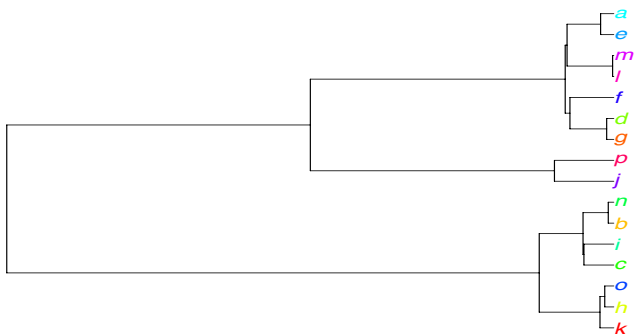
(uni-)spécifique



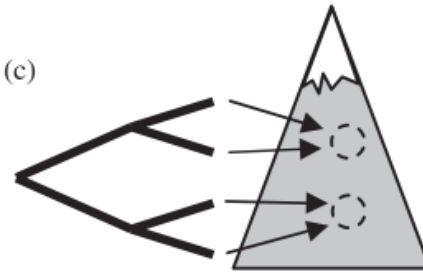
multi-spécifique



proximité phylogénétique/fonctionnelle

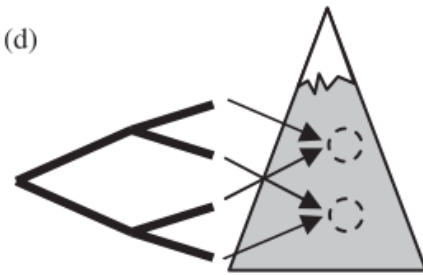


(c)



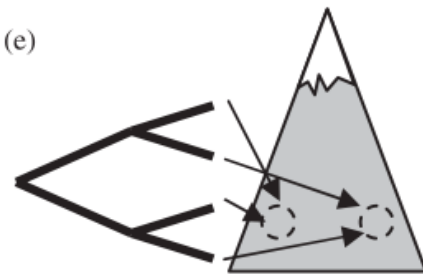
Agrégation phylogénétique due au filtrage par l'habitat de traits fonctionnels conservés

(d)



Surdispersion phylogénétique due au filtrage par l'habitat de traits fonctionnels convergents

(e)



Surdispersion phylogénétique due à l'exclusion compétitive de traits fonctionnels conservés



**L'entropie quadratique de Rao** (Rao 1982a; Pavoine et al. 2004)

Recherche Google Scholar : "Ecology" et "Rao quadratic entropy" = 272 articles depuis 2004



## L'entropie quadratique de Rao (Rao 1982a; Pavoine et al. 2004)

Recherche Google Scholar : "Ecology" et "Rao quadratic entropy" = 272 articles depuis 2004

- intra-communauté  $i$  (diversité alpha *sensu* Whittaker 1972)

$$Q_k = \sum_{ij} \pi_i \pi_j \delta_{ij}$$

- .  $\pi$  vecteur d'abondances des espèces de la communauté  $k$
- .  $\delta_{ij}$  matrice des différences entre les espèces  $i$  et  $j$ , telle que  $\delta_{ij}^2$  est une distance Euclidienne

## L'entropie quadratique de Rao (Rao 1982a; Pavoine et al. 2004)

Recherche Google Scholar : "Ecology" et "Rao quadratic entropy" = 272 articles depuis 2004

- intra-communauté  $i$  (diversité alpha *sensu* Whittaker 1972)

$$Q_k = \sum_{ij} \pi_i \pi_j \delta_{ij}$$

- .  $\pi$  vecteur d'abondances des espèces de la communauté  $k$
- .  $\delta_{ij}$  matrice des différences entre les espèces  $i$  et  $j$ , telle que  $\delta_{ij}^2$  est une distance Euclidienne

Rq. Lorsque  $\delta_{ij}$  est uniforme  $\Rightarrow Q_k$  est l'indice de diversité de Simpson (1949) :  $D_k = 1 - \sum_i \pi_i^2$



## L'entropie quadratique de Rao (Rao 1982a; Pavoine et al. 2004)

Recherche Google Scholar : "Ecology" et "Rao quadratic entropy" = 272 articles depuis 2004

- intra-communauté  $i$  (diversité alpha *sensu* Whittaker 1972)

$$Q_k = \sum_{ij} \pi_i \pi_j \delta_{ij}$$

- .  $\pi$  vecteur d'abondances des espèces de la communauté  $k$
- .  $\delta_{ij}$  matrice des différences entre les espèces  $i$  et  $j$ , telle que  $\delta_{ij}^2$  est une distance Euclidienne

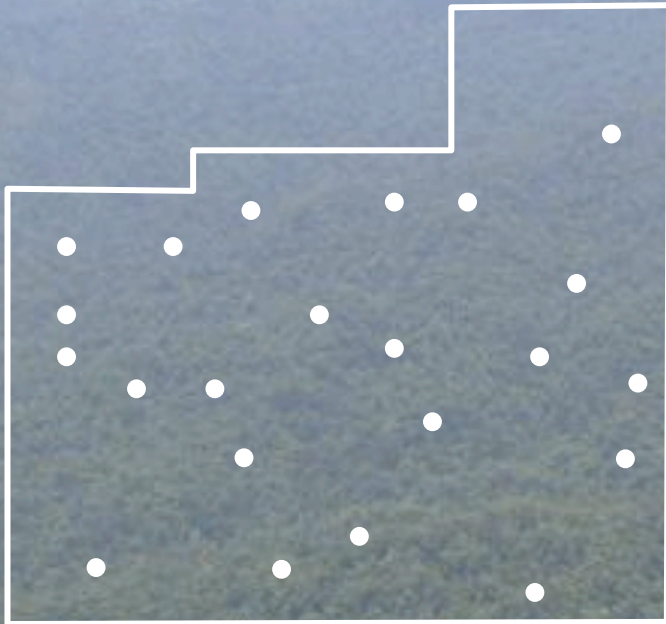
Rq. Lorsque  $\delta_{ij}$  est uniforme  $\Rightarrow Q_k$  est l'indice de diversité de Simpson (1949) :  $D_k = 1 - \sum_i \pi_i^2$

- inter-communautés  $k$  et  $l$  (dissimilarité ou diversité beta *sensu* Whittaker 1972)

$$Q_{k,l} = \sum_{i \in k, j \in l} \pi_i \mu_j \delta_{ij} - \frac{1}{2} Q_k - \frac{1}{2} Q_l$$

## Structure spatiale de la diversité intra-communauté

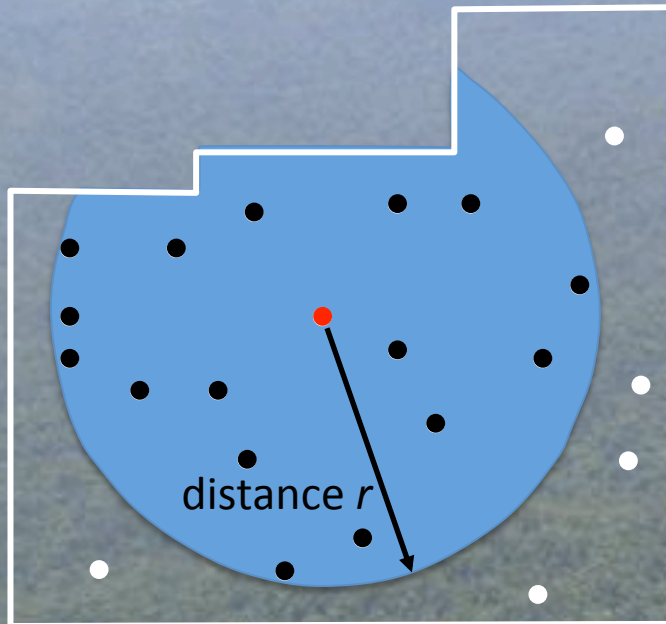
- Cas typique de données entièrement cartographiées (semis d'arbres dans une parcelle forestière)





## Cadre d'analyse des processus ponctuels spatiaux (Ripley 1977)

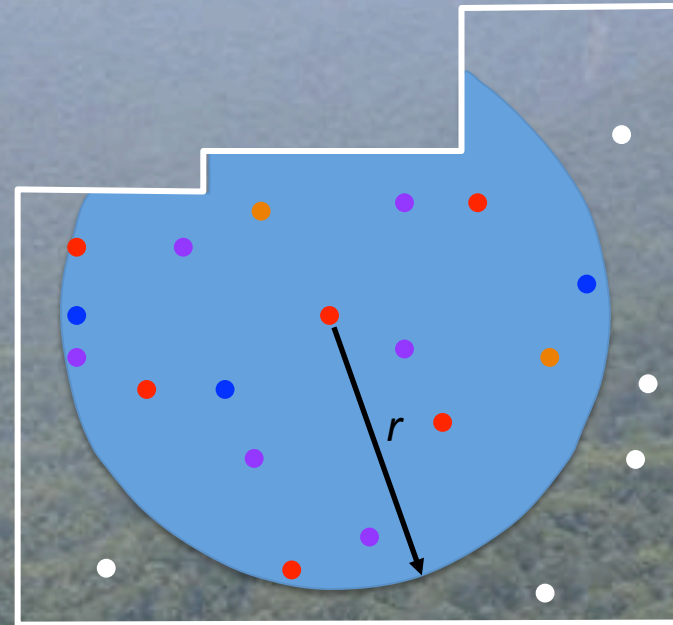
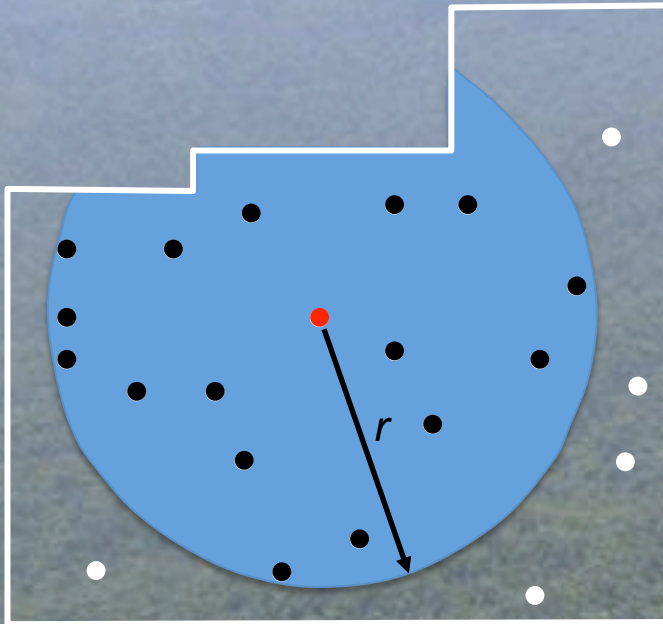
- $\lambda K(r) = E(\# \text{ voisins dans un rayon } r)$



## Cadre d'analyse des processus ponctuels spatiaux (Ripley 1977)

- $\lambda K(r) = E(\# \text{ voisins dans un rayon } r)$

$\lambda_j K_{ij}(r) = E(\# \text{ voisins de l'espèce } j$   
dans un rayon  $r$  de l'espèce  $i$ )





**Une version distance-dépendante de  $Q_k$**  (Pélissier & Goreaud 2015)

$$K_R(r) = \frac{1}{Q_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j K_{ij}(r) \delta_{ij}}{\lambda^2 K(r)} = \frac{Q_k(r)}{Q_k}$$

**Une version distance-dépendante de  $Q_k$**  (Pélissier & Goreaud 2015)

$$K_R(r) = \frac{1}{Q_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j K_{ij}(r) \delta_{ij}}{\lambda^2 K(r)} = \frac{Q_k(r)}{Q_k}$$

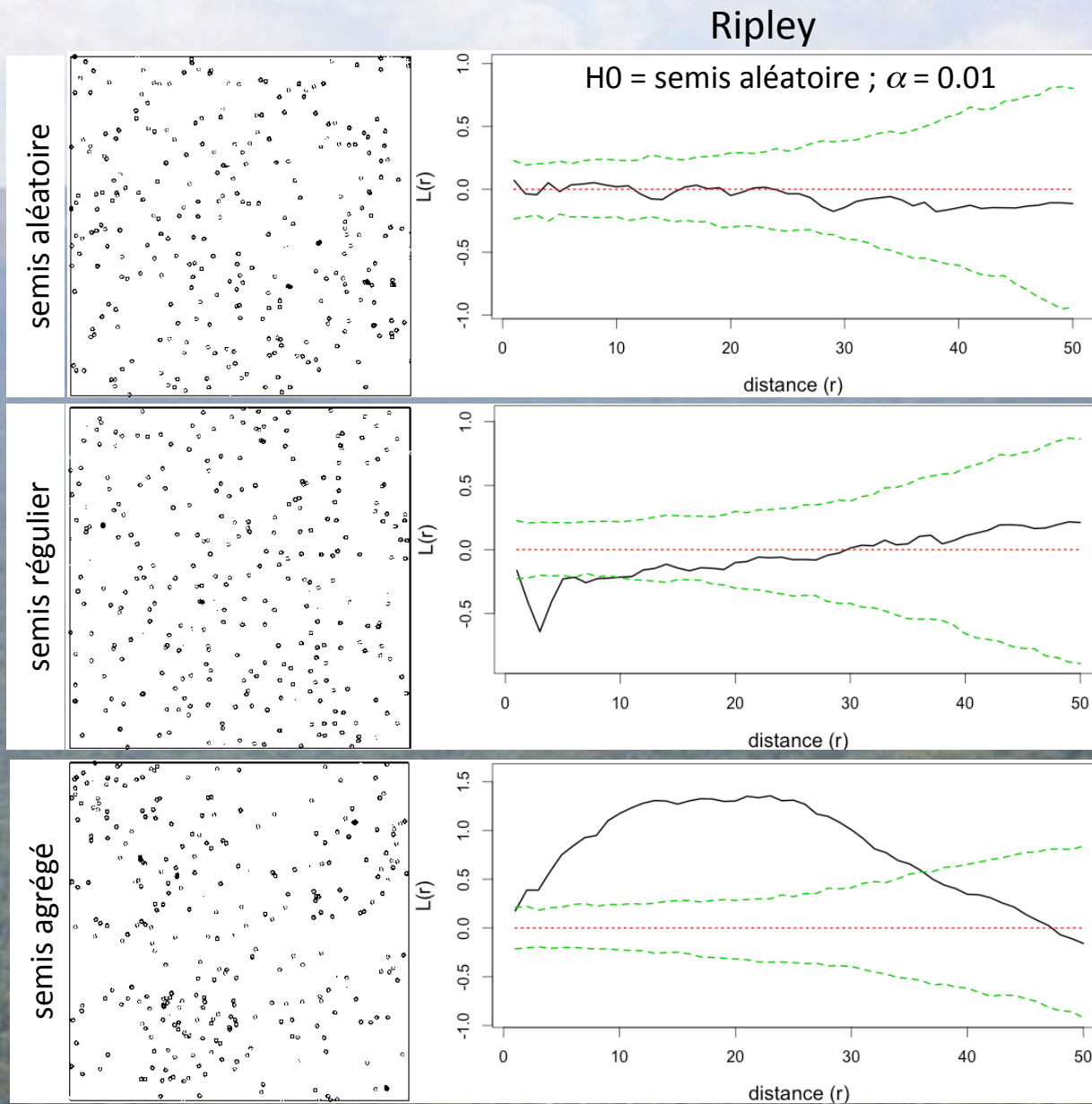
- si  $\delta_{ij}$  uniforme => diversité de Simpson (Shimatani 2001)

$$K_S(r) = \frac{1}{D_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j K_{ij}(r)}{\lambda^2 K(r)} = \frac{D_k(r)}{D_k}$$



# Simulation de structures spatiales

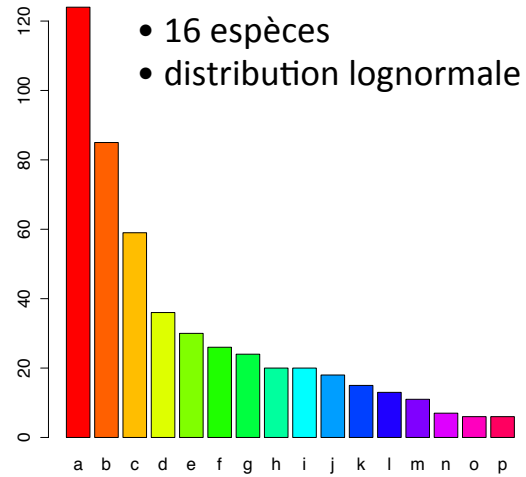
- Structure spatiale :  
 $N = 500$  arbres ;  $A = 1$  ha ;  $S = 16$  sp



