

LA BIODIVERSITE LOCALE ET LA BIODIVERSITE SPATIALE

M. Godron¹

Le mot "biodiversité" a été lancé par E. O. Wilson en 1988, quand il a donné pour titre à son ouvrage "Biodiversity".

La biodiversité se décline à trois échelles :

- la biodiversité génétique des génomes à l'intérieur d'une espèce, qui résulte des deux phénomènes complémentaires que sont l'hétérozygotie et le polymorphisme ;
- la biodiversité des espèces qui vivent au sein d'une communauté ;
- la biodiversité des habitats ou des éléments de paysage – qui est incorrectement nommée biodiversité des écosystèmes par les personnes qui ont oublié la définition du mot "écosystème".

A chacune de ces échelles, il est nécessaire de distinguer trois aspects de la biodiversité :

- la biodiversité **compositionnelle** qui concerne la répartition du nombre de gènes, ou d'individus ou d'habitats qui ont été observés dans chaque catégorie d'objets ; elle est estimée couramment par la formule de Shannon, alors que la formule de Brillouin est sans biais et plus logique ;
- la biodiversité **structurelle** qui prend en compte la localisation des gènes, ou des individus ou des habitats, et qui devient une diversité **spatiale** *sensu stricto* quand elle mesure les différences entre des observations réalisées dans plusieurs lieux ;
- la biodiversité **fonctionnelle** qui concerne les flux de matière, d'énergie et d'information qui animent le système, et qui est trop souvent limitée à des aspects réducteurs du fonctionnement de ce système.

Le but du présent article est de voir pourquoi il est nécessaire de distinguer la biodiversité locale et la biodiversité spatiale.

L'exemple choisi pour donner l'ordre de grandeur des diversités mesurées est celui de 622 relevés réalisés en Sologne (région Centre Val de Loire) par François Charnet.

La biodiversité locale

Les mesures de biodiversité couramment publiées concernent pratiquement toujours la biodiversité "locale" observée en un lieu, qui est toujours une diversité compositionnelle, et qui est mesurée par plusieurs indices corrélés les uns aux autres, dont nous conserverons les trois principaux.

La richesse spécifique

Le **nombre d'espèces** est souvent considéré comme un indice de diversité. Le nombre d'espèces, **R**, est habituellement nommé "**richesse**" ou "richesse spécifique".

Dans les relevés de Sologne, la moyenne des richesses des relevés = 17.1, la variance = 38.6,

¹ migodron@wanadoo.fr

l'écart-type = 6.2 et le coefficient de variation = 0.36 ; le minimum = 4 et le maximum = 45.

On oublie trop souvent que la richesse spécifique notée en un lieu dépend de la surface-échantillon sur laquelle elle a été observée : si tous les échantillons ont la même surface (par exemple 100 m² dans des relevés de forêt ou 4 m² dans des relevés de prairie), la richesse spécifique de chaque relevé aura une signification claire et des corrélations pourront être calculées sans inquiétude.

Si les relevés n'ont pas tous la même surface (ce qui est le cas des observations *plotless* et des IPA pour les observations d'Oiseaux), il faudrait calculer une richesse "relative" rapportée à la surface réelle de chaque relevé. Or, pour faire ce calcul, il faudrait connaître la relation entre le nombre d'espèces observé et la surface, qui est inconnue *a priori*. La richesse spécifique indiquée dans un grand nombre de publications fondées sur des observations réalisées sur des surfaces inégales est alors seulement une impression fallacieuse et non pas une observation quantitative.

La formule de Shannon

Les lecteurs que les calculs mathématiques décourageraient peuvent aller directement aux conclusions de la page 3.

Il est souvent possible, surtout pour les communautés animales, de compter le nombre d'individus de chaque espèce, qui est leur "abondance absolue" et qui permet de calculer les pourcentages correspondants, qui sont des "fréquences observées".

Pour mesurer cette biodiversité "locale", on emploie habituellement la formule de Shannon :

$$H = - \sum P_i \log_2 P_i$$

où P_i est l'estimation de P_i par le biais de la fréquence relative de l'espèce i .

En fait, les probabilités p_i ne sont pas connues puisqu'elles correspondraient à des fréquences relatives calculées dans un univers de taille infinie. En conséquence, cette estimation présente un biais parce que Shannon n'a pas pris soin de calculer la distribution d'échantillonnage de la fréquence relative.

Le théorème de Bernoulli montre aussi que, pour estimer avec une marge d'erreur inférieure à 1 pour mille une fréquence *a priori* égale à $\frac{1}{2}$, il faudrait effectuer plus de 25 millions d'observations.

