

UNIVERSITE DU BURUNDI
FACULTE DES SCIENCES
Master en Biologie des Organismes et Ecologie

BIODIVERSTE ANIMALE DES REGIONS TROPICALES

Volume horaire : 45 h
(Théorie : 30 h + TD : 15 h)

Syllabus du cours

Par

Dr. NDUWARUGIRA Déo-gratias

TABLE DES MATIERES

0. OBJECTIFS DE L'ECUE	1
0.1. Objectif général	1
0.2. Objectifs spécifiques	1
1. DIFFÉRENTS NIVEAUX DE PERCEPTION DE LA BIODIVERSITÉ ANIMALE	3
1.1. Histoire du concept de biodiversité	3
1.2. Niveaux de la biodiversité	4
1.2.1. Diversité génétique	4
1.2.2. Diversité spécifique	4
1.2.3. Diversité écosystémique	4
1.3. Répartition des espèces	5
2. PRINCIPAUX SYSTÈMES DE CLASSIFICATION DES ESPÈCES : DE LA SYSTÉMATIQUE AUX ESPÈCES BIO-INDICATRICES	6
2.1. Systématique	6
2.1.1. Comment classer les animaux ?	7
2.1.2. Bio-indicateurs	10
3. LES DIFFÉRENTES VALEURS DE LA BIODIVERSITÉ : DE LA VALEUR FONCTIONNELLE À LA VALEUR PATRIMONIALE	12
3.1. Valeur intrinsèque	12
3.2. Valeur patrimoniale	12
3.3. Valeur instrumentale	13
3.4. Valeur économique	13
4. ÉVOLUTION DE LA BIODIVERSITÉ : DES EXTINCTIONS AUX MENACES ACTUELLES	14
4.1. The Direct Drivers of Extinction	16
4.1.1. Habitat loss	16
4.1.2. Invasive species	16
4.1.3. Pollution	17
4.1.4. Climate change	17
4.1.5. Over-exploitation	18
4.1.6. Overpopulation	18

4.2. The Red List of Threatened Species.....	21
5. LES PARAMÈTRES DE MESURE DE LA BIODIVERSITÉ.....	23
5.1. SAMPLING METHODS	23
5.1.1. Sampling techniques.....	23
5.1.2. How many samples?.....	23
5.2. Indices de biodiversité, Estimateurs de biodiversité	25
5.2.1. Species richness.....	27
5.2.2. Taxon sampling curves.....	27
5.2.3. Species abundance models	29
5.3. Estimating species richness	31
5.3.1. Parametric estimators	32
5.3.2. Non-parametric estimators	32

0. OBJECTIFS DE L'ECUE

0.1. Objectif général

L'objectif général de l'ECUE est d'explorer la diversité animale rencontrée dans les écosystèmes situés en régions tropicale et intertropicale.

0.2. Objectifs spécifiques

A la fin du cours, l'étudiant sera en mesure de :

- Maîtriser les notions de biodiversité et les approches méthodologiques utilisées pour l'estimation de la biodiversité et la conservation des espèces menacées.
- Analyser et replacer dans leur contexte les résultats d'une publication en sur la Biodiversité animale tropicale.
- Mettre en œuvre, sur le terrain, les techniques d'inventaire faunistique.

0.3. Prérequis

Biologie animale II et III

0.4. Organisation

Cours magistral (30 h) et travaux dirigés (15h), TP: Sorties sur le terrain: application de la méthodologie d'évaluation de la biodiversité animale en populations naturelles,

Supports : Fichier PPT et syllabus de l'ECUE

0.5. Bref contenu

1. Différents niveaux de perception de la biodiversité animale
2. Principaux systèmes de classification des espèces : de la systématique aux espèces bio-indicatrices
3. Différentes valeurs de la biodiversité : de la valeur fonctionnelle à la valeur patrimoniale
4. Evolution de la biodiversité : des extinctions passées aux menaces actuelles
5. Paramètres de mesure de la Biodiversité : indices de biodiversité, estimateurs de biodiversité.