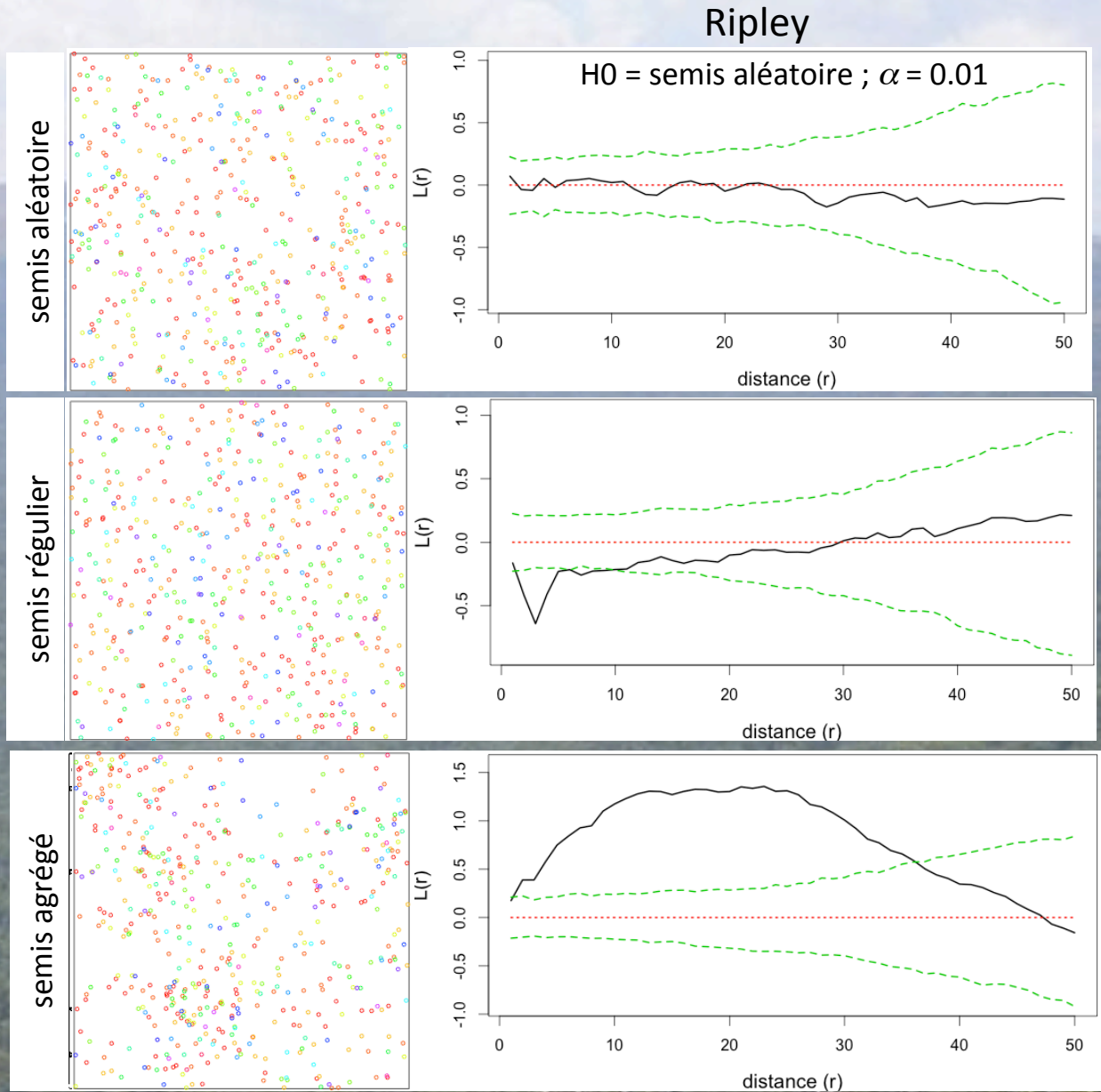
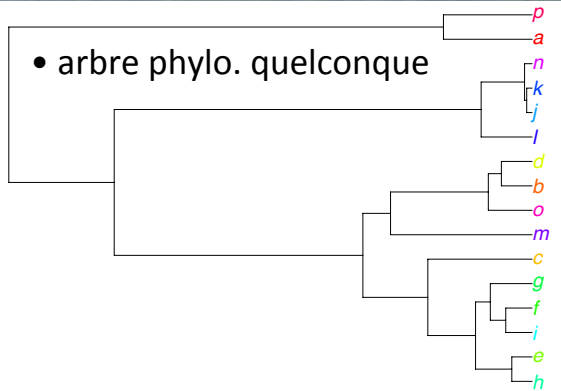
# Simulation de structures spatiales avec mélange aléatoire d'espèces

- Structure spatiale :  
 $N = 500$  arbres ;  $A = 1$  ha ;  $S = 16$  sp

- Etiquetage aléatoire des points



- arbre phylo. quelconque

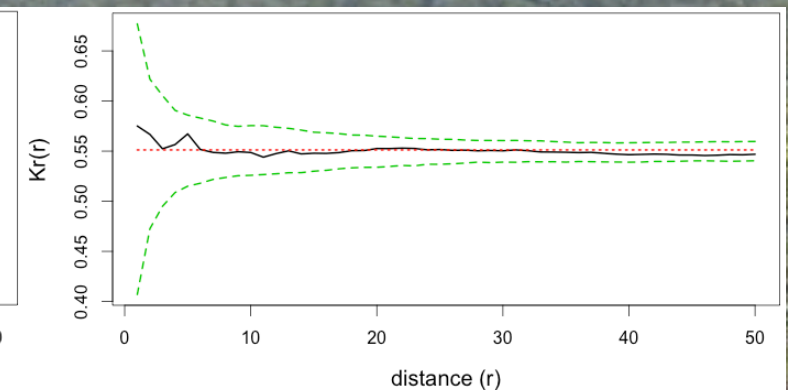
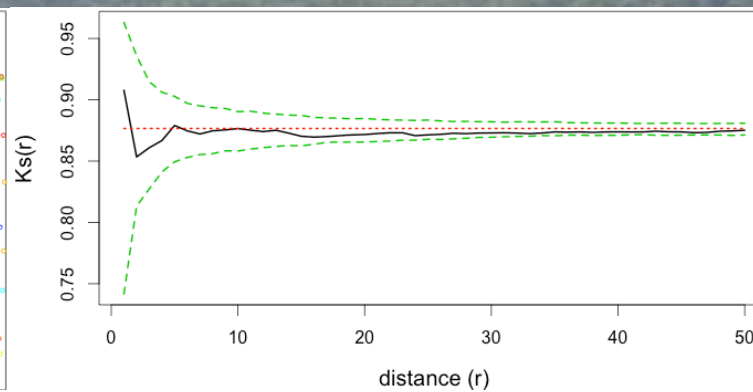
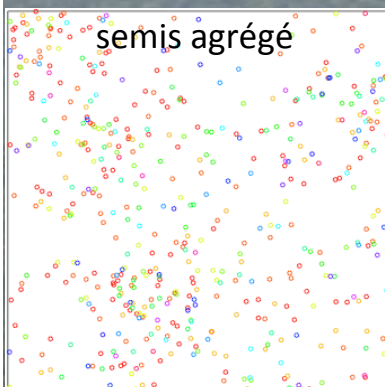
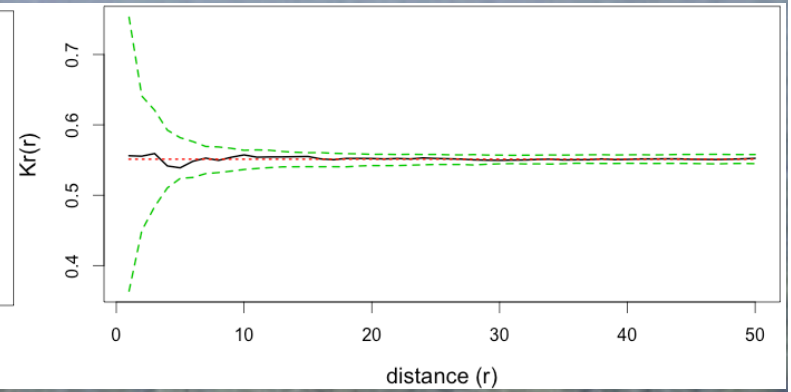
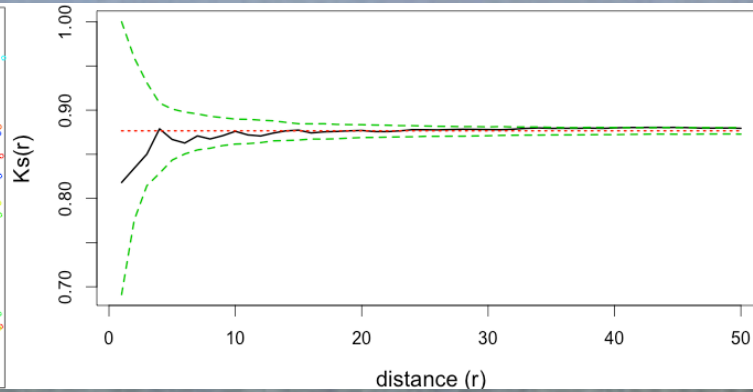
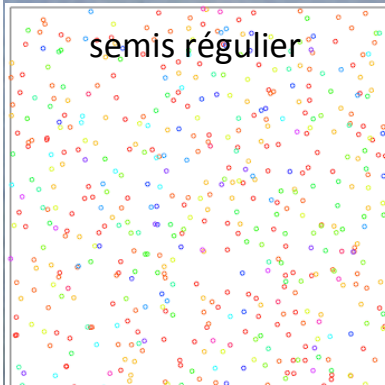
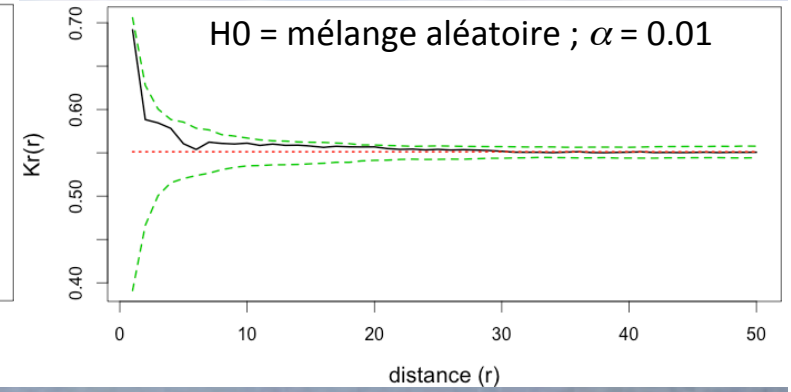
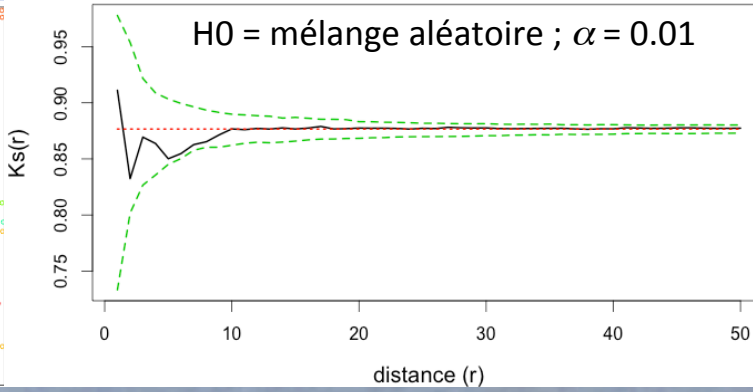
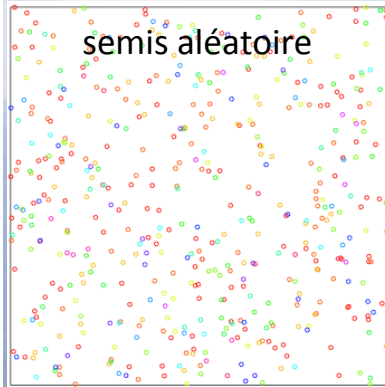




# $K_S(r)$ et $K_R(r)$ sont indépendantes de la structure spatiale du semis

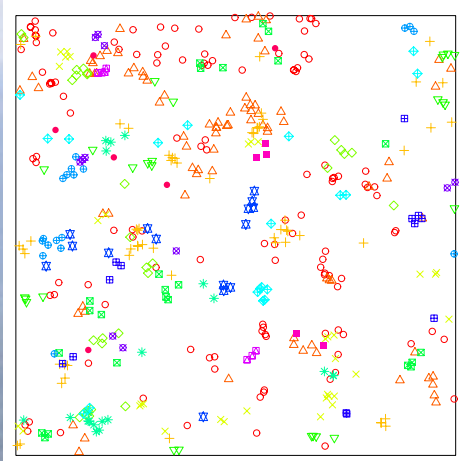
Simpson

Rao

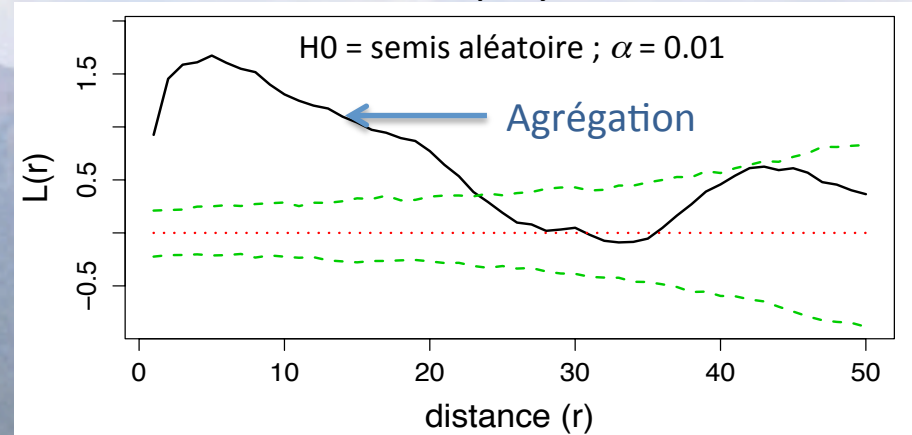


# Simulation d'une dispersion limitée

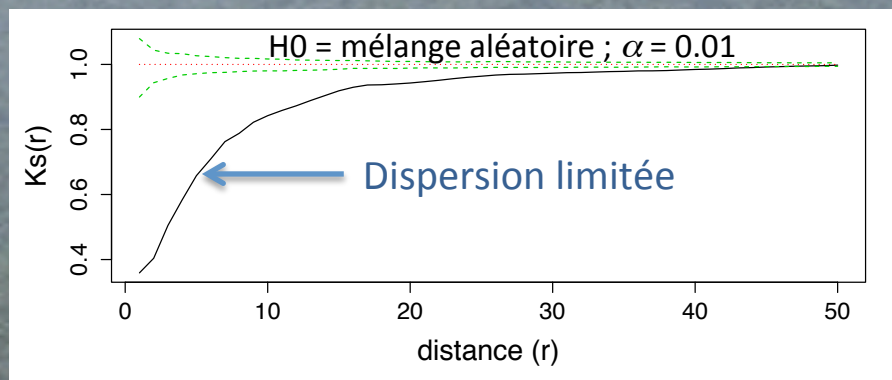
- 16 processus Neyman-Scott indépendants
- Noyau de dispersion de Cauchy (5% des enfants > 20 m des parents)



Ripley



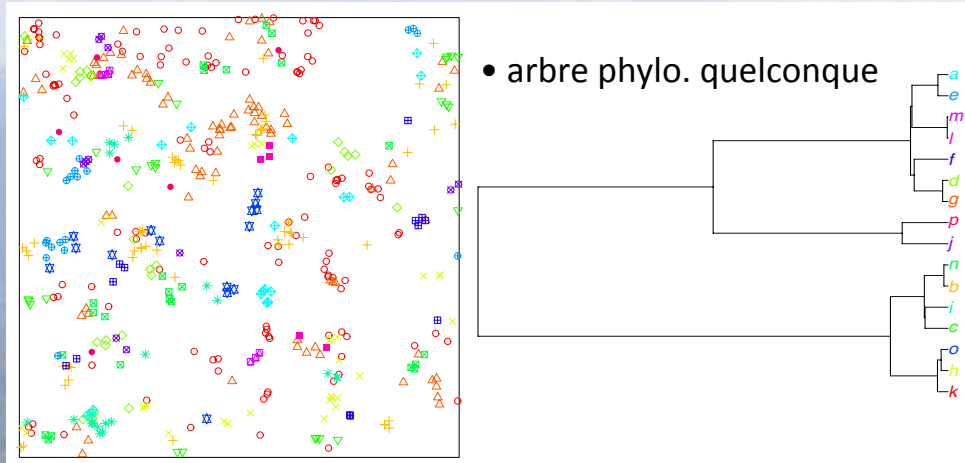
Simpson



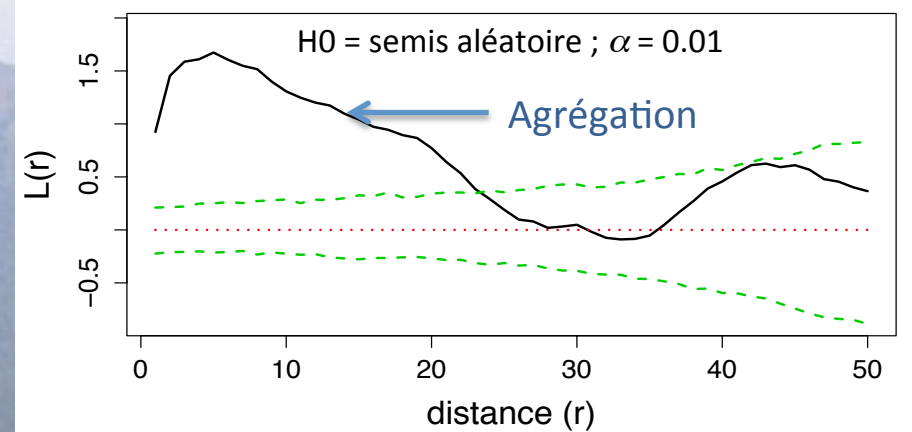


# Simulation d'une dispersion limitée

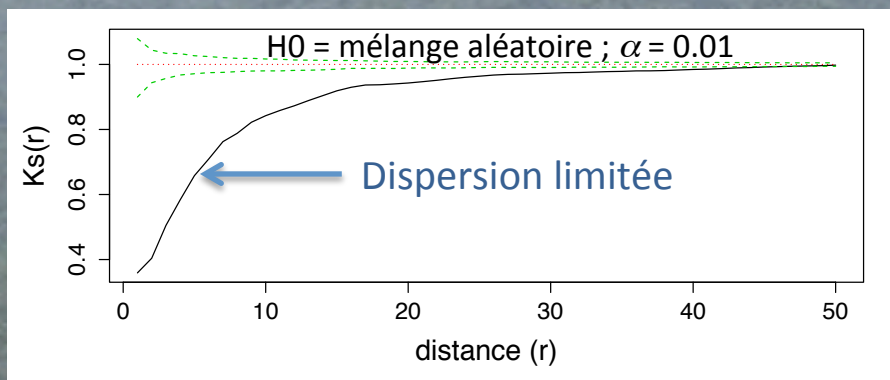
- 16 processus Neyman-Scott indépendants
- Noyau de dispersion de Cauchy (5% des enfants > 20 m des parents)