Plus fondamentalement, l'utilisation de la formule de Shannon implique que l'observateur a obtenu un échantillon représentatif du territoire étudié pour appliquer ensuite des formules inférentielles, alors que l'écologie des paysages a montré que cette présupposition n'est pas fondée.

La formule de Brillouin

Elle échappe totalement au biais de la formule de Shannon et elle n'est pas inférentielle. Elle prend en compte toutes les répartitions possibles des individus dans l'ensemble des lieux, la distribution observée a une probabilité P (qui n'est pas affectée d'un biais, puisqu'il ne s'agit plus d'une estimation par inférence) :

$$P = \frac{n_1! \cdot n_2! \cdot \dots \cdot n_i! \cdot \dots \cdot n_e!}{N!} = \prod n_i! / N!$$

en appelant $n_1, n_2, \dots, n_i, \dots, n_e$ les abondances (ou les fréquences absolues) des espèces et N le nombre total d'individus.

Léon Brillouin (1962) montre qu'un événement, dont la probabilité est P , apporte, quand il survient, une information nommée I qui est égale au logarithme de l'inverse de sa probabilité :

$$I = \log_2 1/P \quad (3)$$

soit, dans le cas présent :

$$I = \log_2 N! / \prod n_i! \quad (4)$$

Cette définition est logique, puisque l'annonce d'un événement très probable – par exemple : "le Soleil se lèvera demain" – n'apporte pas une information intéressante. Au contraire, l'annonce d'un événement peu probable tel que "demain, il y aura un tremblement de terre", apporte une information beaucoup plus importante qui mérite d'être transmise à tous les médias pour alerter les populations.

L'information est la contrepartie de l'incertitude qui règne avant d'observer un événement. L'incertitude qui régnait avant de jeter une pièce en l'air est classiquement considérée comme une "entropie" analogue à celle qui règne dans un gaz où les molécules se déplacent au hasard. L'information est donc analogue à une "néguentropie" thermodynamique (Léon Brillouin, 1962).

De même, une distribution observée des abondances ou des présences dans les relevés est analogue à la répartition des molécules d'un gaz et c'est un "événement" probabiliste qui est souvent nommé "complexion".

Nous utiliserons aussi la propriété remarquable de l'information de Brillouin d'être additive dans le cas des probabilités composées. L'approximation de Stirling permet de comparer les deux formules et de voir que la formule de Shannon souffre d'un biais d'estimation et qu'elle est une approximation de la formule de Brillouin.

Pour les observations de Sologne, la moyenne des diversités = 0,8, la variance = 2.2, l'écart-type = 0.5 et le coefficient de variation = 0.17 ; le minimum = 1.14 et le maximum = 4.14

Pour les communautés animales et végétales, on s'intéresse habituellement à l'information moyenne apportée par un individu et l'indice de diversité **B** de Brillouin est obtenu en divisant l'information totale par le nombre total d'individus.

L'unité d'information a été nommée "binon" par la commission internationale qui définit les unités de mesure. Un "binon" correspond exactement à la levée d'incertitude quand les deux événements possibles ont des probabilités égales à $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{2}$, par exemple quand on jette une pièce de monnaie en l'air pour tirer à pile ou face. La formule de Brillouin confirme que, pour chacun de ces deux événements, l'information = 1.

Application à la gestion forestière

Le changement climatique a des effets particulièrement importants dans les forêts parce que le cycle de production dure plusieurs dizaine d'années et qu'un peuplement jeune peut être totalement ruiné par une année de sécheresse ou par une pullulation de parasites. Dans un peuplement qui comprend plusieurs espèces co-dominantes, celles qui auront résisté à la perturbation occuperont la place libérée et la forêt sera sauvée.

Il est donc utile, quand le forestier prépare l'aménagement d'une forêt de décrire le peuplement de chaque parcelle en indiquant les proportions des essences présentes, et en même temps les classes de diamètre. Pratiquement, la description est obtenue en notant, pour chaque essence, la surface couverte par les arbres de la régénération (REGE), par les perches (PER), par les petits bois (PB), par les petits bois moyens (PBM), par les gros bois moyens (GBM), par les gros bois (GB)), de chaque essence. Les limites des classes de diamètres sont :

1 cm	2,5 cm	7,5 cm	17,5 cm	27,5 cm	37,5 cm	47,5 cm et plus
SEMI	REGE	PER	PB	PBM	GBM	GB