0.6. Évaluation

- Évaluation formative (40%)
- Évaluation sommative (60%).

0.7. Références bibliographiques

1. Arnaud Tanguy, 2011 : Guide méthodologique pour les inventaires faunistiques des espèces métropolitaines terrestres. Rapport SPN/2011-9.

2. Ricklefs, M., 2005. *Ecologie*. De Boeck & Larcier, Bruxelles, 821 p.
3. Ricklefs, R. E., 2006. The unified neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? *Ecology*, 87 (6) : 1424-1431.
4. <http://www.notre-planete.info/environnement/biodiversite/biodiversite.php>

1. DIFFÉRENTS NIVEAUX DE PERCEPTION DE LA BIODIVERSITÉ ANIMALE

1.1. Histoire du concept de biodiversité

L'expression « diversité biologique » a été inventée par Thomas Lovejoy en 1980 tandis que le terme « Biodiversité » lui-même a été inventé par Walter G. Rosen en 1985 lors de la préparation du « National Forum on Biological Diversity » organisé par le National Research Council en 1986. Le mot « biodiversité » apparaît pour la première fois en 1988 dans une publication, lorsque l'entomologiste américain E.O. Wilson en fait le titre du compte rendu de ce forum.

Le mot biodiversity avait été jugé plus efficace en termes de communication que biological diversity. Depuis 1986, le terme et le concept sont très utilisés parmi les biologistes, les écologues, les écologistes, les dirigeants et les citoyens. L'utilisation du terme coïncide avec la prise de conscience de l'extinction d'espèces au cours des dernières décennies du XXe siècle.

En juin 1992, le sommet planétaire de Rio de Janeiro a marqué l'entrée en force sur la scène internationale de préoccupations et de convoitises vis-à-vis de la diversité du monde vivant. Sous l'égide de l'ONU, tous les pays ont décidé au travers d'une convention mondiale sur la biodiversité de faire une priorité de la protection et restauration de la diversité du vivant, considérée comme une des ressources vitales du développement durable.

L'article 2 de la « Convention sur la diversité biologique » définit la biodiversité comme : «La variabilité des organismes vivants de toute origine, y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre les espèces ainsi que celle des écosystèmes ».

L'apparition du mot « biodiversité » coïncide avec la prise de conscience des menaces de disparition d'espèces liées à la modification et à la fragilisation de leurs milieux de vie. Ainsi, l'ONU a notamment déclaré 2010, année internationale de la biodiversité.

Le terme biodiversité fait référence à la variété des organismes vivants quel que soit leur milieu d'origine et prend en compte les diversités intra spécifique, interspécifique et fonctionnelle.

Le Programme des Nations Unies pour l'Environnement a annoncé le 12 novembre 2008 la création d'un groupe intergouvernemental d'experts sur la biodiversité, qui sera probablement

nommé Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES), sur le modèle du GIEC qui, lui, s'occupe du climat.

1.2. Niveaux de la biodiversité

La diversité biologique est la diversité de toutes les formes du vivant. Elle est habituellement subdivisée en trois niveaux :

1.2.1. Diversité génétique

Elle se définit par la variabilité des gènes au sein d'une même espèce ou d'une population. Elle est donc caractérisée par la différence de deux individus d'une même espèce ou sous-espèce (diversité intra-spécifique).

Certains se ressemblent plus que d'autres, mais tous sont différents (ex: différence entre mes parents, mes frères et sœurs et moi ; entre des enfants d'une même classe, entre des chatons d'une même portée, etc.)

1.2.2. Diversité spécifique

Elle correspond à la diversité des espèces (diversité interspécifique). Ainsi, chaque groupe défini peut alors être caractérisé par le nombre des espèces qui le composent, voir taxinomie. Cependant, pour caractériser le nombre de plan d'organisation anatomique, il est préférable d'employer le terme de disparité.