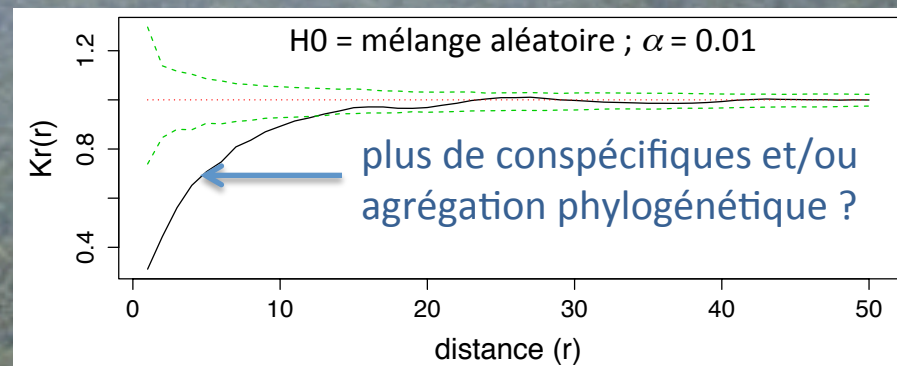
## Ripley



## Simpson

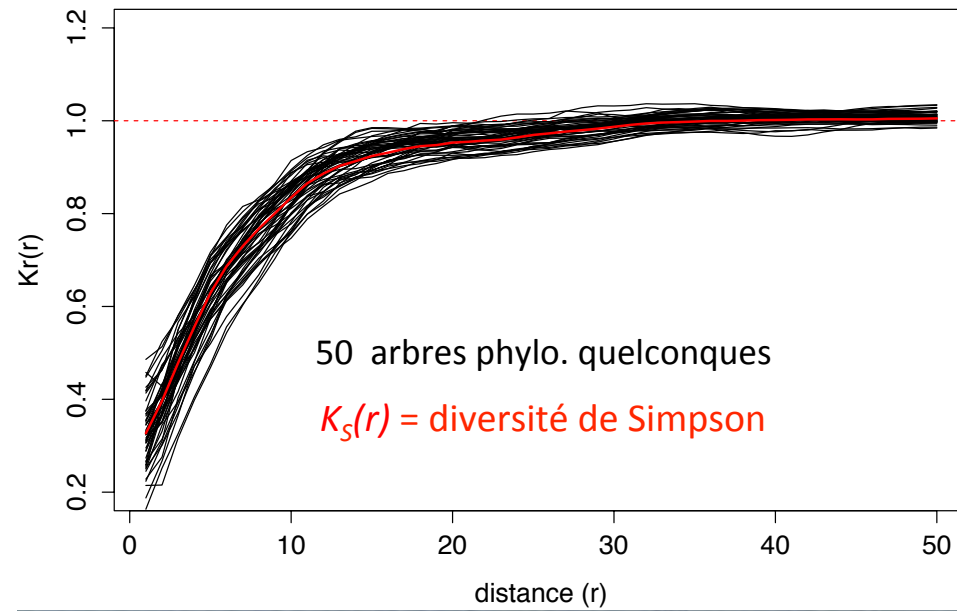


## Rao



## Variation des relations entre espèces (Shen et al. 2013, Pélissier & Goreaud 2015)

Rao

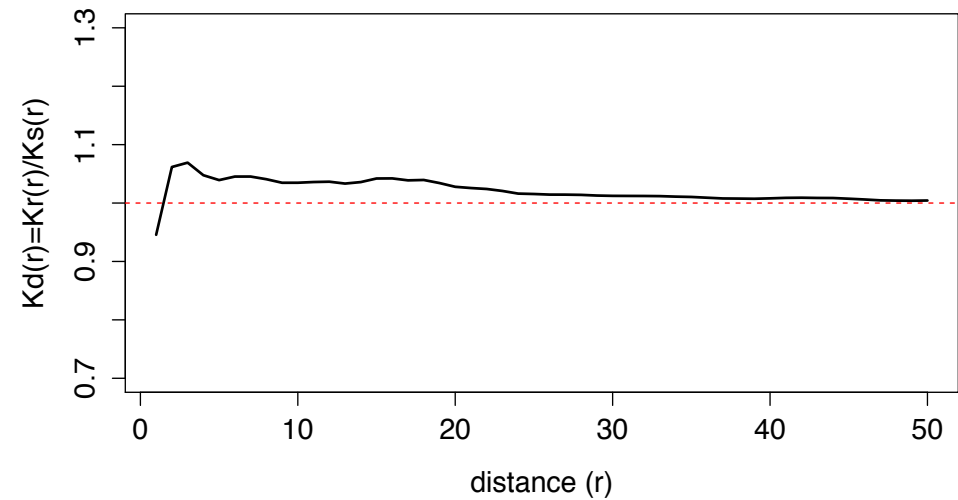
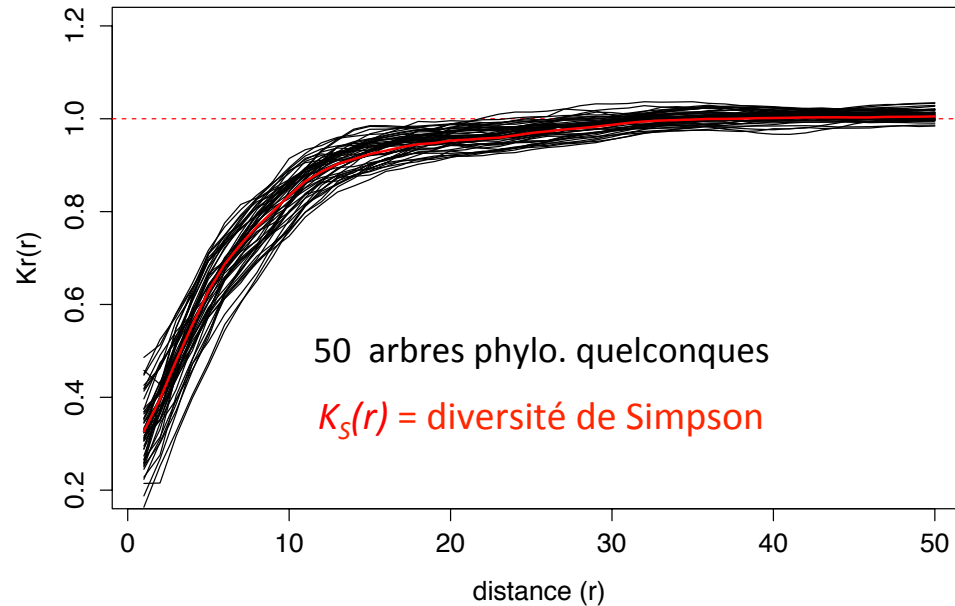




## Variation des relations entre espèces (Shen et al. 2013, Pélissier & Goreaud 2015)

Rao

Rao/Simpson

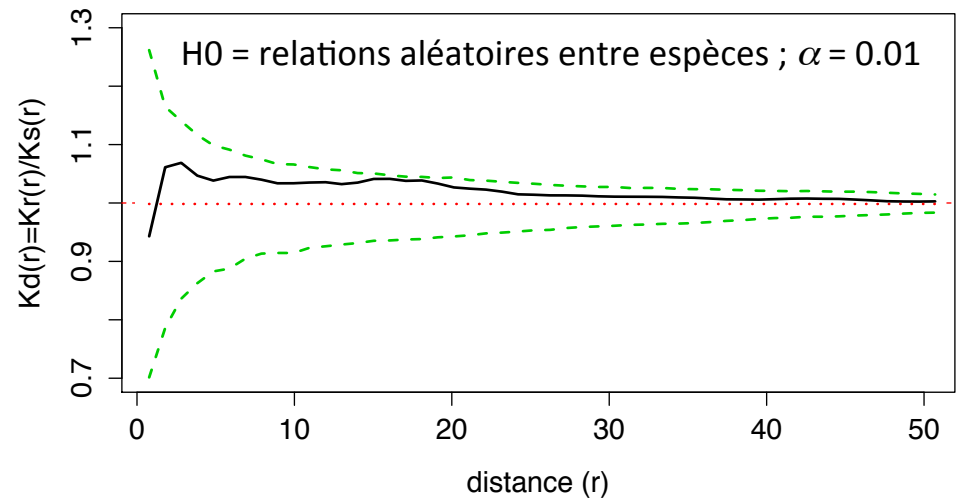
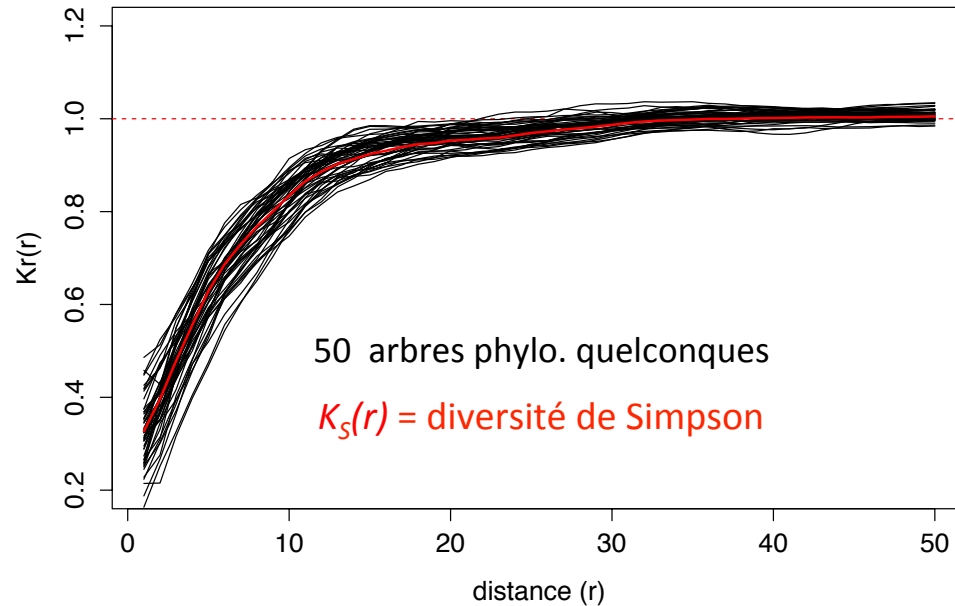


- $K_d(r) = K_R(r) / K_S(r)$  décrit la structure spatiale des relations entre espèces (phylogénétiques, fonctionnelles) **conditionnellement** à la structure spatiale du mélange d'espèces

## Variation des relations entre espèces (Shen et al. 2013, Pélissier & Goreaud 2015)

Rao

Rao/Simpson

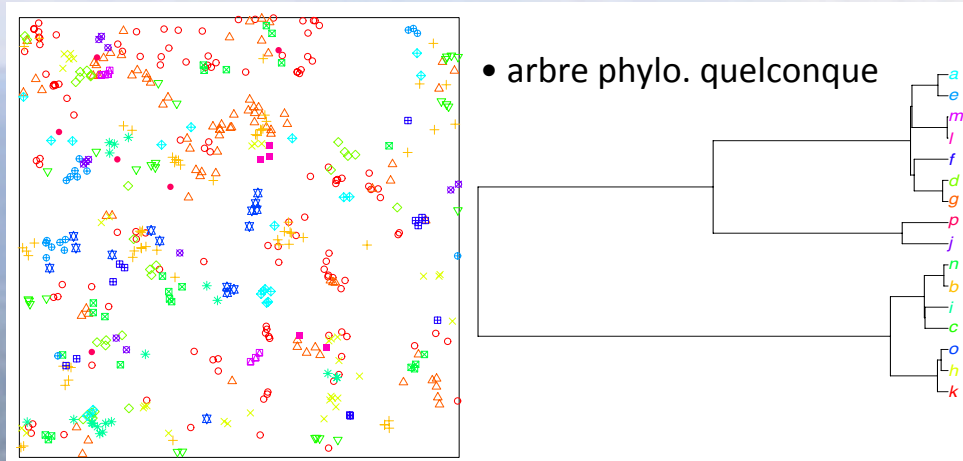


- $K_d(r) = K_R(r) / K_S(r)$  décrit la structure spatiale des relations entre espèces (phylogénétiques, fonctionnelles) conditionnellement à la structure spatiale du mélange d'espèces
- L'hypothèse nulle d'une absence de structure spatiale des relations entre espèces est testée en randomisant la matrice des distances entre espèces (i.e. en permutant les feuilles de la phylogénie)

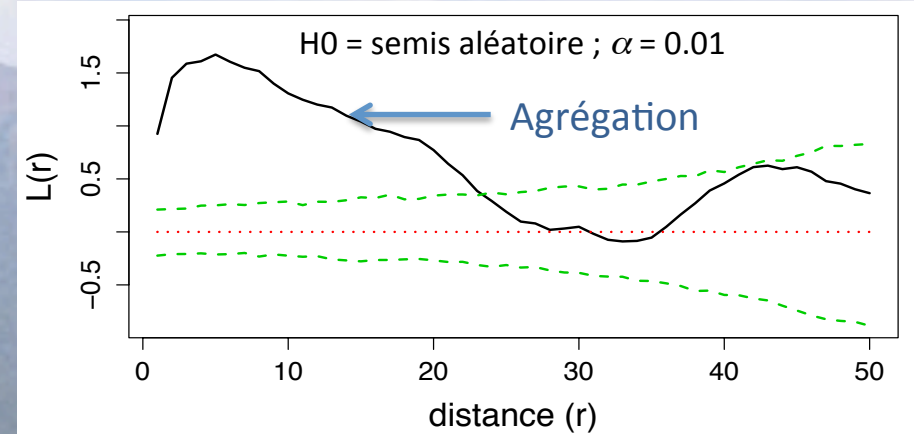


# Simulation d'une dispersion limitée

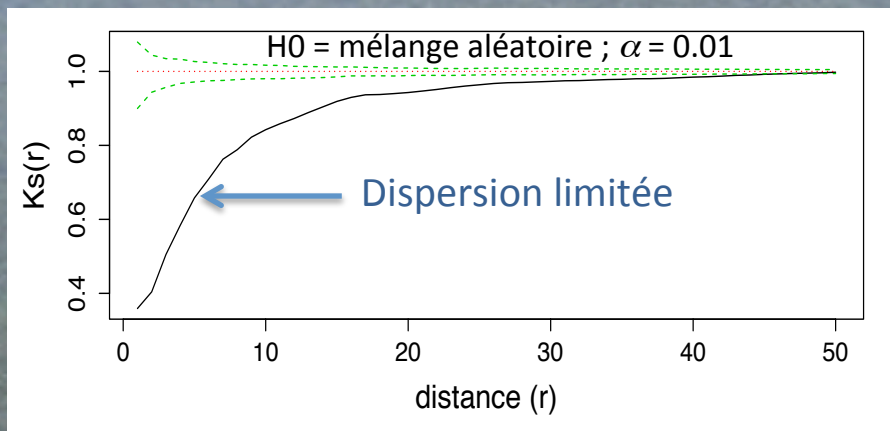
- 16 processus Neyman-Scott indépendants
- Noyau de dispersion de Cauchy (5% des enfants > 20 m des parents)



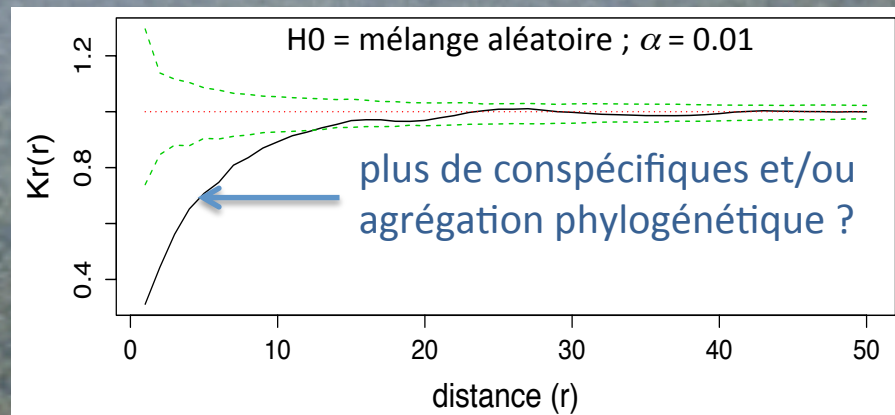
## Ripley



## Simpson

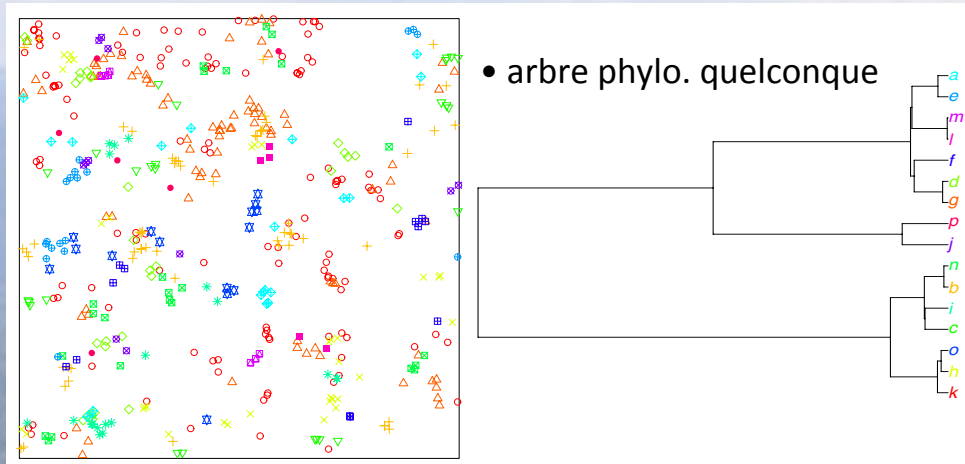


## Rao

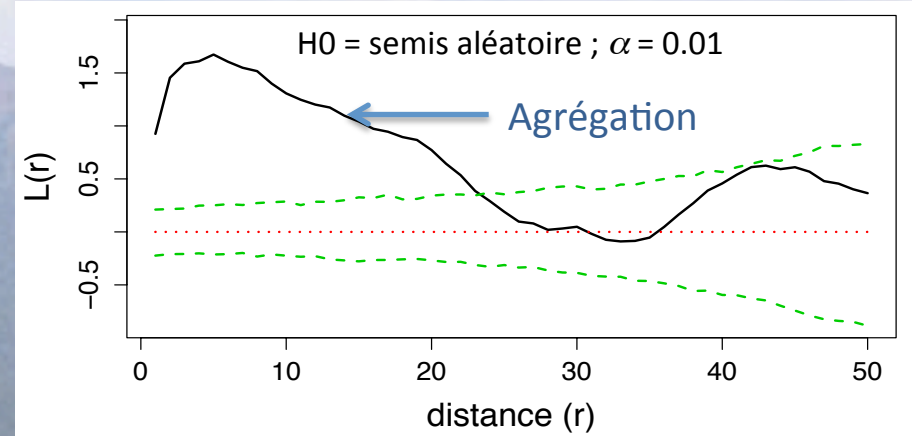


# Simulation d'une dispersion limitée

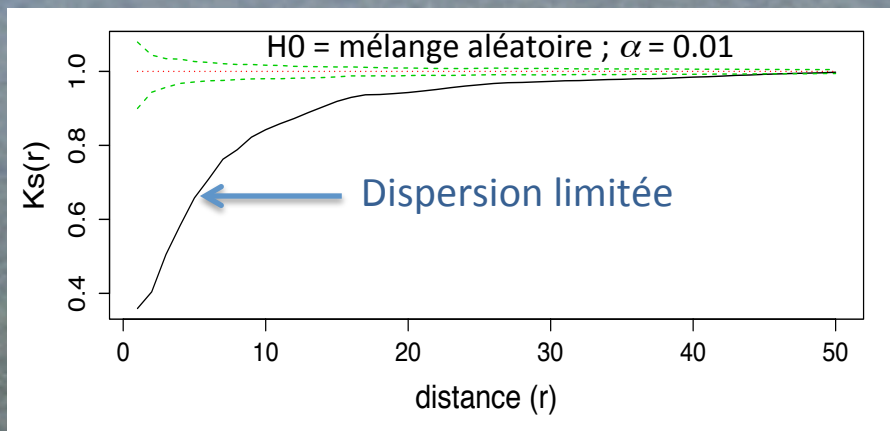
- 16 processus Neyman-Scott indépendants
- Noyau de dispersion de Cauchy (5% des enfants > 20 m des parents)



