

Chapitre 3 : Mesures de la biodiversité

Les opinions divergent sur la manière de mesurer la biodiversité. Il n'y a aucune mesure universelle et celles qui sont utilisées dépendent en réalité des objectifs poursuivis. Sur un plan théorique on devrait évaluer tous les aspects de la biodiversité dans un système donné. Mais c'est une tâche pratiquement irréalisable et il faut se contenter d'une estimation approchée en se référant à des indicateurs qui peuvent concerner la génétique, les espèces ou les peuplements, la structure de l'habitat, ou toute combinaison qui fournit une évaluation relative mais pertinente de la diversité biologique.

La richesse en espèces (le nombre d'espèces) qui peut être déterminée pour l'ensemble des taxons présents dans un milieu, ou pour des sous-ensembles de taxons, est l'unité de mesure la plus courante, à tel point qu'on a parfois tendance à assimiler abusivement biodiversité et richesse en espèces. Certes, plus le nombre d'espèces est élevé, plus on a de chances d'inclure une plus grande diversité génétique, phylogénétique, morphologique, biologique et écologique. Pour certains groupes bien connus sur le plan taxinomique, la liste d'espèces est relativement facile à établir.

La diversité est classiquement estimée à plusieurs niveaux emboîtés, nommés, α , β et γ par Whittaker (1960), qui a nommé la diversité locale qu'il mesurait avec l'indice alpha de Fisher et a utilisé les lettres suivantes selon ses besoins.

La diversité alpha est la richesse en espèces au sein d'un écosystème local.

La diversité bêta consiste à comparer la diversité des espèces entre écosystèmes ou le long de gradients environnementaux. Elle reflète la modification de la diversité alpha lorsque l'on passe d'un écosystème à un autre dans un site.

La diversité gamma correspond à la richesse en espèces au niveau régional ou géographique.

Tableau (01) : Représentation des différents types de Biodiversité.

Diversité γ Région géographique	Mesure la biodiversité à une échelle géographique régionale
Diversité β Entre habitat	Mesure le changement entre deux sites le long d'un gradient dans la même région géographique. Un indice plus grand indique moins de similarité dans la composition des espèces entre les différents habitats.
Diversité α Un seul habitat	Nombre d'espèces qui coexistent dans un habitat uniforme de taille fixe. Mesure de biodiversité α , comprend les indices de Shannon, et de Simpson.

1. La richesse spécifique

Elle représente un des **paramètres fondamentaux** caractéristiques d'un peuplement et représente la mesure la plus fréquemment utilisée de **sa biodiversité**. On distingue une **richesse totale (S)**, qui est le nombre total d'espèces que comporte le peuplement considéré dans un écosystème donné. La richesse totale d'une biocoénose correspond à la totalité des espèces qui la composent.

On aborde ici une des difficultés essentielles auxquelles l'écologue se heurte dans toute démarche écologique lorsqu'il veut étudier les peuplements, celui de **l'échelle d'investigation**. En effet, pour des raisons matérielles - les surfaces à étudier étant souvent considérables - il est contraint de ne prospecter qu'une **fraction de l'écosystème** à partir d'un **plan d'échantillonnage** convenablement conçu.

Dans ces conditions, un autre paramètre, **la richesse moyenne** s'avère d'une grande utilité dans l'étude de la structure des peuplements. La richesse moyenne correspond au nombre moyen d'espèces présentes dans un échantillon du biotope dont la surface a été fixée arbitrairement. Le tableau 2 représente, à titre d'exemple, les richesses totales et moyennes des peuplements aviens propres à une série de biotopes méditerranéens.

Tableau 2. Richesse totale et moyenne de peuplements aviens méditerranéens.

	Milieu urbain	Zone agricole	Forêt
Richesse totale S	9	14	23
Richesse moyenne \bar{S}	4,7	8,3	13,9

La richesse est le nombre (ou une fonction croissante du nombre) de classes différentes présentes dans le système étudié, par exemple le nombre d'espèces d'arbres dans une forêt. Un certain nombre d'hypothèses sont assumées:

- Les classes sont bien connues : compter le nombre d'espèces a peu de sens si la taxonomie n'est pas bien établie. C'est parfois une difficulté majeure quand on travaille sur les microorganismes ;
- Les classes sont équidistantes : la richesse augmente d'une unité quand on rajoute une espèce, que cette espèce soit proche des précédentes ou extrêmement originale.

2. Relation entre richesse et équitabilité

Une communauté comprenant beaucoup d'espèces mais avec une espèce dominante n'est pas perçue intuitivement comme plus diverse qu'une communauté avec moins d'espèces, mais dont les effectifs sont proches (Figure 1). La prise en compte de deux composantes de la diversité, appelées richesse et équitabilité, est nécessaire.