Bref, la diversité des espèces est celle qui distingue les espèces les unes des autres (différence entre un chat, une fourmi, une rose, un humain, une bactérie, etc.).

1.2.3. Diversité écosystémique

Elle correspond à la diversité des écosystèmes présents sur Terre, des interactions des populations naturelles et de leurs environnements physiques.

Elle correspond à la diversité des différents groupements d'espèces (animales, végétales, microscopiques) en interaction les unes avec les autres et avec leurs milieux.

C'est de là que découlent les écosystèmes (une prairie, un lac, une forêt, une pomme en décomposition, l'estomac d'une vache, etc.)

Ces niveaux sont reliés les uns avec les autres. De la diversité au sein d'une même espèce dépend la capacité de celle-ci à s'adapter aux changements qui affectent son environnement

(changement climatique, pollution, etc.) et à résister à des maladies (épidémie, etc.). C'est une sorte d'assurance-vie pour cette espèce.

Face à une épidémie ou une sécheresse par exemple, tous les individus d'une même espèce ne seront pas affectés de la même manière. Grâce à leur diversité, certains résisteront mieux que d'autres, s'adapteront et transmettront cette capacité de résistance à leur descendance.

Une perte de diversité au sein d'une espèce réduit donc les chances d'adaptation et de survie de celle-ci face à des changements.

Il s'agit d'analyser, à différentes échelles, les relations entre les changements d'origine naturelle ou anthropique de l'environnement et les variations des diversités et d'en comprendre les déterminants écologiques. Il s'agit aussi d'analyser les problèmes de conservation d'espèces rares ou menacées et de proposer des solutions.

En étendant la notion de diversité à la variabilité génétique et au fonctionnement des écosystèmes, on identifie un ensemble plus ou moins cohérent de problématiques mais leur complexité interdit sans doute durablement aux scientifiques de proposer des règles générales ou des indicateurs simples

Contrairement à ce que nous pourrions penser, la plus grande partie de la biodiversité, ce ne sont pas les gros animaux à poils, à plumes ou même les insectes. Ce sont aussi les micro-organismes. Ainsi, notre connaissance de la biodiversité est très incomplète aussi bien :

- sur le plan quantitatif (nombre d'espèces),
- que sur le plan qualitatif (description et rôle des espèces dans le fonctionnement de la planète).

1.3. Répartition des espèces

La biodiversité est inégalement répartie sur la planète. Par exemple, les forêts tropicales qui ne constituent que 7% de surface émergée, représentent 50% de la biodiversité faunistique et floristique de la Terre. L'Union internationale pour la conservation de la nature identifie 34 régions appelées « points chauds » ou « hot spots » présentant un intérêt majeur pour la conservation de la biodiversité car elles hébergent des espèces (dont certaines sont fortement menacées) et/ou des espèces endémiques (qu'on ne trouve nulle part ailleurs).

D'où viennent les espèces ?

La sélection naturelle est le moteur de l'évolution des espèces. Selon Darwin, elle peut être ainsi résumée comme suit: chaque nouvelle génération d'une espèce donnée est constituée d'individus qui ont, malgré leur ressemblance, des aptitudes différentes pouvant leur conférer des avantages ou des inconvénients pour survivre et se reproduire dans un environnement.

Face aux contraintes et aux changements qui affectent leur environnement (climat, prédation, parasites, ressources, etc.), certains auront du mal à survivre et à se reproduire, et finiront par disparaître. D'autres s'adapteront plus facilement et survivront; ils transmettront alors leurs caractères avantageux à leur descendance.

Selon les Néo-Darwinistes, le gène est l'unité fondamentale de la sélection naturelle, donc de l'évolution, et certains, comme E.O. Wilson, estiment que la seule biodiversité « utile » est la diversité génétique. Cependant, en pratique, quand on étudie la biodiversité sur le terrain, l'espèce est l'unité la plus accessible.