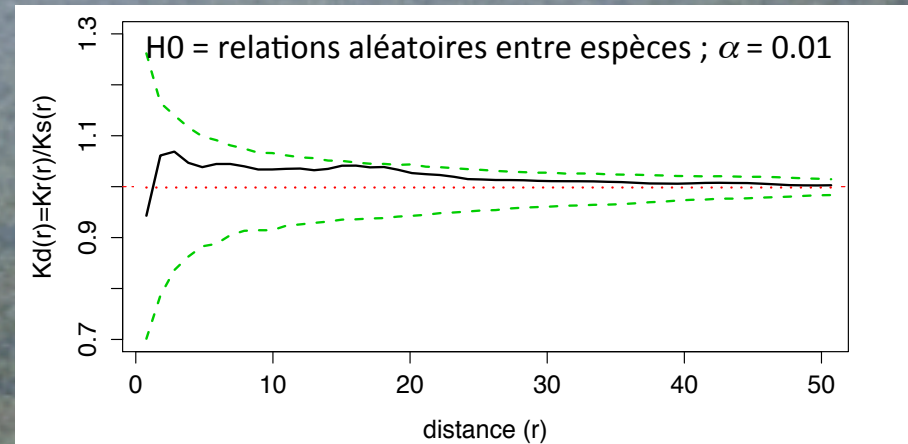
## Ripley



## Simpson

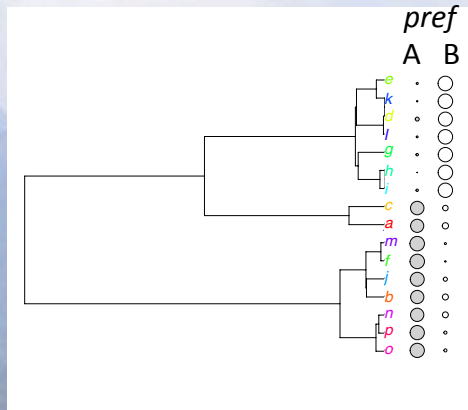


## Rao/Simpson



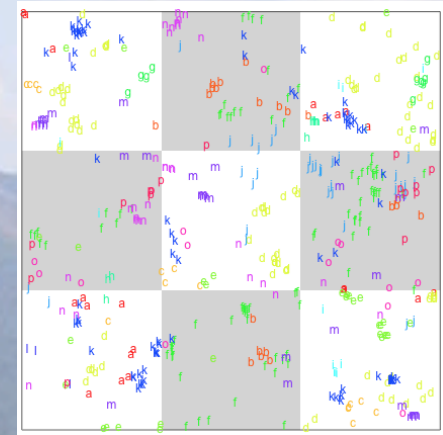


# Simulation d'une dispersion limitée en environnement hétérogène avec un trait de préférence d'habitat phylogénétiquement agrégé

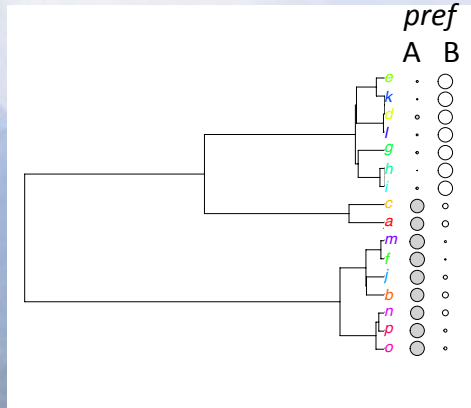


Processus de Neyman-Scott  
avec un noyau de Cauchy

$$\lambda_{x,y} \propto \text{pref}(A)$$



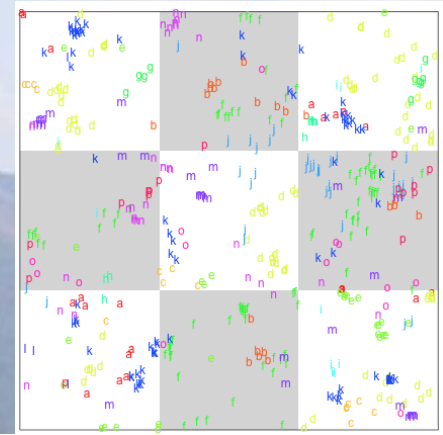
# Simulation d'une dispersion limitée en environnement hétérogène avec un trait de préférence d'habitat phylogénétiquement agrégé



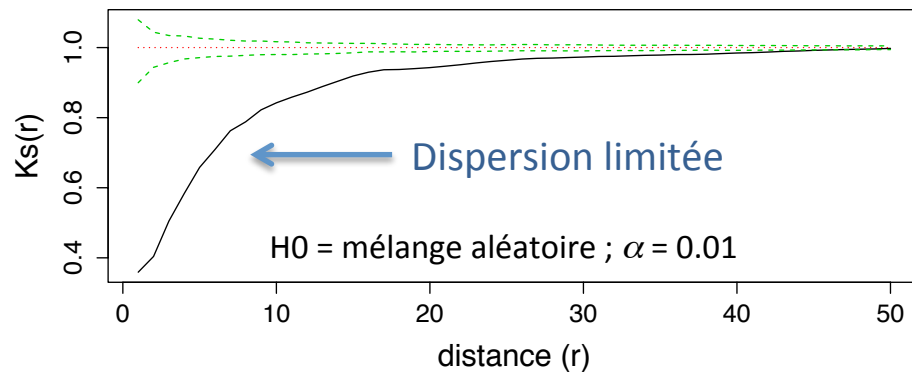
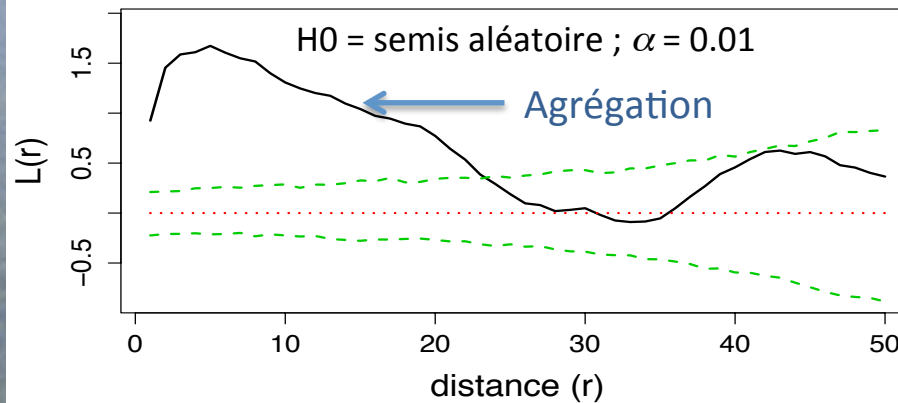
Processus de Neyman-Scott avec un noyau de Cauchy

$$\lambda_{x,y} \propto \text{pref}(A)$$

Ripley

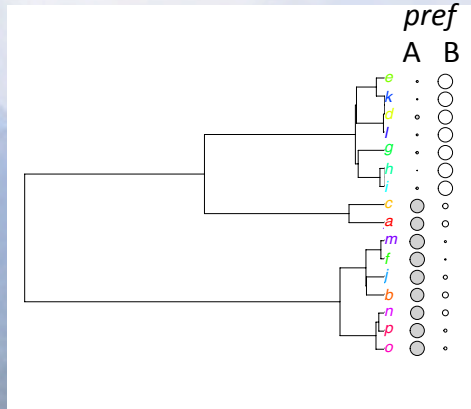


Simpson





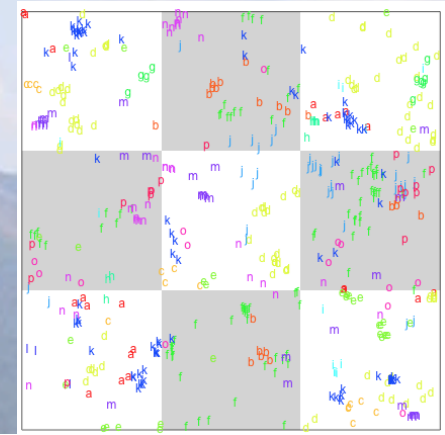
# Simulation d'une dispersion limitée en environnement hétérogène avec un trait de préférence d'habitat phylogénétiquement agrégé



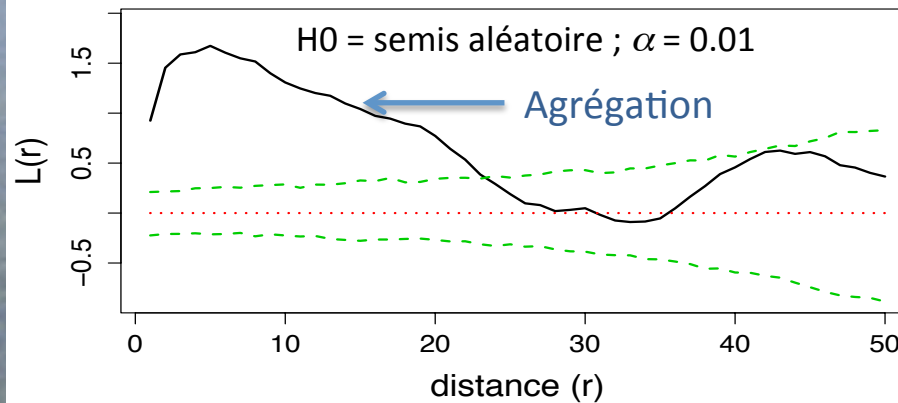
Processus de Neyman-Scott  
avec un noyau de Cauchy

$$\lambda_{x,y} \propto \text{pref}(A)$$

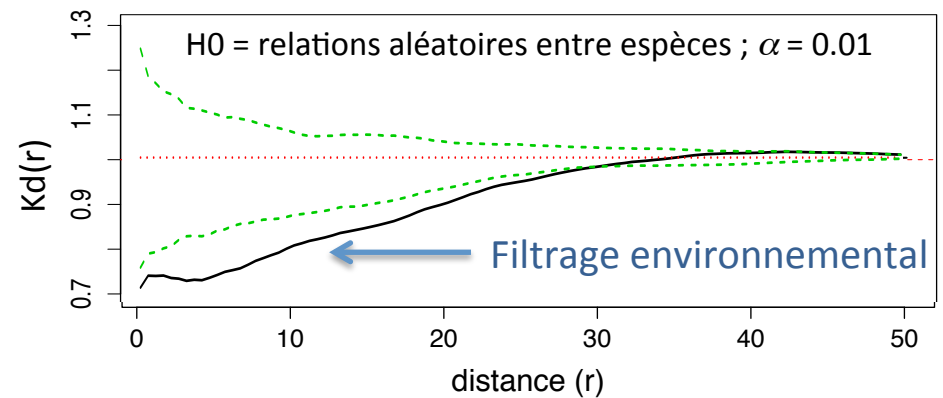
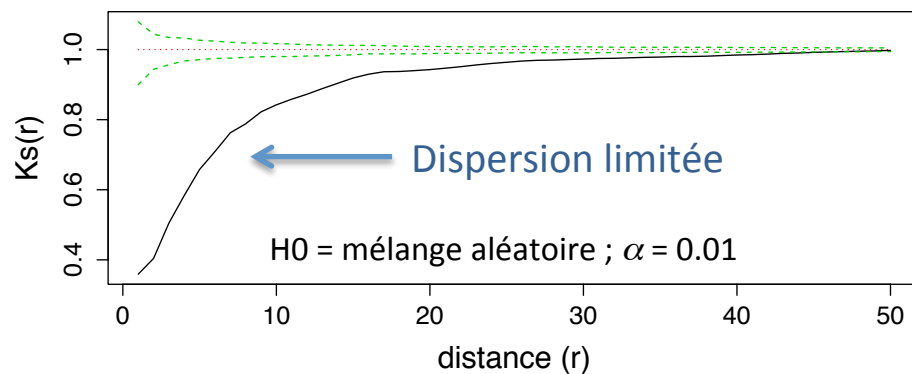
Ripley



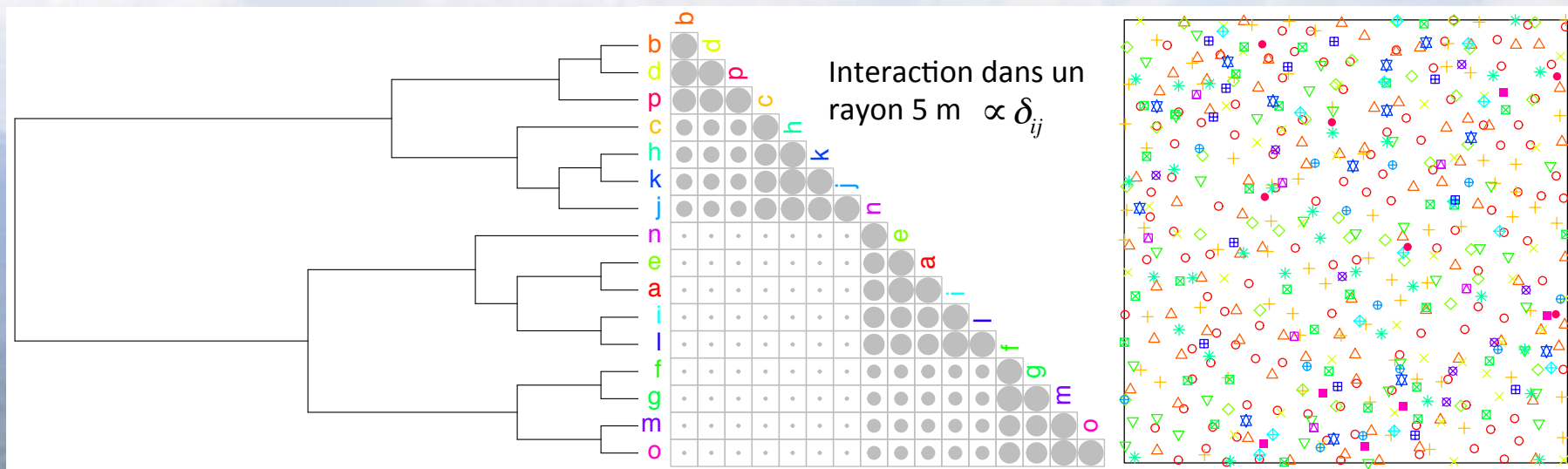
Simpson



Rao/Simpson

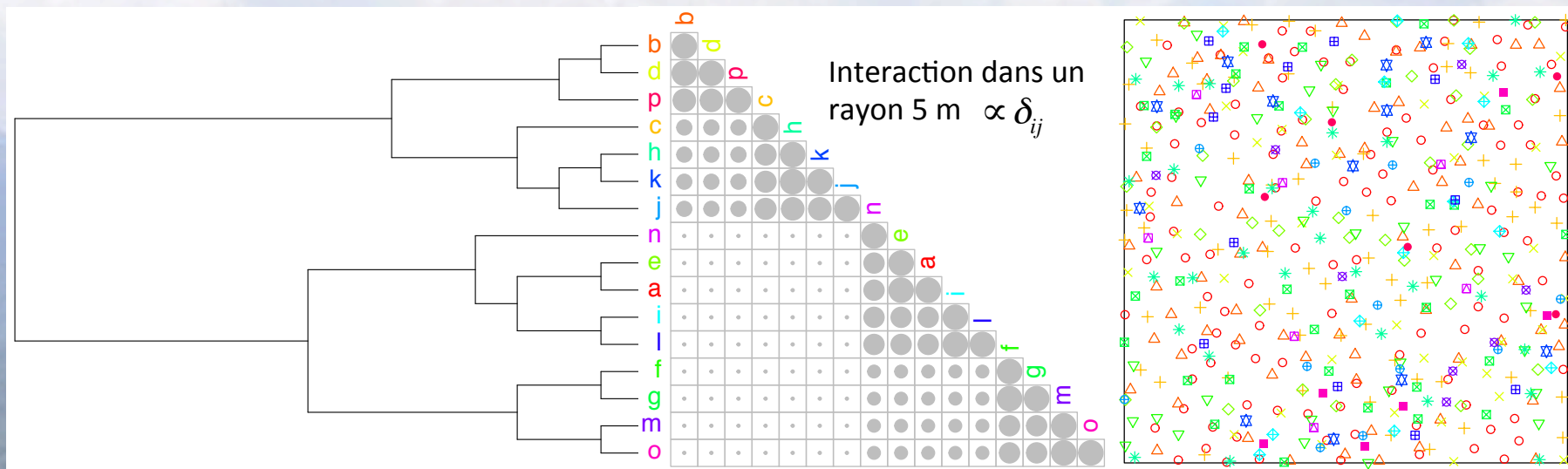


# Simulation d'une compétition inversement proportionnelle à la distance entre espèces

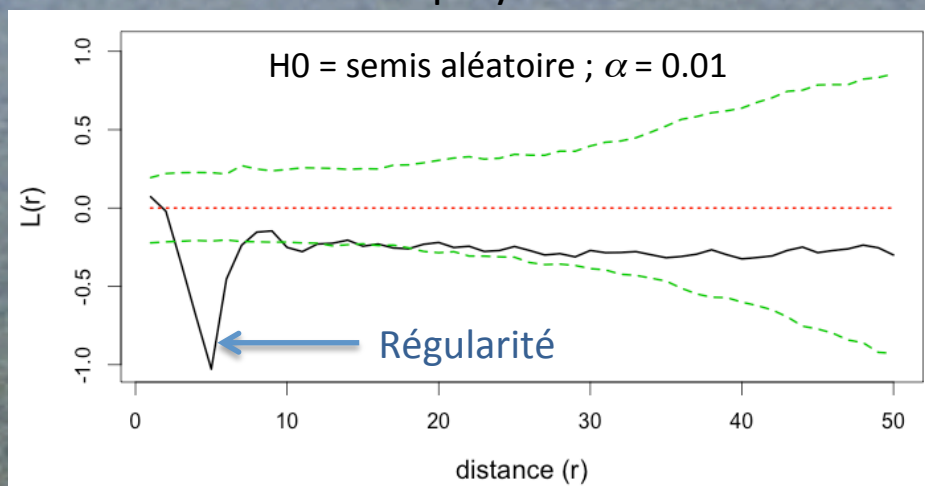




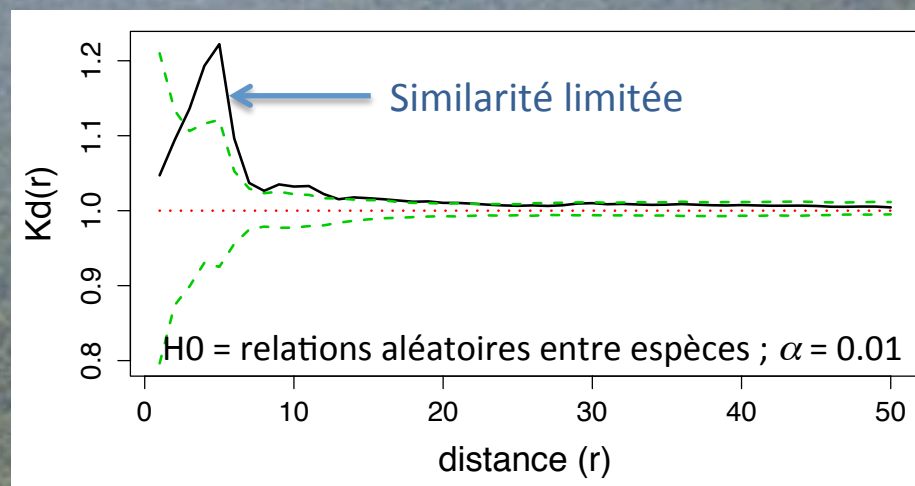
# Simulation d'une compétition inversement proportionnelle à la distance entre espèces