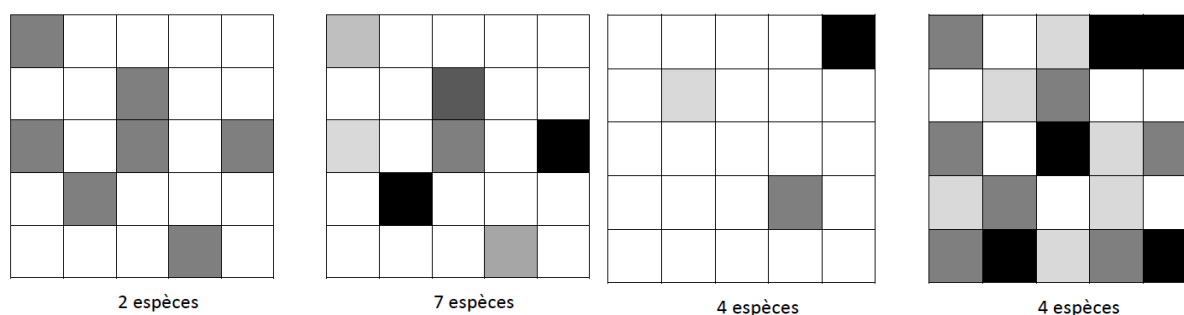


Figure 1. Importance de la richesse et de l'équitabilité pour la définition de la diversité.

3. Echelles de mesure de la biodiversité

La **richesse en espèces** (le nombre d'espèces S) qui peut être déterminée **pour l'ensemble des taxons présents dans un milieu**, ou pour des **sous-ensembles de taxons**, est l'unité de

mesure la plus courante, à tel point qu'on a parfois tendance à assimiler abusivement biodiversité et richesse en espèces. Certes, plus le nombre d'espèces est élevé, plus on a de chances d'inclure une plus grande **diversité génétique, phylogénétique, morphologique, biologique et écologique**. Pour certains groupes bien connus sur le plan taxinomique, la liste d'espèces est relativement facile à établir.

On a cherché à compléter ces indices par des indices de nature génétique et écologique. Il y a en génétique des analogues de ces indices de diversité spécifique : on parle également de richesse (**nombre d'allèles pour un même locus**) ou de régularité (**fréquence relative des allèles**).

L'autre voie est d'identifier **la diversité des habitats dans un écosystème**, ou des écosystèmes dans un paysage. On peut utiliser une démarche voisine de la taxonomie : reconnaître **des entités**, les nommer et les classer pour pouvoir comparer différentes situations et tenter de généraliser les observations. Cette démarche typologique a donné lieu à plusieurs catégories de classification fondées sur les caractéristiques floristiques et faunistiques, les assemblages d'espèces (**phytosociologie**), ou sur des caractéristiques du paysage (**écorégions, structures phénologiques**, etc.).

4. Diversité spécifique et richesse spécifique

Pour analyser l'état d'évolution d'un écosystème, nous comprenons maintenant qu'il est important de connaître sa diversité spécifique. Toutefois, il ne faut pas confondre diversité spécifique et richesse en espèces ;

La diversité des espèces d'une communauté, c'est-à-dire la variété de types d'organismes qu'elle comporte, a deux composantes : **la richesse en espèces** (le nombre total d'espèces dans la communauté), et **l'abondance relative des espèces** (la proportion de chaque espèce par rapport au nombre total d'individus dans la communauté)

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

5. Les indices de diversité

Le premier paramètre d'analyse de la biodiversité est **la richesse spécifique (S)**, soit le nombre d'espèces rencontrées dans une communauté – un habitat. Toutefois, à densité et richesse spécifique égales, deux peuplements peuvent présenter des **structures très différentes**, les espèces ayant des **abondances inégales**. Pour tenir compte de cet aspect, le recours à plusieurs indices est envisageable.