2. PRINCIPAUX SYSTÈMES DE CLASSIFICATION DES ESPÈCES : DE LA SYSTÉMATIQUE AUX ESPÈCES BIO-INDICATRICES

2.1. Systématique

La systématique explore la biodiversité dans sa capacité à distinguer un organisme ou un taxon d'un autre. Elle est confrontée aux problèmes de temps et de nombre : 1,75 millions d'espèces ont été décrites, alors que les estimations vont de 3,6 à plus de 100 millions d'espèces. La systématique n'est qu'un des aspects de la biodiversité, néanmoins utile à la compréhension des écosystèmes, de la biosphère et de leurs fonctions et interactions.

Les êtres vivants sont classés sur la base d'attributs (= caractères communs). Les caractères pris en compte peuvent être d'ordre anatomique, génétique ou moléculaire.

Certains aspects morphologiques peuvent faire penser qu'il s'agit d'espèces différentes, alors qu'il s'agit en réalité de la même espèce :

- Il y a des espèces dont le mâle et la femelle ne se ressemblent pas (dimorphisme sexuel) (Exemples : faisan, merle, canard colvert, etc.)
- Il peut y avoir une variabilité individuelle au sein d'une même espèce, Exemple : couleur des yeux.

- On peut rencontrer des stades de développement à l'aspect différent au sein d'une même espèce (Exemple : chenille / papillon adulte).

Certains aspects morphologiques peuvent faire penser qu'il s'agit de la même espèce, alors qu'il s'agit en réalité d'espèces différentes :

- Il y a des espèces différentes qui se ressemblent (Exemple : lièvre et lapin)
- Une espèce peut imiter une autre espèce (mimétisme). (Exemple : mouche zébrée comme une guêpe).
- Des espèces qui vivent dans un même milieu peuvent se ressembler (convergence) (Exemple : forme hydrodynamique du requin et du dauphin).

2.1.1. Comment classer les animaux ?

2.1.1.1. Classification traditionnelle

Les classifications sont toutes basées sur les caractéristiques des organismes mais elles diffèrent selon les caractères choisis et selon l'utilité que l'on veut en tirer. Ainsi :

- pour des besoins économiques, les espèces peuvent être classées en comestibles, non comestibles, utiles, nuisibles ;
- en écologie, les organismes peuvent être classés selon leur régime alimentaire et leur place dans la chaîne alimentaire (microphages, carnivores etc.) ou selon le milieu qu'ils occupent (plancton, organismes fixés, fouisseurs, etc.).

Les premières classifications zoologiques étaient basées sur la morphologie et rassemblaient dans un même groupe les organismes présentant ou non certains caractères. Ceci a abouti à une classification dite traditionnelle car héritée de la tradition anthropocentrique.

Cette classification est basée sur une vision linéaire de l'évolution et de la complexification de la vie en considérant l'homme comme l'espèce la plus évoluée et en le plaçant au sommet de l'évolution. Ainsi, on trouve dans cette classification, des regroupements d'espèces injustifiés car basés essentiellement sur l'absence de caractères présents chez l'homme (caractères négatifs).

Avec le développement de la théorie de l'évolution et les apports, notamment et entre autres, de Lamarck, Darwin puis Haeckel, la classification reflète plus fidèlement l'évolution et les liens de descendance des organismes. En effet, en biologie, la logique la plus pertinente pour regrouper les espèces est celle de leur parenté évolutive. Mais ce n'est que dans les années

1950 avec les travaux de l'entomologiste Hennig qu'une méthode de construction des classifications phylogénétiques (la cladistique) fut élaborée.

2.1.1.2. Classification phylogénétique

Du grec : phylos : race, espèce, genèse : production, création, la phylogénie repose sur la question : « qui est plus proche de qui ? ». C'est l'étude des parentés entre différents êtres vivants, en vue de comprendre l'évolution des organismes vivants. C'est un système de classification « scientifique » des êtres vivants qui prend en compte des degrés de parenté entre les espèces et permettant de comprendre leur histoire évolutive (ou phylogénie).