Ripley

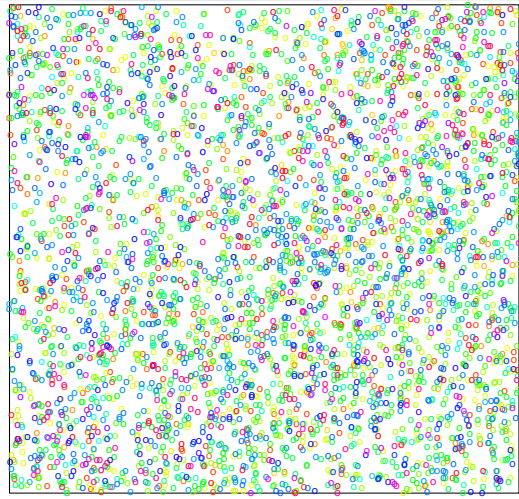


Rao/Simpson

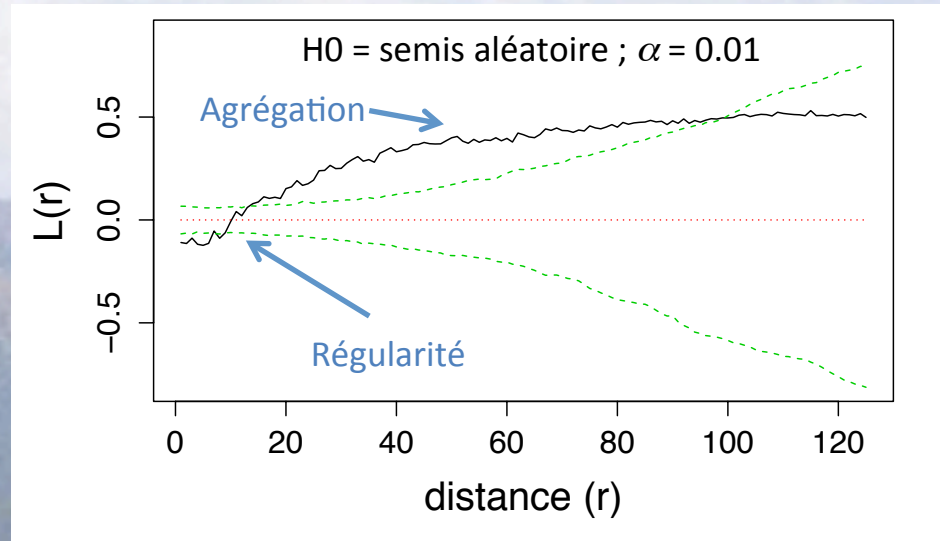


# Exemple d'une parcelle de forêt tropicale en Guyane

$N = 4138$ ;  $A = 6,25$  ha;  $S = 332$  sp



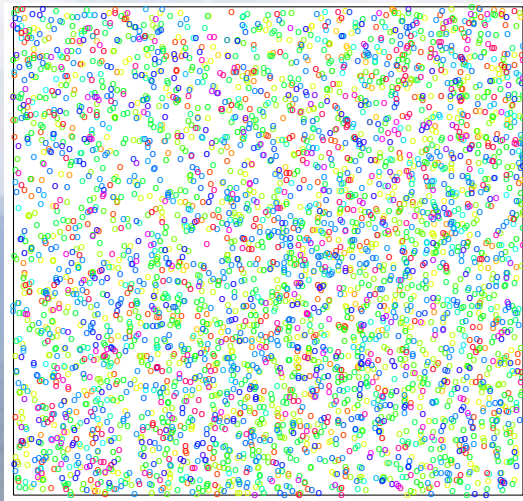
Ripley



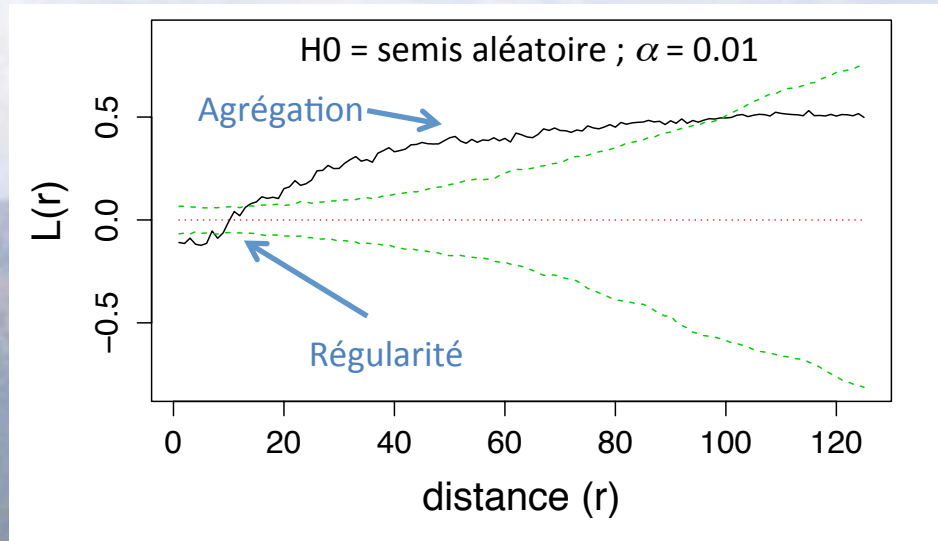


# Exemple d'une parcelle de forêt tropicale en Guyane

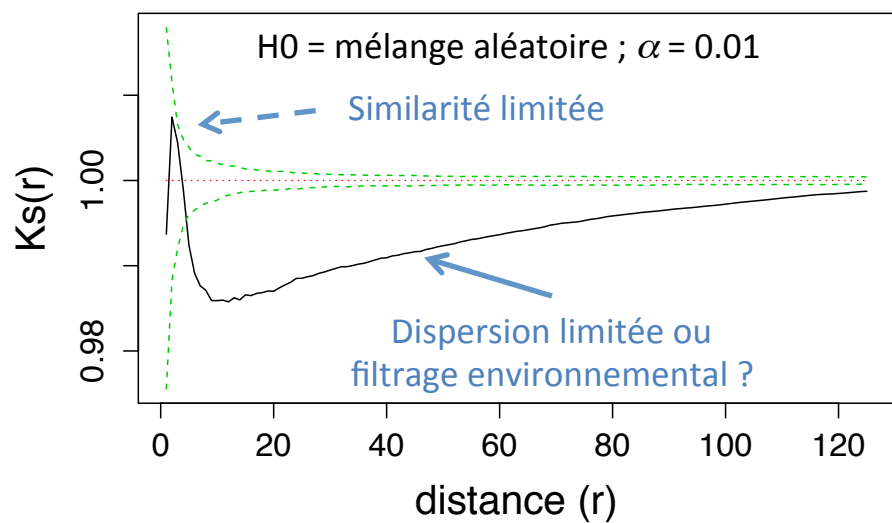
$N = 4138$ ;  $A = 6,25$  ha;  $S = 332$  sp



### Ripley

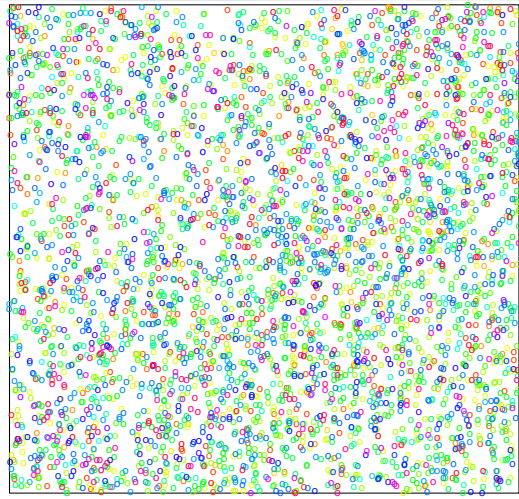


### Simpson

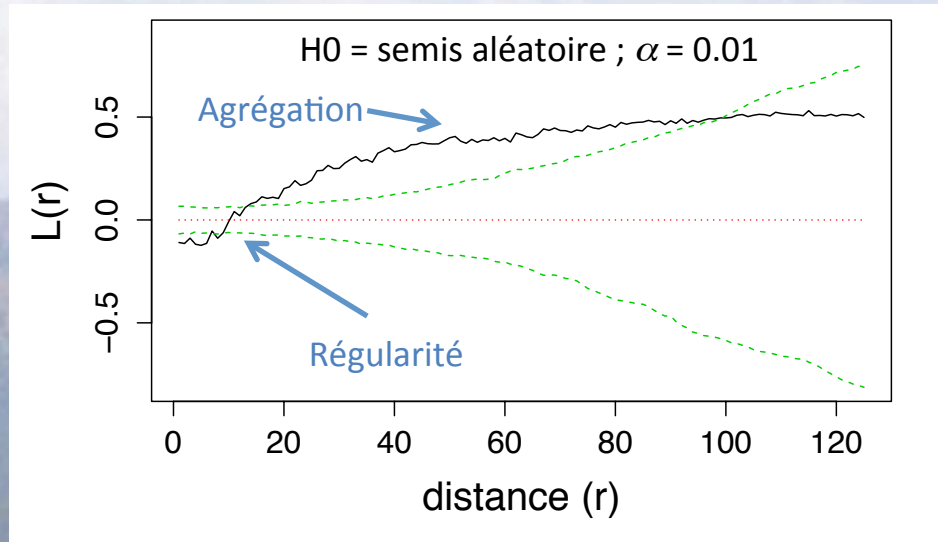


# Exemple d'une parcelle de forêt tropicale en Guyane

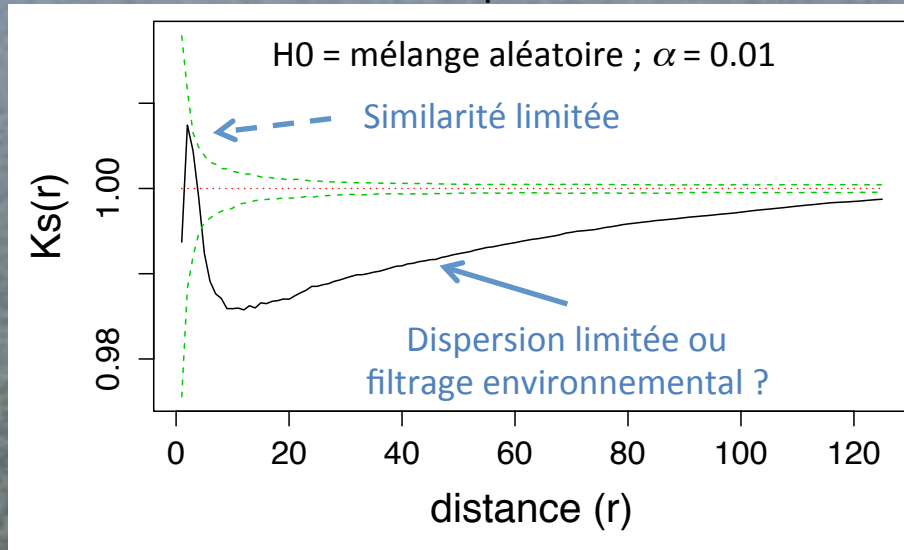
$N = 4138$ ;  $A = 6,25$  ha;  $S = 332$  sp



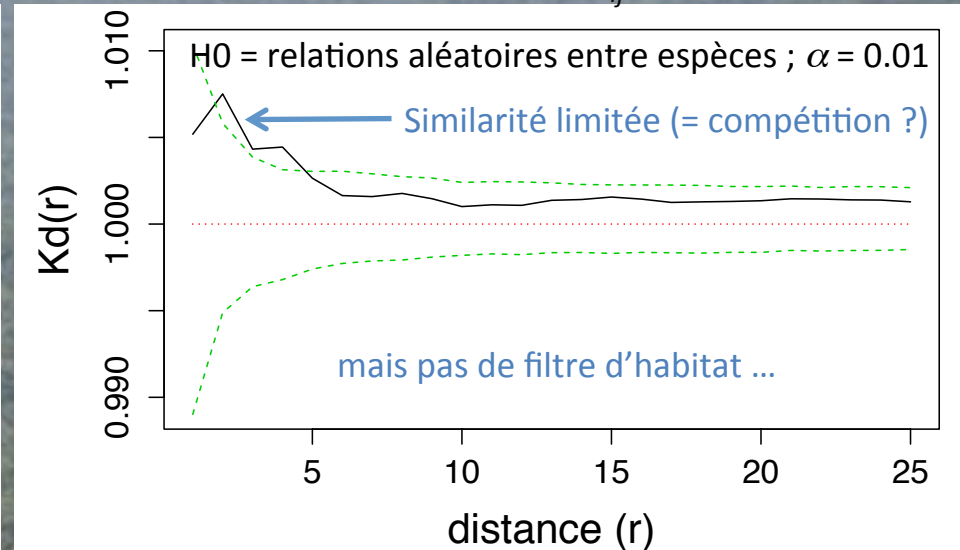
## Ripley



## Simpson



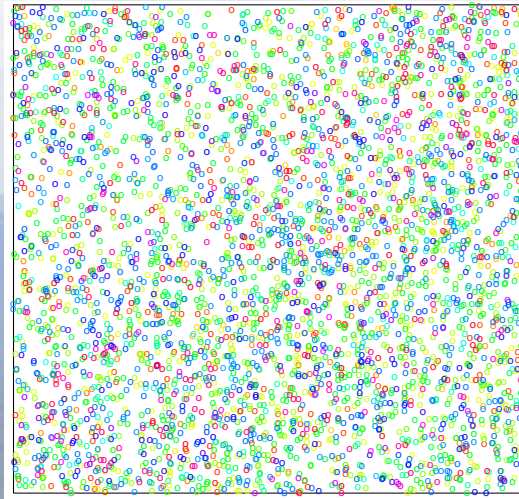
## Rao/Simpson ( $\delta_{ij} = \text{APG III}$ )



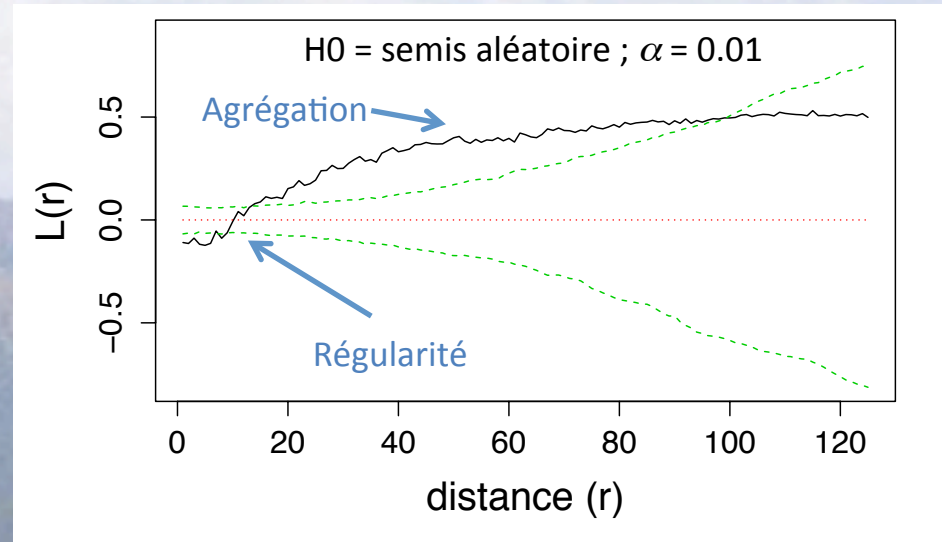


# Exemple d'une parcelle de forêt tropicale en Guyane

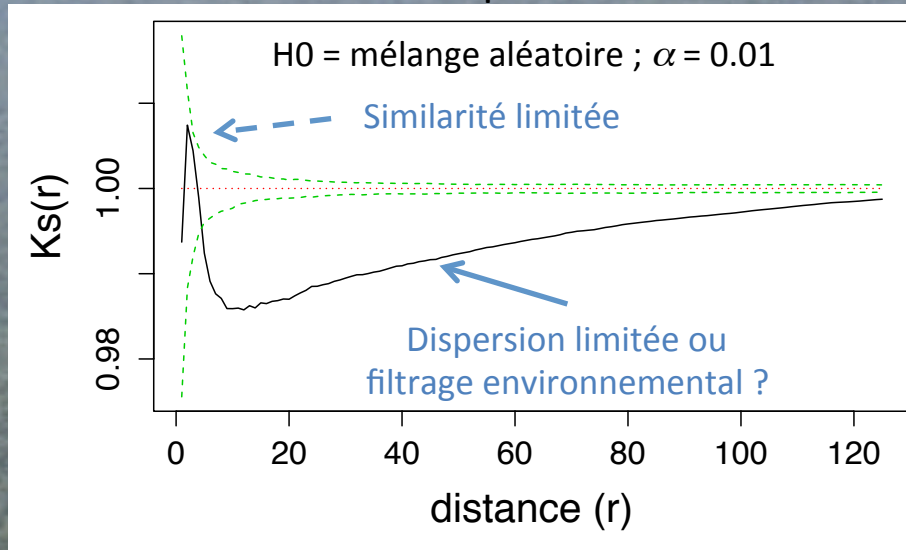
$N = 4138$ ;  $A = 6,25$  ha;  $S = 332$  sp