5.1. L'indice de Shannon (H)

Par exemple, 2 petites communautés forestières (figure 2) comprenant chacune 100 individus, des arbres appartenant à 4 espèces (A, B, C et D) :

- **Communauté 1** : 25 A, 25 B, 25 C, 25 D
- **Communauté 2** : 80 A, 5 B, 5 C, 10 D

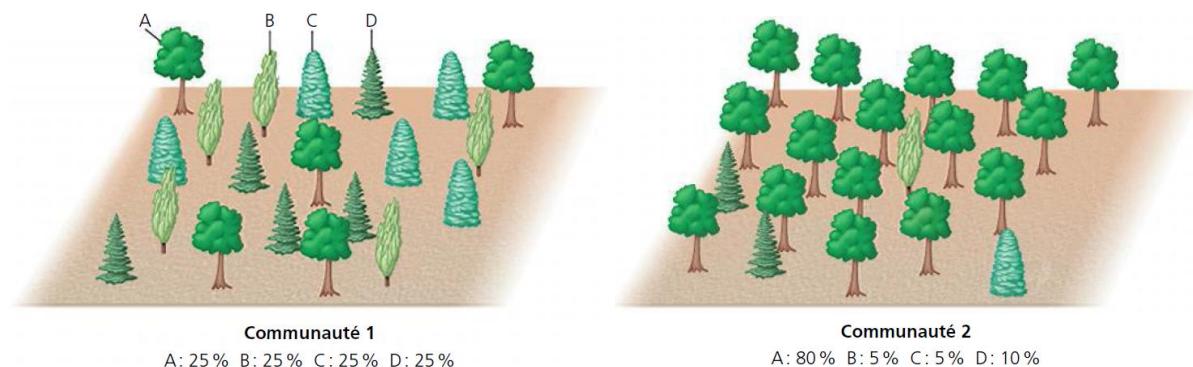


Figure 2. Quelle forêt est la plus diversifiée ? Pour les écologues, la communauté 1 présente une plus grande diversité spécifique, mesure déterminée à la fois par la richesse en espèces et leur abondance relative.

La richesse en espèces est la même pour les deux communautés, qui comportent toutes les deux quatre espèces. Mais **l'abondance relative** est très différente. Si nous observons la communauté 1, nous remarquons au premier coup d'œil la présence de quatre espèces. Mais si nous examinons la communauté 2, nous remarquons surtout la prédominance de l'espèce A. La plupart des gens diraient spontanément que la communauté 1 est plus diversifiée.

Les écologues recourent à de nombreux outils pour comparer de façon quantitative la diversité de communautés dans le temps et l'espace. Ils calculent souvent des indices de diversité prenant en compte la richesse et la relative abondance des espèces. L'indice de

Shannon-Weaver (Shannon & Weaver, 1949) est l'indice le plus simple dans sa catégorie et, donc, le plus largement utilisé.

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

Avec $p_i = n_i/N$, soit la fréquence relative de l'espèce i dans l'échantillon, n_i = nombre d'individus de l'espèce i , N = nombre total d'individus pour l'ensemble des espèces et S = nombre d'espèces. Il est nécessaire de préciser la base du logarithme utilisée [Le logarithme naturel (\ln), base 2 (\log_2), base 10 (\log_{10}), etc...]. Dans ce cours nous utiliserons le logarithme naturel (\ln).

L'indice de Shannon permet d'exprimer la diversité en prenant en compte le nombre d'espèces et l'abondance des individus au sein de chacune de ces espèces. Ainsi, une communauté dominée par une seule espèce aura un coefficient moindre qu'une communauté dont toutes les espèces sont co-dominantes.

$$H = - (p_A \ln p_A + p_B \ln p_B + p_C \ln p_C + \dots)$$

Où A, B, C, etc., sont les espèces de la communauté, p est l'abondance relative de chaque espèce et \ln est le logarithme naturel. Une valeur élevée de H indique une plus grande diversité de la communauté. Nous pouvons utiliser cette équation pour calculer l'indice de Shannon pour les deux communautés de la (figure 2). Pour la communauté 1, $p = 0,25$ pour chaque espèce, alors :

$$H = - 4(0,25 \ln 0,25) = 1,39$$

Pour la communauté 2,

$$H = - [0,8 \ln 0,8 + 2(0,5 \ln 0,5) + 0,1 \ln 0,1] = 0,71$$

Ces calculs confirment notre estimation d'une plus grande diversité de la communauté 1. Déterminer le nombre et l'abondance relative d'espèces dans une communauté est plus facile à dire qu'à faire. On peut utiliser à cette fin, diverses techniques d'échantillonnage, mais, comme la plupart des espèces d'une communauté sont relativement **rares**, il peut être difficile d'obtenir des échantillons assez importants pour être représentatifs. Il est particulièrement ardu de dénombrer les espèces très **mobiles** ou peu **visibles**, comme les microorganismes, les

Nématodes, les créatures vivant au fond de la mer et les espèces nocturnes. La taille des microorganismes en rend le prélèvement particulièrement difficile, si bien que les écologues utilisent maintenant des outils moléculaires pour déterminer la diversité microbienne. Il est souvent difficile de procéder à la mesure de la diversité des espèces, mais elle est essentielle non seulement pour comprendre la structure des communautés, mais aussi pour conserver la biodiversité.