Par exemple, la description d'une parcelle où le Pin d'Alep couvre 25 % de la surface en PB, 10 % en Perches, 3 % en semis, *Phillyrea angustifolia* en Perches sur 8 %, et *Quercus rotundifolia* en perches sur 26 %, sera résumée, pour être enregistrée et traitée statistiquement, sous la forme suivante :

PIHAL PB 25	PIHAL PER 10	PIHAL SEMI 6
PHANG PER 8	QUROT PER 26	

et l'on ajoutera la surface de clairière CLAI 25

La diversité des essences mesurée par l'indice de Brillouin est égale à 1,3

L'irrégularité du peuplement mesurée par l'indice de Brillouin est égale à 1,1

Les observations réalisées dans les forêts de Sologne montrent que les peuplements peuvent être rangés dans quatre classes de diversité :

Très faible diversité : indice inférieur ou égal à 0,5

Faible diversité : indice compris entre 0,6 et 1,0

Diversité assez élevée : indice compris entre 1,1 et 1,5

Diversité très élevée : indice supérieur ou égal à 1,6

De même, les quatre classes d'irrégularité des peuplements, en allant des plus réguliers aux plus irréguliers sont :

Peuplement très régulier : indice inférieur ou égal à 1,0

Peuplement régulier : indice compris entre 1,1 et 1,4

Peuplement un peu irrégulier : indice compris entre 1,5 et 1,9

Peuplement nettement irrégulier : indice supérieur ou égal à 2

Les deux indices sont assez bien corrélés (le coefficient de corrélation est voisin de 0,7) et ceci signifie que la régénération naturelle progressive favorise la biodiversité.

La diversité spatiale

Whittaker (1968) a bien vu que la diversité locale – qu'il nomme diversité α – ne suffit pas pour rendre compte de la biodiversité d'une région. C'est pourquoi il a proposé de calculer une diversité à l'échelle de la région, nommée diversité γ (calculée pour l'ensemble des observations de la région avec la même formule que pour la diversité α). Il a ajouté la diversité β qui est seulement la différence entre la diversité γ et la diversité α , ce qui ne lui donne pas d'existence propre. Il est donc nécessaire de réfléchir à nouveau pour voir ce que peut être réellement la diversité spatiale, l'ensemble des différences entre la flore ou la faune observée dans deux lieux plus ou moins éloignés.

Le premier pas de cette réflexion sera la comparaison de deux exemples :

1) Dans une grande forêt homogène traitée en futaie irrégulière, la diversité locale de chaque parcelle pourra être assez élevée, puisque plusieurs essences forestières sont présentes et surtout parce que de nombreuses espèces herbacées et arbustives sont présentes dans les taches de régénération ? Au contraire, toutes les parcelles sont assez semblables et la diversité spatiale qui exprime les différences entre les parcelles de la forêt sera faible.

2) Dans une région de sol pauvre où des essences diverses ont été installées en peuplements réguliers au cours de l'histoire, la diversité locale de chaque parcelle est généralement faible, mais les parcelles sont très différentes les uns des autres. La diversité spatiale à l'échelle de l'ensemble de la forêt est donc forte.

La diversité spatiale est mesurée par la distance de Hamming ou par les différences probabilistes entre les notes des espèces qui vivent dans des lieux distincts (la note d'une espèce est, dans les cas les plus courants, l'abondance-dominance, l'abondance numérique, le recouvrement ou la fréquence).

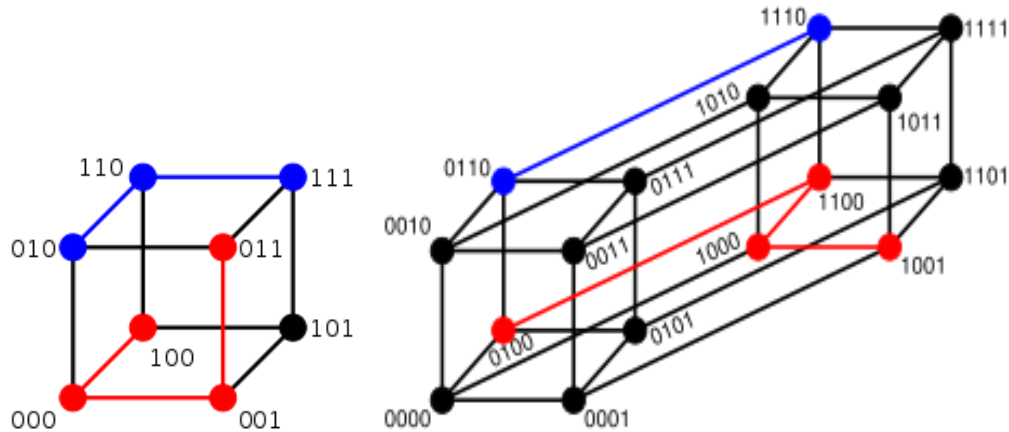
La distance de Hamming

Considérons deux messages composés de 0 et de 1 et de même longueur, leur distance de Hamming est la somme de leurs différences. Par exemple, pour les messages

1 0 0 1 0 1 et 1 0 0 0 1 1,

les différences sont 0 0 0 1 1 0

La figure ci-dessous montre les distances de Hamming possibles entre les 8 messages de 3 symboles et les 16 messages de 4 symboles.