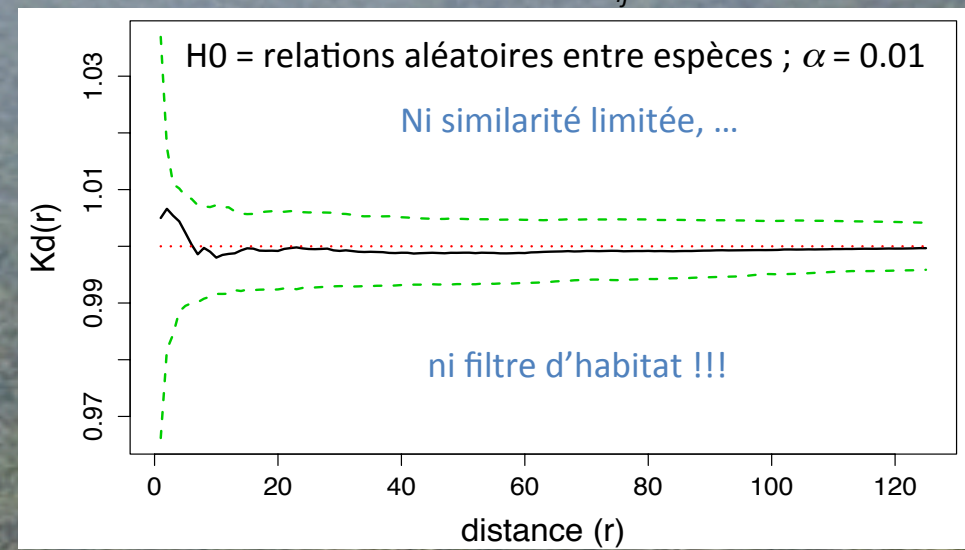
## Ripley



## Simpson

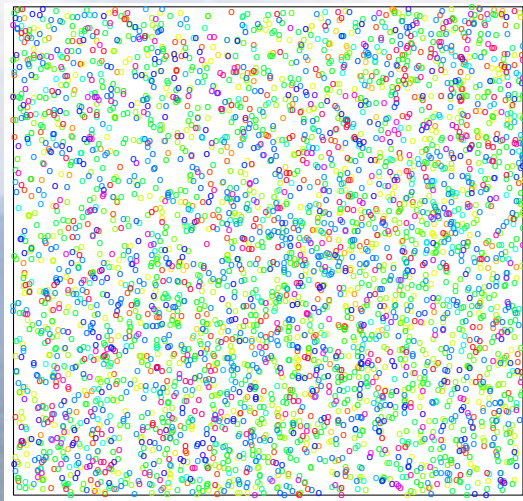


## Rao/Simpson ( $\delta_{ij}$ = phylo)

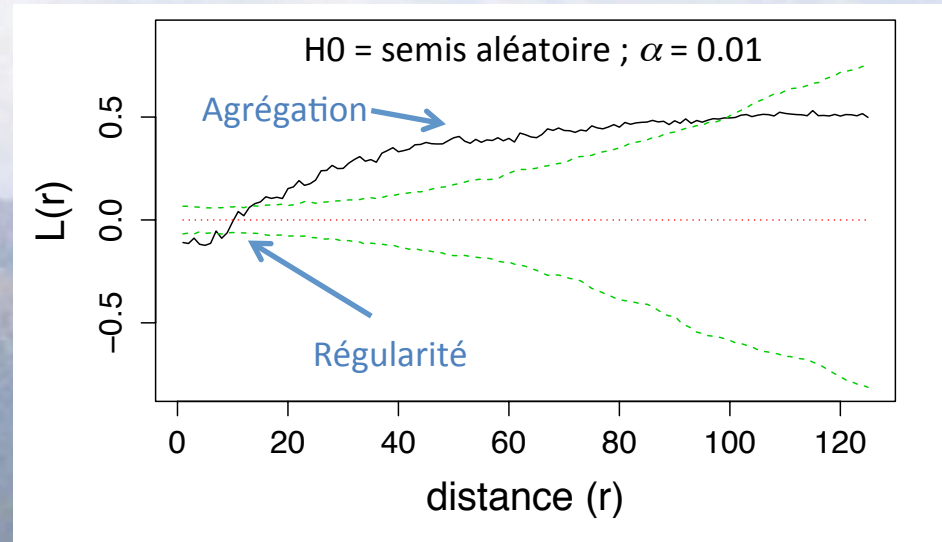


# Exemple d'une parcelle de forêt tropicale en Guyane

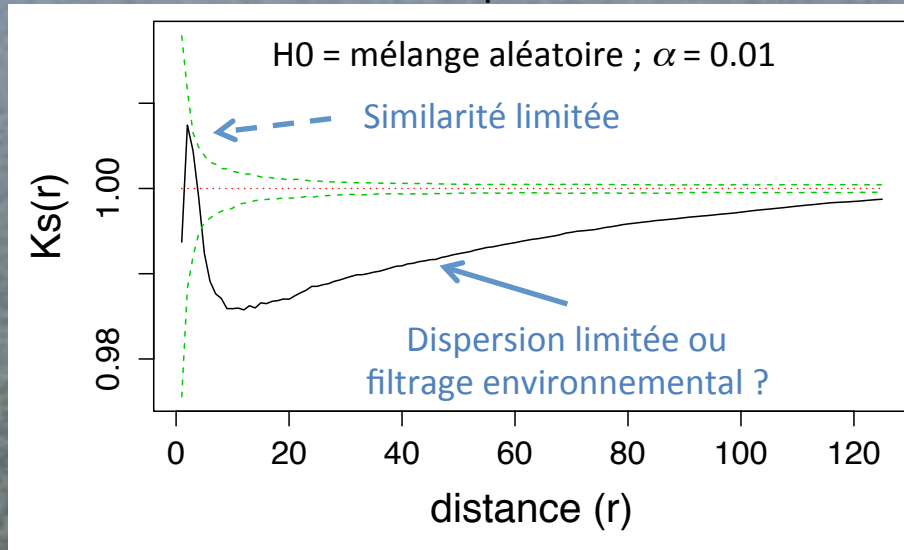
$N = 4138$ ;  $A = 6,25$  ha;  $S = 332$  sp



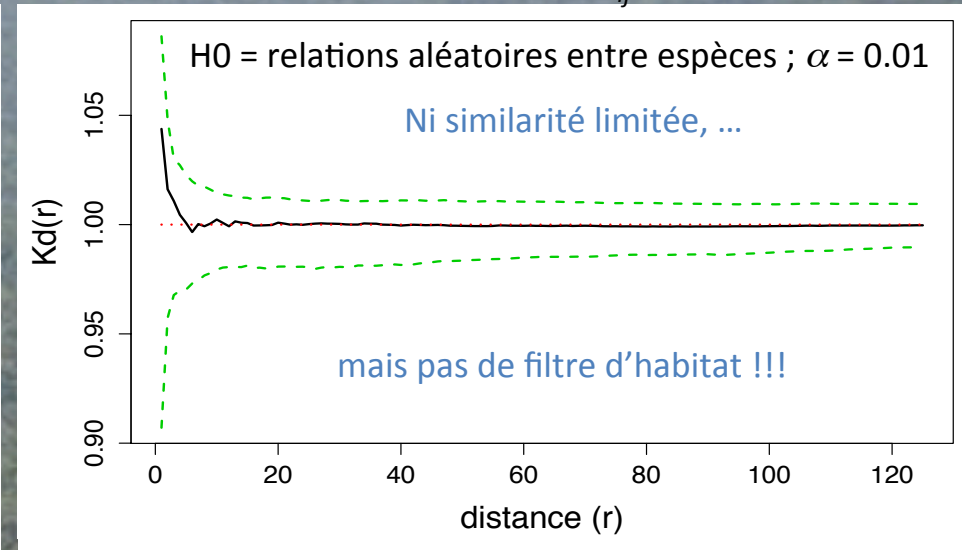
## Ripley



## Simpson



## Rao/Simpson ( $\delta_{ij} = \text{LHS} + \text{WSG}$ )



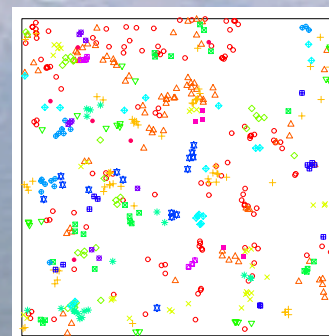


## Dissimilarité inter-communautés

- intra-communauté  $k$

$$Q_k = \sum_{ij} \pi_i \pi_j \delta_{ij}$$

Parcelle  $k$



- inter-communautés  $k$  et  $l$

Parcelle  $k$



Parcelle  $l$

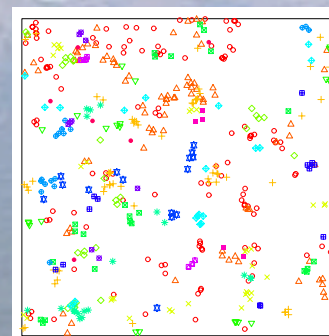


## Dissimilarité inter-communautés

- intra-communauté  $k$

$$Q_k = \sum_{ij} \pi_i \pi_j \delta_{ij}$$

Parcelle  $k$



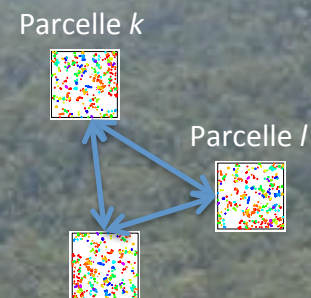
- inter-communautés  $k$  et  $l$  (Webb et al. 2002, 2008)

$$COMDIST = \sum_{i \in k, j \in l} \pi_i \mu_j \delta_{ij}$$

Parcelle  $k$

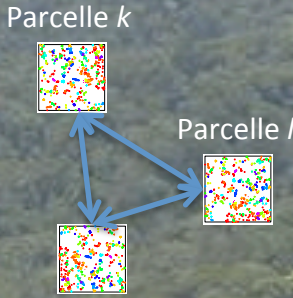
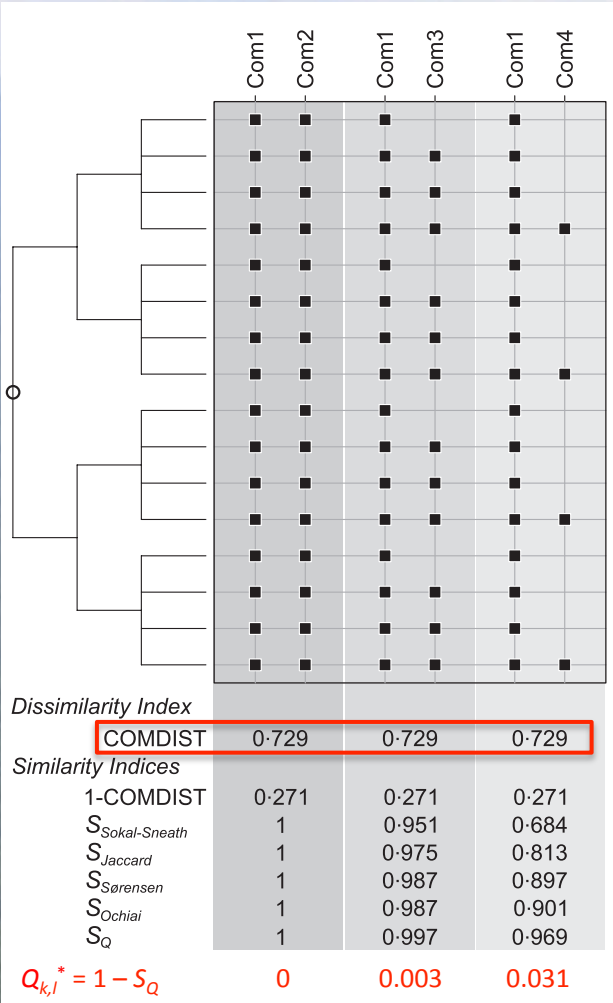


Parcelle  $l$

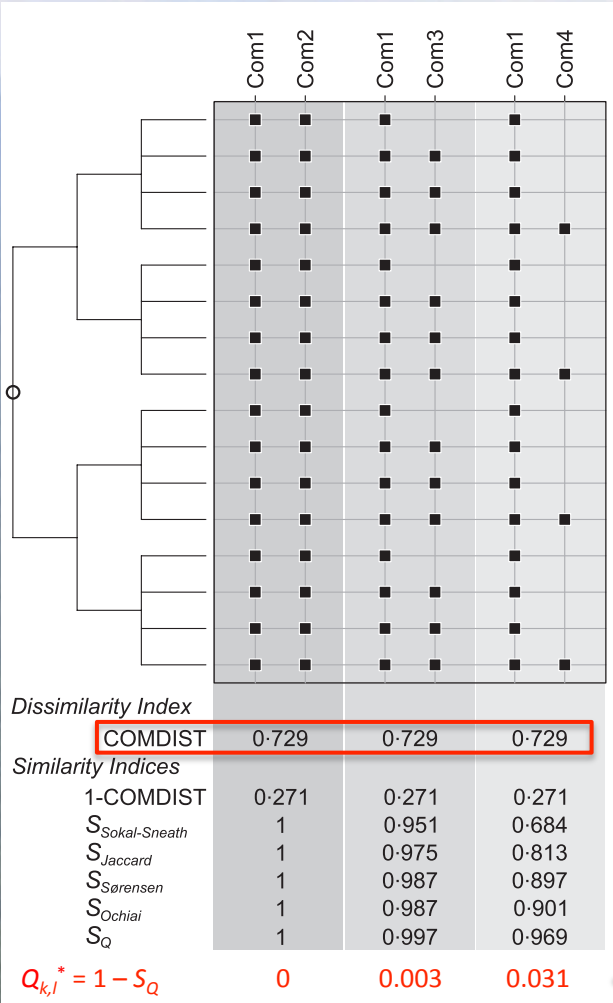




# Dissimilarité inter-communautés (Pavoine & Ricotta 2014)



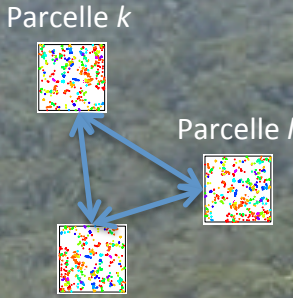
# Dissimilarité inter-communautés (Pavoine & Ricotta 2014)



Dissimilarité de Rao

$$Q_{k,l} = \sum_{i \in k, j \in l} \pi_i \mu_j \delta_{ij} - \frac{1}{2} Q_k - \frac{1}{2} Q_l$$

$$Q_{k,l}^* = Q_{k,l} / \left( 1 - \frac{1}{2} Q_k - \frac{1}{2} Q_l \right)$$





## Une version distance-dépendante de $Q_{k,l}$ (Couteron & Pélissier 2004, Pavoine 2005, Granger et al. 2015)

- Variogramme de dissimilarité de Simpson (Couteron & Pélissier 2004)

$$V_S(r) = \frac{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l D_{k,l}}{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l} - \bar{D}_{k,l} = \bar{D}_{k,l}(r) - \bar{D}_{k,l}$$

.  $\omega$  vecteur des poids relatifs des communautés

.  $D_{k,l}$  dissimilarité de Simpson entre les communautés  $k$  et  $l$ , i.e.  $D_{k,l} = \sum_i (\pi_{ik} - \pi_{il})^2$

## Une version distance-dépendante de $Q_{k,l}$ (Couteron & Pélissier 2004, Pavoine 2005, Granger et al. 2015)

- Variogramme de dissimilarité de Simpson (Couteron & Pélissier 2004)

$$V_S(r) = \frac{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l D_{k,l}}{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l} - \bar{D}_{k,l} = \bar{D}_{k,l}(r) - \bar{D}_{k,l}$$

.  $\omega$  vecteur des poids relatifs des communautés

.  $D_{k,l}$  dissimilarité de Simpson entre les communautés  $k$  et  $l$ , i.e.  $D_{k,l} = \sum_i (\pi_{ik} - \pi_{il})^2$

- Variogramme de dissimilarité de Rao (Pavoine 2005)

$$V_R(r) = \frac{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l Q_{k,l}}{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l} - \bar{Q}_{k,l} = \bar{Q}_{k,l}(r) - \bar{Q}_{k,l}$$

.  $Q_{k,l}$  dissimilarité de Rao entre les communautés  $k$  et  $l$

. Lorsque  $\delta_{ij}$  est uniforme  $\Rightarrow V_R(r) = V_S(r)$



## Une version distance-dépendante de $Q_{k,l}$ (Couteron & Pélissier 2004, Pavoine 2005, Granger et al. 2015)

- Variogramme de dissimilarité de Simpson (Couteron & Pélissier 2004)

$$V_S(r) = \frac{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l D_{k,l}}{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l} - \bar{D}_{k,l} = \bar{D}_{k,l}(r) - \bar{D}_{k,l}$$

.  $\omega$  vecteur des poids relatifs des communautés

.  $D_{k,l}$  dissimilarité de Simpson entre les communautés  $k$  et  $l$ , i.e.  $D_{k,l} = \sum_i (\pi_{ik} - \pi_{il})^2$

- Variogramme de dissimilarité de Rao (Pavoine 2005)

$$V_R(r) = \frac{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l Q_{k,l}}{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l} - \bar{Q}_{k,l} = \bar{Q}_{k,l}(r) - \bar{Q}_{k,l}$$

.  $Q_{k,l}$  dissimilarité de Rao entre les communautés  $k$  et  $l$

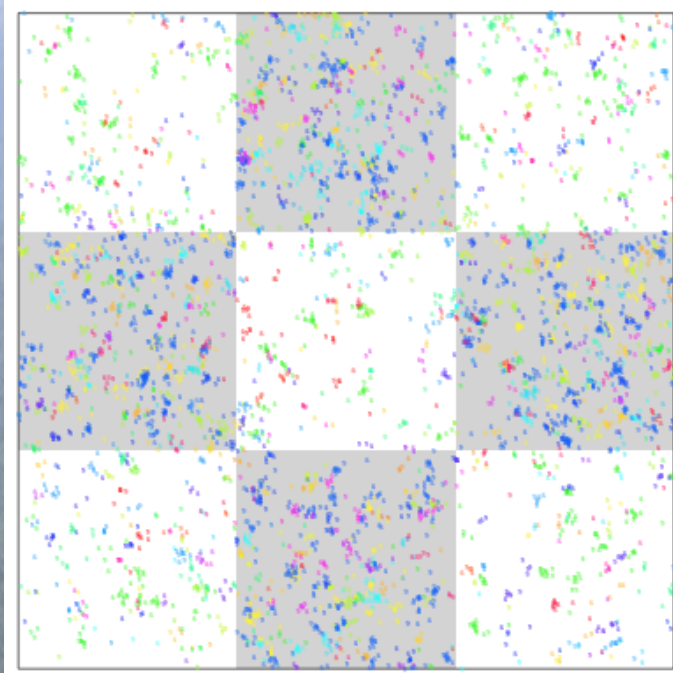
. Lorsque  $\delta_{ij}$  est uniforme  $\Rightarrow V_R(r) = V_S(r)$