L'indice de Shannon et Weaver n'a de signification écologique que s'il est calculé pour une communauté d'espèces exerçant la même fonction au sein de la biocénose. En effet, la différence d'échelle spatiale entre échantillons s'adressant, par exemple, à l'inventaire des bactéries et des mammifères, fait que les probabilités de collecte des deux types d'organismes sur 1 m² de sol sont d'un ordre de grandeur très différent. On calculera ainsi la diversité du peuplement microbien, d'insectes, de Mammifères herbivores ...

Les valeurs de H varient de 0, dans le cas où la communauté n'est composée que d'une seule espèce [$\ln(1) = 0$], à 4,5 ou 5 bits/individu pour les communautés les plus diversifiées.

Les valeurs les plus faibles, inférieures à 1,5 bit/individu, sont associées à des peuplements dominés quantitativement par une ou quelques espèces. Ce genre de situation se rencontre lors de la phase de colonisation d'un biotope, alors que la communauté est essentiellement composée d'espèces pionnières à stratégie de développement de type « r ».

Si l'écosystème n'est soumis à aucune perturbation d'origine externe, l'évolution temporelle des peuplements s'effectue dans le sens d'une diversification. On assiste alors à l'apparition progressive d'une majorité d'espèces à stratégie de développement de type « K ». La valeur de H dépasse alors 2,5 bits/individu. Comme le maintien d'une structure complexe est coûteux en énergie la diversité décroît légèrement en fin d'évolution. Les valeurs de H se stabilisent alors aux alentours de 3,5 à 4 bits/individus. La diversité maximale [$H_{\max} = \ln(S)$], qui correspond à la situation où toutes les espèces présentent des effectifs identiques, n'est jamais atteinte.

Fréquemment, les organismes d'une même communauté présentent des tailles très différentes. La formule de Shannon et Weaver permet de calculer la diversité à partir des biomasses spécifiques, les termes n_i et N étant alors remplacés par b_i , biomasse de l'espèce i, et B, biomasse totale de la communauté.

5.2. L'indice de Simpson (D)

L'indice de Simpson (Simpson, 1949) mesure la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard appartiennent à la même espèce :

Pour un échantillon fini :

$$D = \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Où :

Avec n_i = nombre d'individus dans l'espèce i , N = nombre total d'individus.

Cet indice aura une valeur de 0 pour indiquer le maximum de diversité, et une valeur de 1 pour indiquer le minimum de diversité. Dans le but d'obtenir des valeurs « plus intuitives », on peut préférer l'indice de diversité de Simpson représenté par $1-D$, le maximum de diversité étant représenté par la valeur 1, et le minimum de diversité par la valeur 0.

Grâce à l'étude de la réponse de ces indices à des variations de populations virtuelles, Peet (1974) les a classés en deux catégories :

- l'indice de Shannon dans les indices de type I, sensibles aux variations d'importance des espèces les plus rares ;
- l'indice de Simpson dans les indices de type II, sensibles aux variations d'importance des espèces les plus abondantes.

5.3. L'indice d'équitabilité de Pielou J

La diversité spécifique d'un peuplement, mesurée par l'indice de Shannon et Weaver est largement dépendante de la fréquence des différentes espèces rencontrées dans un échantillon. Certains auteurs ont proposé des indices permettant de comparer la distribution observée de ces fréquences à celle prévue par divers modèles écologiques ou théoriques. Ces indices constituent une **mesure de la régularité de la distribution des fréquences spécifiques**.

Dans la littérature anglo-saxonne, le terme régularité se dit « **evenness** » ou « **equitability** » ceci a conduit la majorité des auteurs francophones à adopter la traduction « **équitabilité** ».

Piélou (1966), propose de mesurer « l'evenness » par le rapport entre la diversité H calculée et celle qui serait obtenue, pour le nombre d'espèces inventorié, en cas d'équifréquences.

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}$$

$H'_{max} = \ln(S)$ (S= nombre total d'espèces)

L'indice d'équitabilité permet de mesurer la répartition des individus au sein des espèces, indépendamment de la richesse spécifique. Sa valeur varie de 0 (dominance d'une des espèces) à 1 (équirépartition des individus dans les espèces).

5.4. L'indice d'équitabilité de Berger-Parker

Défini par Berger et Parker (1970), l'indice calcule la proportion de la communauté représentée par l'espèce la plus abondante. Toutes les autres espèces sont ignorées.

$$D = \frac{N_{max}}{N_t}$$

N_{max} = nombre d'individus de l'espèce la plus représentée. N_t = nombre total d'individus pour l'ensemble des espèces.