La distance de Hamming entre deux messages est le nombre de sommets du cube ou de l'hypercube qu'il faut franchir pour passer du premier message au second.

La distance probabiliste

Considérons la matrice "m" de deux colonnes où sont inscrites les notes obtenues par les espèces présentes dans deux lieux.

Pour chaque espèce, pour lequel les notes sont n1 et n2, on calcule en appliquant la formule de Brillouin la variable I :

$$I = \log_2 d - (\log_2 b + \log_2 c)$$

où $b = (s_1 = \text{somme des notes dans le premier lieu})! / n_1! \cdot (s_1 - n_1)!$

$c = (s_2 = \text{somme des notes dans le second lieu})! / n_2! \cdot (s_2 - n_2)!$

$d = (t = \text{somme des notes des items dans les 2 lieux})! / (t - s_1)! (t - s_2)!$

Par exemple si $s_1 = 30$ $s_2 = 20$ $t = 50$

et si le premier item a les notes 0 et 2, alors

$b = 30! / 0! 30! = 1$

$c = 20! / 2! 18! = 190$

$d = 50! / 2! 48! = 1225$

alors $I = \log_2 1225 - (\log_2 190 + \log_2 1)$

$I = 2,69$

On donne alors à I le signe + ou le signe - selon que l'on choisit de s'intéresser à la différence entre la première et la seconde colonne ou à la différence entre la seconde et la première colonne.

Dans l'exemple des Carabidés de Sibérie qui a été examiné un peu plus haut, les différences entre les fréquences F1 des espèces dans les 20 premiers lieux et F2 dans les 21 derniers lieux sont mesurées comme suit :

	F1	F2	Inf
Pterostichus dilutipes	81	25	-10.4
Pterostichus oblongopunctatus	17	0	-11.0
Pterostichus magus	13	3	-3.6
Pterostichus niger	14	6	-2.5
Pterostichus melanarius	9	2	-2.9

Amara nitida	0	1	1.5
Poecilus versicolor	0	8	12.3
Carabus regalis	15	0	-9.7
Carabus aeruginosus	16	0	-10.4
Carabus henningi	5	0	-3.2
Carabus schoenherri	2	0	-1.3
Pseudophonus rufipes	1	3	31
Silpha obscura	0	40	68.2
Silpha carinata	0	15	23.5
Phosphuga atrata	1	2	2.0
Philonthus decorus	23	4	-6.6
Tachinus marginatus	3	0	-1.9

Les différences les plus significatives sont apportées par les Sylphidae, présents seulement dans la fin du transect, alors que Pterostichus dilutipes, Pterostichus oblongopunctatus et Carabus aeruginosus sont significativement plus présents dans le début du transect.

Le raisonnement précédent s'applique à des observations plus générales, telles que les surfaces occupées par un type d'habitat ou par une unité cartographiée dans deux lieux.

Bibliographie

- Botkin, D. B. Keller, E. A. (2000). *Environmental science*. Earth as a living planet, Wiley and Sons, New York. ISBN 0- 471- 32173- 7
- Dajoz, R. (2006). *Précis d'écologie*. Paris : Dunod (6^e édition).
- Forman R. et Godron M. *Landscape Écologie*, Wiley, New-York 619 p.
- Girault, Y. et Alpe, Y. (2011). La biodiversité, un concept hybride entre science et gouvernance. *in* Legardez, A. et Simonneaux, L. *Développement durable et autres questions d'actualité*. p. 401-41. Dijon : Educagri Éditions.
- Godron, M. (2012). *Écologie et évolution du monde vivant*. Paris : Éd. l'Harmattan. 1892 p.
- Godron, M. (2017). *Écologie intégrale*. Paris : Éditions de l'Harmattan. 118 p.
- Levêque, Ch. et Monoulou, J.-C. (2010). *La biodiversité : dynamique biologique et conservation*. Dunod, Paris.
- Smith, R.L. et Smith, T. M. (2008). *Elements of Ecology*. Benjamin Cummings Ed.