- Variogramme de dissimilarité phylogénétique

$$V_d(r) = \frac{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l Q_{k,l}}{\sum_{d(k,l) \in (r \pm \delta)} \omega_k \omega_l D_{k,l}} - \frac{\bar{Q}_{k,l}}{\bar{D}_{k,l}} = \frac{\bar{Q}_{k,l}(r)}{\bar{D}_{k,l}(r)} - \frac{\bar{Q}_{k,l}}{\bar{D}_{k,l}}$$

## Dispersion limitée en habitat hétérogène

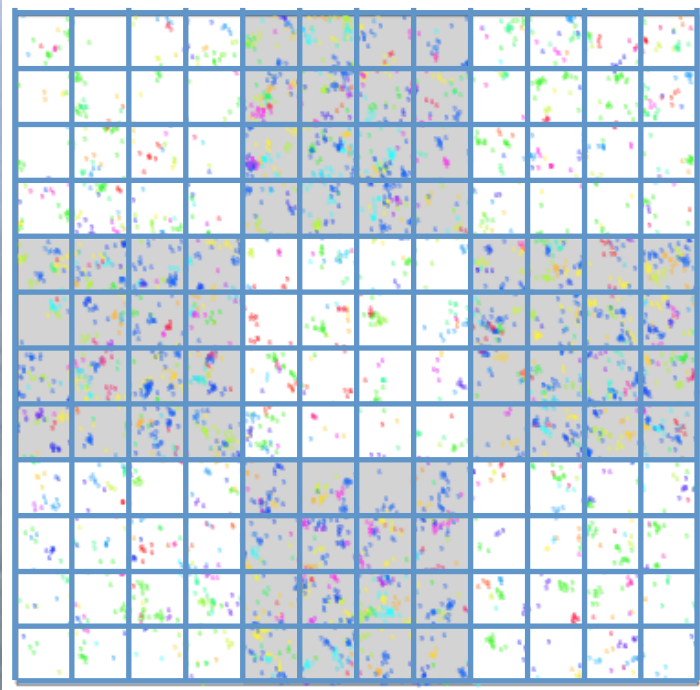
Limited dispersion with habitat preference  
 $N = 500$ ;  $A = 9$  ha;  $S = 50$  sp





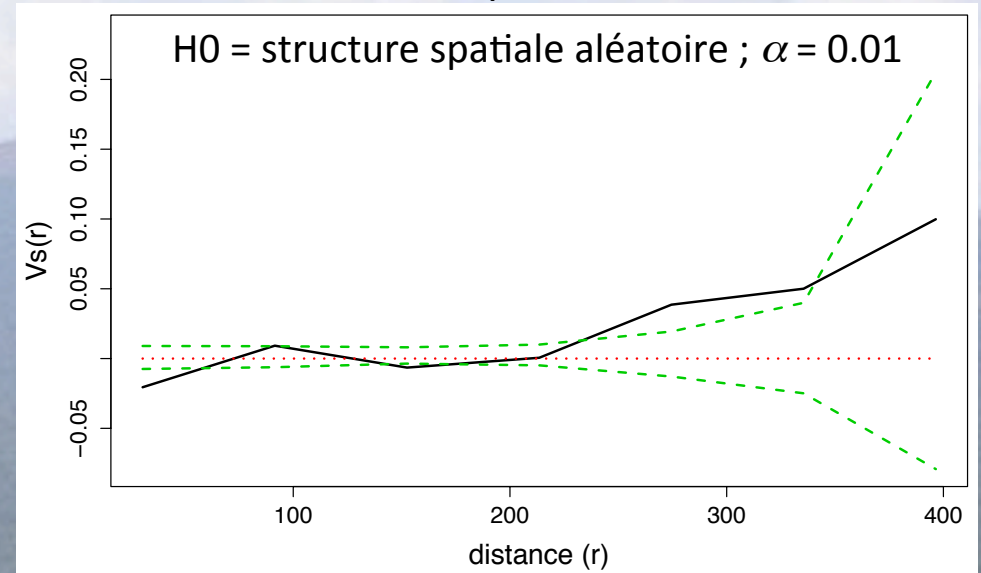
# Dispersion limitée en habitat hétérogène

Limited dispersion with habitat preference  
 $N = 500$ ;  $A = 9$  ha;  $S = 50$  sp

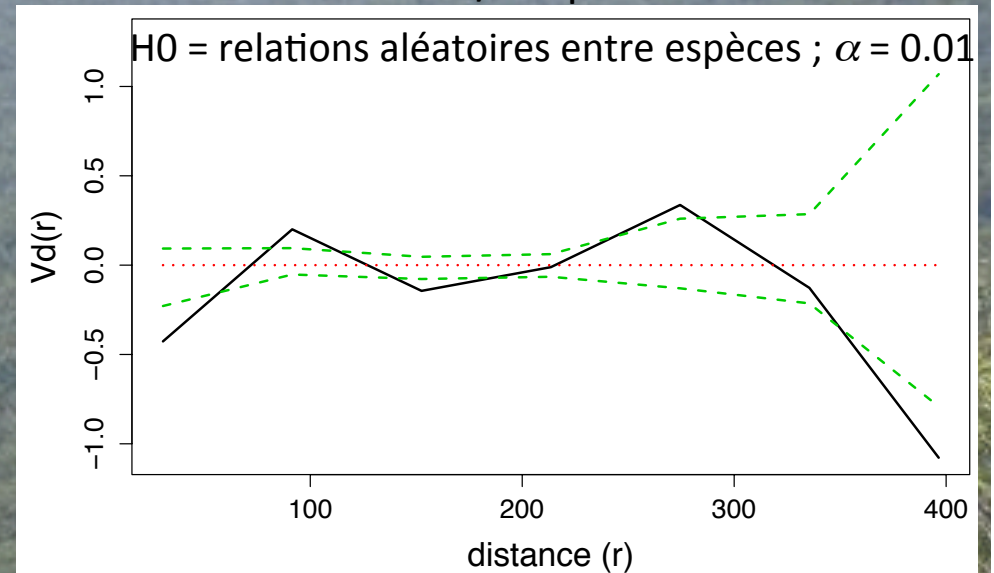


Echantillonnage par quadrats de 30 x 30 m

## Simpson

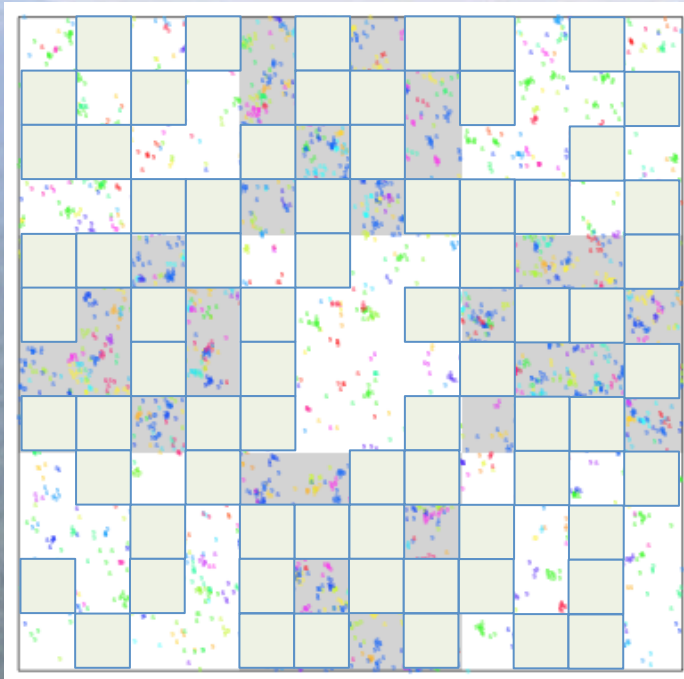


## Rao/Simpson



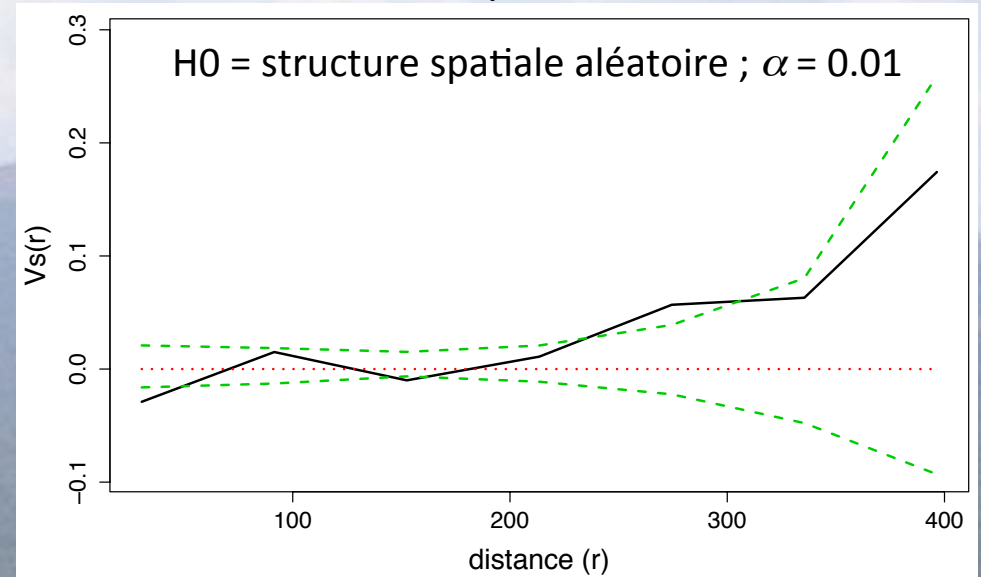
# Dispersion limitée en habitat hétérogène

Limited dispersion with habitat preference  
 $N = 500$ ;  $A = 9$  ha;  $S = 50$  sp

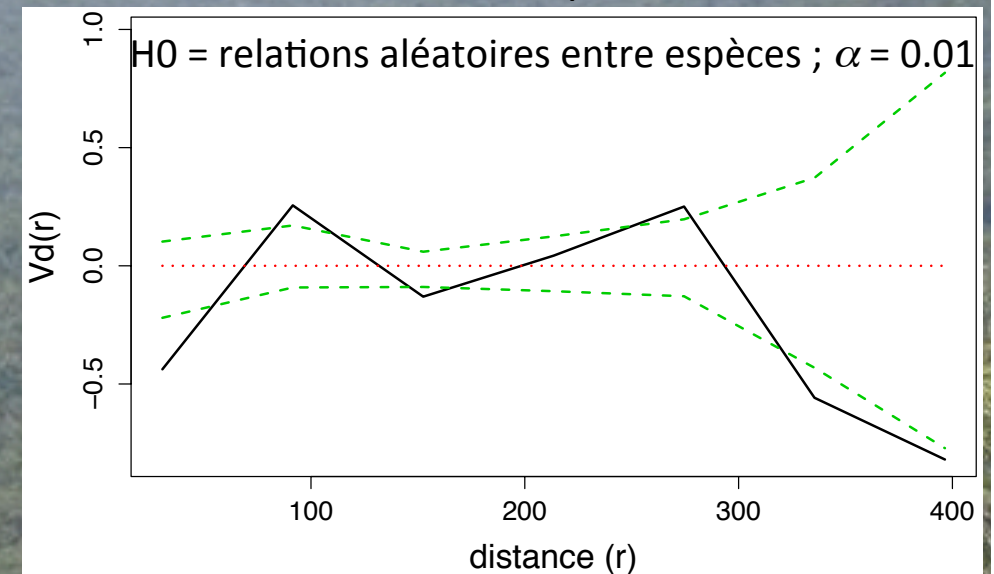


Echantillonnage aléatoire de 50 %  
des quadrats de 30 x 30 m

## Simpson



## Rao/Simpson

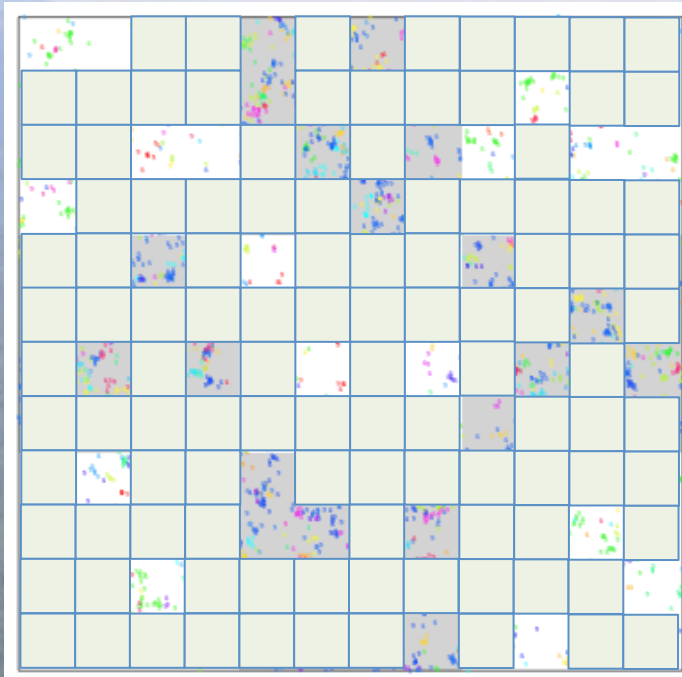




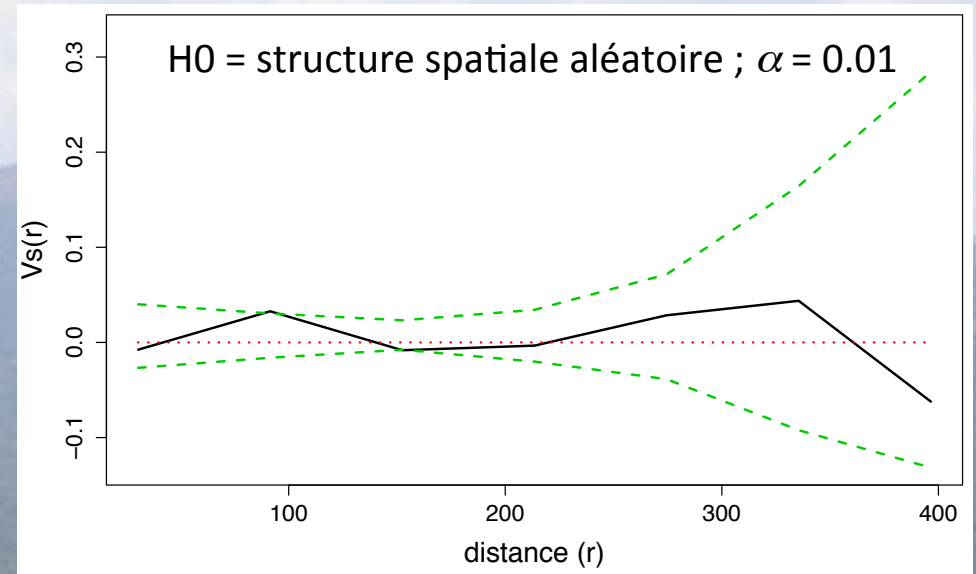
# Dispersion limitée en habitat hétérogène

## Simpson

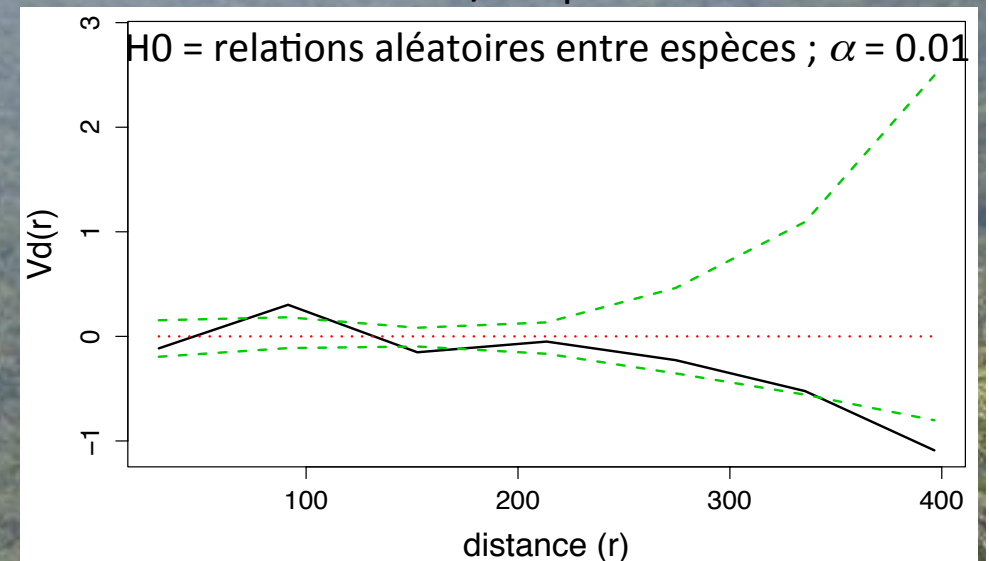
Limited dispersion with habitat preference  
 $N = 500$ ;  $A = 9$  ha;  $S = 50$  sp



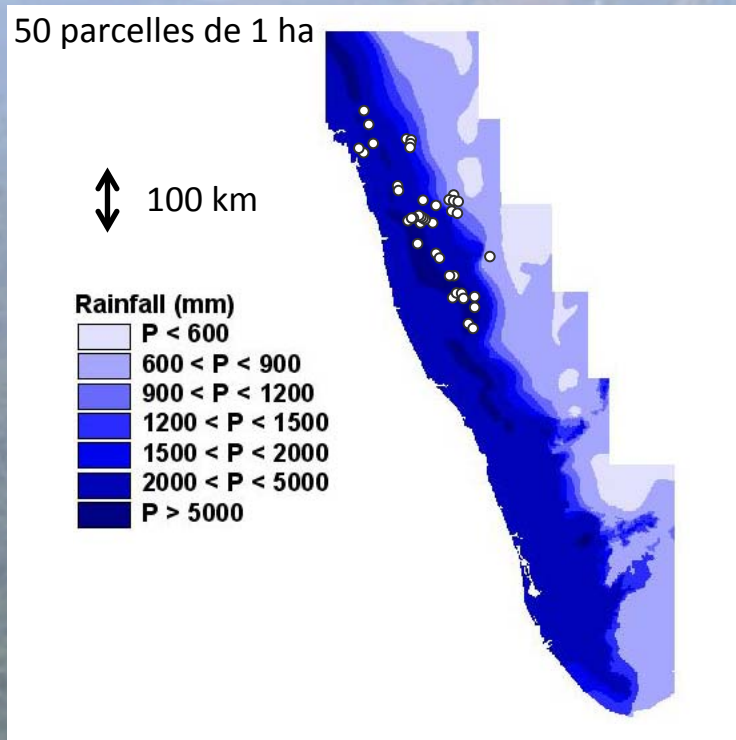
Echantillonnage aléatoire de 25 %  
des quadrats de 30 x 30 m