Une classification phylogénétique, ou cladogramme, retrace donc les relations de parenté évolutive entre les groupes. Au contraire de la classification traditionnelle où les espèces sont réparties en embranchements, classes, ordres, il n'y est pas établi de hiérarchie dans la dénomination des différents groupes, tous appelés taxons.

Un cladogramme se présente la plupart du temps sous la forme d'un arbre. On distingue dans cet arbre des rameaux terminaux correspondant aux taxons des espèces actuelles (ou fossiles en paléontologie) et des nœuds représentant des taxons hypothétiques résultant du processus de construction de l'arbre et retraçant les relations de parenté entre les rameaux.

Chaque taxon est monophylétique c'est-à-dire qu'il contient un ancêtre commun et la totalité de ses descendants.

Un cladogramme est orienté, explicitement ou implicitement, suivant le temps géologique, les nœuds de l'arbre représentent les ancêtres et les rameaux sont définis comme les descendants.

La construction d'un arbre phylogénétique est basée sur le concept de descendance avec modification : deux rameaux sont ainsi reliés au même ancêtre commun car ils en descendent en se modifiant au cours de l'évolution.

La construction d'un arbre nécessite d'identifier dans les différents rameaux (les différents groupes à classer) les caractères qui sont identiques car hérités d'un ancêtre commun et indiquant donc un certain degré de parenté. Ces caractères sont appelés des homologies. Au contraire, les caractères semblables mais acquis de façon indépendante au cours de l'évolution ne sont pas retenus.

Par exemple, de nombreux caractères du squelette indiquent un degré de parenté proche entre les crocodiles et les oiseaux, ce qui permet de les classer ensemble dans une classification phylogénétique tandis que l'homéothermie (sang chaud) observée à la fois chez les oiseaux et

chez les mammifères n'est pas une homologie et a été acquise de façon indépendante dans deux lignées différentes.

Les caractères utilisés dans les classifications sont très variés et peuvent être morphologiques, physiologiques ou moléculaires. Dans la classification dite traditionnelle, le regroupement des espèces se base sur des caractères communs mais contrairement à une classification phylogénétique, ces caractères n'ont pas été forcément acquis du fait d'une ascendance commune directe (par héritage d'un ancêtre commun).

Ainsi certains caractères sont communs aux deux types de classification, comme par exemple le devenir du blastopore embryonnaire ou la présence de trois feuilletts embryonnaires alors que d'autres comme le coelome ou la métamérie, ne le sont pas. Ceci explique que des animaux dont le plan d'organisation est très différent peuvent se trouver classés ensemble : par exemple, les plathelminthes (dépourvus de coelome), les mollusques (coelome réduit et non métamérisé) et les annélides (coelome plus ou moins développé, métamérisé) font tous partie des spiraliens car ils ont en commun un développement embryonnaire à segmentation spirale.

Tableau 1. Classification traditionnelle des métazoaires

				Embranchements	Sous-embranchements	Classes (Ordres)		
Diploblastiques				Placozoaires				
				Spongiaires				
				Cnidaires				
				Cténaires				
Triploblastiques	Acelomates			Plathelminthes		Turbellariés Trématodes Cestodes		
				Némertes				
	Pseudocoelomates			Némathelminthes		Nématodes		
				Rotifères				
	Coelomates	Protostomiens	Hyponeuriens	Mollusques		Gastéropodes Lamellibranches Céphalopodes		
				Annélides		Polychètes Oligochètes Achètes		
				Ectoproctes				
				Brachiopodes				
				Arthropodes		Chélicérates	Arachnides	
						Mandibulates ou Antennates	Crustacés Myriapodes Insectes	
		Deutérostomiens	Epithélioneuriens	Epineuriens ou Chordés	Echinodermes			
					Urochordés			Ascidies
					Céphalochordés			
					Vertébrés			Agnathes
	Gnathostomes							Chondrichthyens Ostéichthyens (Téléostéens) Amphibiens Reptiles Oiseaux Mammifères