## Rao/Simpson



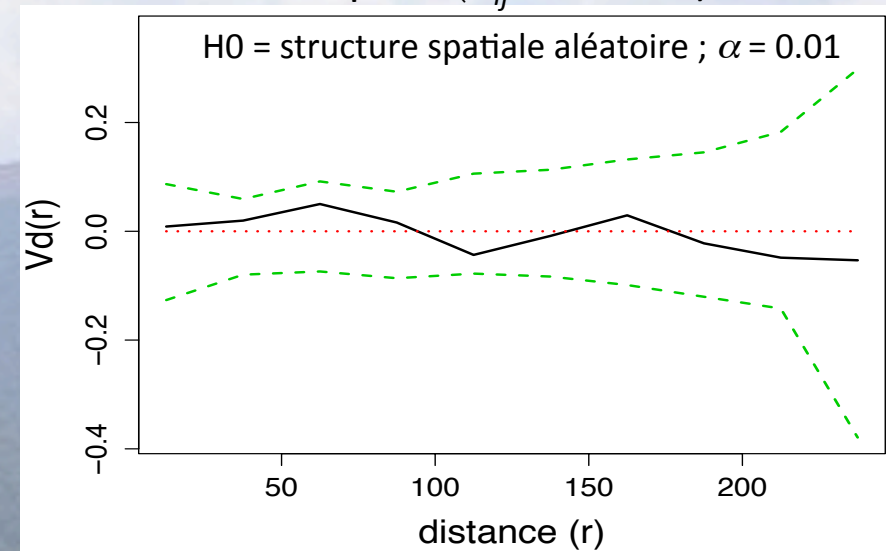
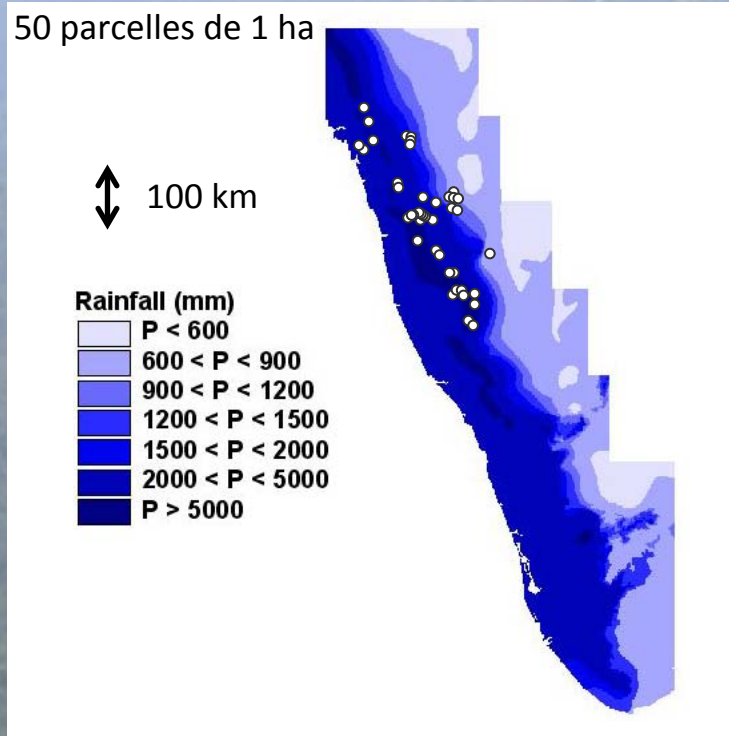
## Exemple d'un réseau de parcelles forestière dans les Ghâts occidentaux de l'Inde



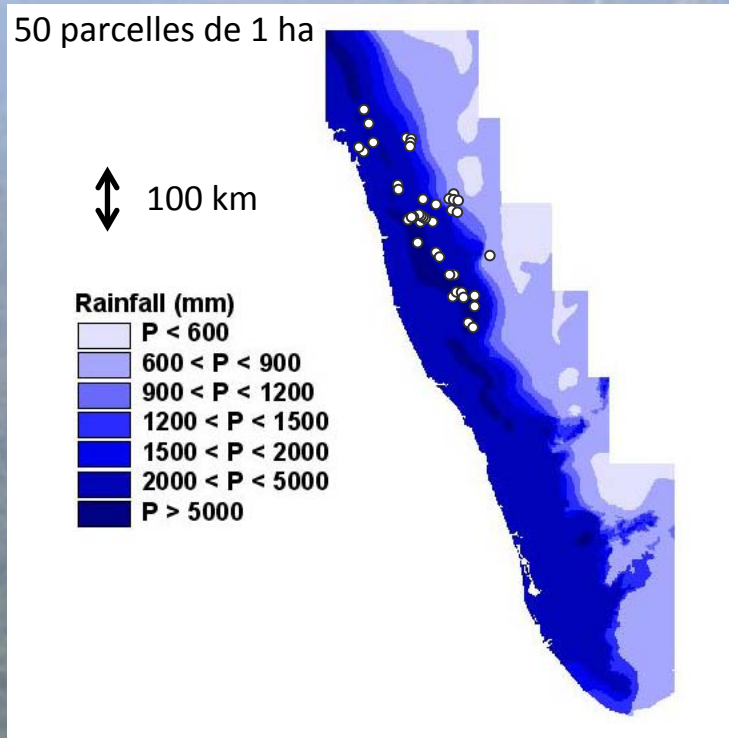


## Exemple d'un réseau de parcelles forestière dans les Ghâts occidentaux de l'Inde

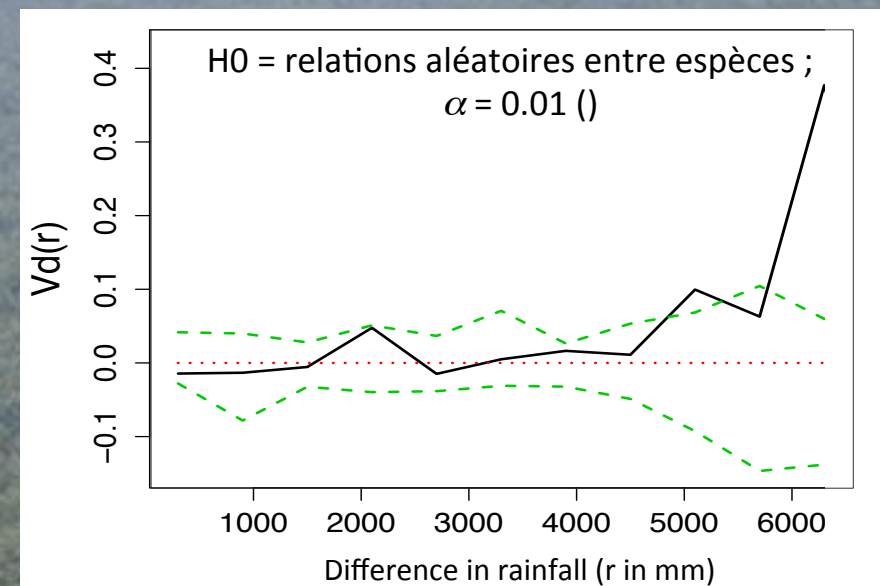
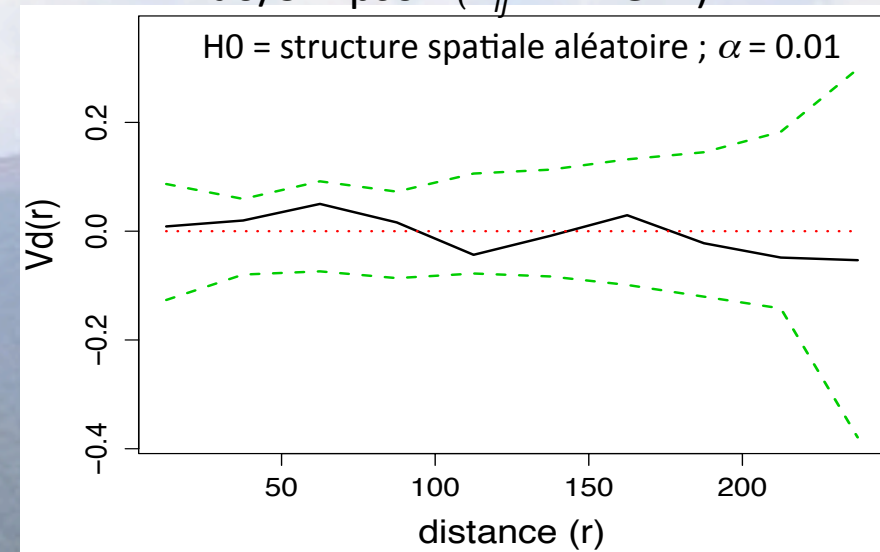
Rao/Simpson ( $\delta_{ij} = \text{APG III}$ )



# Exemple d'un réseau de parcelles forestière dans les Ghâts occidentaux de l'Inde



Rao/Simpson ( $\delta_{ij} = \text{APG III}$ )





## Conclusion

- On peut définir des versions distance-dépendantes de l'entropie quadratique de Rao
  - pour la diversité intra-communauté dans le cadre des processus ponctuels (cartes de points) :  $K_R(r)$ ,  $K_d(r)$
  - pour la dissimilarité inter-communautés dans le cadre des variogrammes (réseaux d'échantillons) :  $V_R(r)$ ,  $V_d(r)$
- $K_d(r) = K_R(r)/K_S(r)$  est équivalente à la fonction de corrélation phylogénétique de Shen et al. (2013)
- $V_R(r)$  diffère des fonctions dérivées des mesures classiques de phylobetadiversité (COMDIST ; Webb et al. 2002)
- Lorsque ces fonctions sont testées contre des hypothèses nulles purement spatiales
  - risque de confusion entre des processus de dispersion et éco-évolutifs (i.e. effets d'habitat, compétition)
  - H0 basée sur la randomisation des distances entre espèces peut permettre de lever la confusion

## Conclusion

- On peut définir des versions distance-dépendantes de l'entropie quadratique de Rao :
  - pour la diversité intra-communauté dans le cadre des processus ponctuels (cartes de points) :  $K_R(\mathbf{r})$ ,  $K_d(\mathbf{r})$
  - pour la dissimilarité inter-communautés dans le cadre des variogrammes (réseaux d'échantillons) :  $V_R(\mathbf{r})$ ,  $V_d(\mathbf{r})$
- $K_d(\mathbf{r}) = K_R(\mathbf{r})/K_S(\mathbf{r})$  est équivalente à la fonction de corrélation phylogénétique de Shen et al. (2013)
- $V_R(\mathbf{r})$  diffère des fonctions dérivées des mesures classiques de phylobetadiversité (COMDIST ; Webb et al. 2002)
- Lorsque ces fonctions sont testées contre des hypothèses nulles purement spatiales :
  - risque de confusion entre des processus de dispersion et éco-évolutifs (i.e. effets d'habitat, compétition)
  - H0 basée sur la randomisation des distances entre espèces peut permettre de lever la confusion

## Perspectives

- Puissance des tests de randomisation des distances entre espèces reste à étudier :
  - / randomisations restreintes à certains clades, aux espèces abondantes, etc. (cf. Hardy 2008)
  - / l'échantillonnage spatial de processus continus, à la structure de l'habitat, etc. ( $V_R(\mathbf{r})$ )
- $V_R(\mathbf{r})$  permet également de décomposer la dissimilarité de Rao :
  - le long d'un gradient environnemental (e.g. gradient pluviométrique)
  - à différentes profondeurs dans une phylogénie (Pavoine 2005, Hardy et al. 2012)
- Les propriétés d'additivité de l'entropie quadratique de Rao permettent d'envisager des décompositions spatiales :
  - de la diversité expliquée (ou non) par des variables externes (ANODIV, APQE ; Rao 1982b, Pavoine 2014)
  - de la diversité projetée sur des axes d'ordination (MSO, DPCoA ; Pavoine et al. 2004, Coutron & Ollier, 2005).





## Merci de votre attention

**Packages:** **ade4** (Dray et al. 2013), **ads** (Pélissier & Goreaud 2015), **ape** (Paradis et al. 2014), **cluster** (Maechler et al. 2014), **picante** (Kembel et al. 2014), **sce** (Shen 2013), **spacodiR** (Eastman et al. 2013), **spatstat** (Baddeley et al. 2014)

### Références:

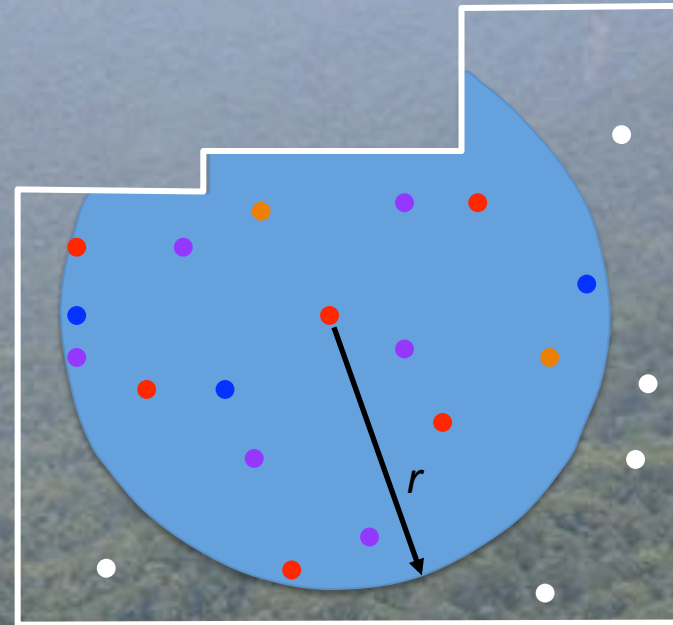
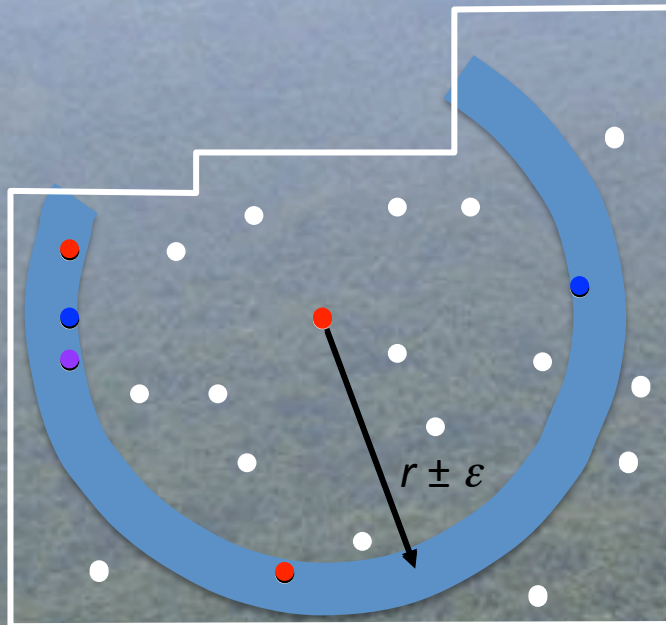
- . Chave & Leigh 2002, *Theoretical Population Biology* **62**, 153-168.
- . Couteron & Pélissier 2004, *Oikos* **107**, 215-221.
- . Couteron & Ollier 2005, *Ecology* **86**, 828-834.
- . Hardy & Senterre 2007, *Journal of Ecology* **95**, 493–506.
- . Hardy, Couteron, Munoz, Ramesh & Pélissier 2012, *Global Ecology and Biogeography* **21**, 1007-1015.
- . Illian, Penttinen, Stoyan & Stoyan 2008. *John Wiley and Sons, Chichester*.
- . Pavoine, Dufour & Chessel 2004, *Journal of Theoretical Biology* **228**, 523-537.
- . Pavoine 2005, *Univ. Lyon 1, Lyon*.
- . Pavoine, Vela, Gachet, De Bélair & Bonsall 2011. *Journal of Ecology* **99**, 165-175.
- . Pavoine & Ricotta. 2014. *Methods in Ecology and Evolution* **5**, 666-675.
- . Pélissier & Goreaud 2015, *Journal of Statistical Software*, **63(6)**, 1-18.
- . Rao 1982a, *Theoretical Population Biology* **21**, 24-43.
- . Rao 1982b, *Sankhya* **44**, 1-22.
- . Ripley 1977, *Journal of the Royal Statistical Society B* **39**, 172-212.
- . Shimatani 2001, *Forest Ecology and Management* **142**, 215-229.
- . Shen et al. 2013, *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 1132-1151.
- . Stoyan & Stoyan 1994, *Wiley, Chichester*.
- . Webb, Ackerly, McPeck & Donoghue 2002, *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.
- . Webb, Ackerly & Kembel 2008, *Bioinformatics* **18**, 2098–2100.
- . Whittaker 1972, *Taxon* **21**, 213-251.
- . Wiegand & Moloney 2014. *Chapman & Hall/CRC Press, Boca Raton*.

## Fonction de corrélation de paires (Stoyan & Stoyan 1994, Illian et al. 2008)

$$g_{ij}(r) = E(\text{deux individus à distance } r \pm \delta \text{ hétérospecificiques})$$

$$\lambda_j g_{ij}(r) = E(\# \text{ voisins de l'espèce } j \\ \text{ à } r \pm \varepsilon \text{ de l'espèce } i)$$

$$\lambda_j K_{ij}(r) = E(\# \text{ voisins de l'espèce } j \\ \text{ dans un rayon } r \text{ de l'espèce } i)$$



Rq. Si  $\varepsilon$  est tel que  $g_{ij}(r)$  est calculé pour des anneaux concentriques,  $K_{ij}(r)$  est la version cumulative de  $g_{ij}(r)$



**Une version distance-dépendante de  $Q_k$**  (Pélissier & Goreaud 2015)

$$K_R(r) = \frac{1}{Q_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j K_{ij}(r) \delta_{ij}}{\lambda^2 K(r)} \quad g_R(r) = \frac{1}{Q_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j g_{ij}(r) \delta_{ij}}{\lambda^2 g(r)}$$



**Une version distance-dépendante de  $Q_k$**  (Pélissier & Goreaud 2015)

$$K_R(r) = \frac{1}{Q_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j K_{ij}(r) \delta_{ij}}{\lambda^2 K(r)} \quad g_R(r) = \frac{1}{Q_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j g_{ij}(r) \delta_{ij}}{\lambda^2 g(r)}$$

- si  $\delta_{ij}$  uniforme => diversité de Simpson (Shimatani 2001)

$$K_S(r) = \frac{1}{D_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j K_{ij}(r)}{\lambda^2 K(r)} \quad g_S(r) = \frac{1}{D_k} \cdot \sum_{ij} \frac{\lambda_i \lambda_j g_{ij}(r)}{\lambda^2 g(r)}$$