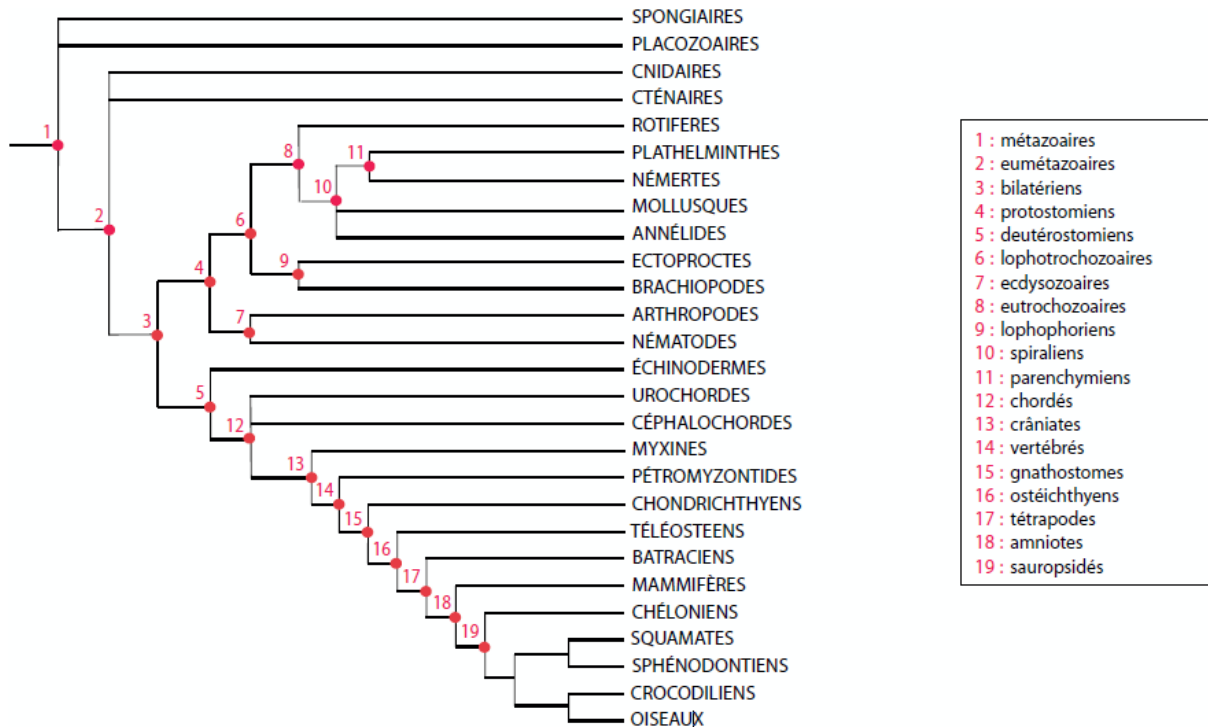


Figure 1. Arbre simplifié de la classification phylogénétique des métazoaires

2.1.2. Bio-indicateurs

2.1.2.1. Indicateur biologique

Un indicateur biologique (ou bio-indicateur) est un organisme ou un ensemble d'organismes qui, par ses propriétés biochimiques ou ses caractéristiques: physiologiques, éthologiques (de comportement) ou écologiques Permet de caractériser de façon pratique l'état d'un écosystème et de mettre en évidence aussi précocement que possible les modifications naturelles ou provoquées. Il permet de quantifier l'amplitude d'une perturbation.

Selon la définition de Banaru et Perez (2010) reprise aussi par nombreux autres auteurs, un bio indicateur est un organismes ou ensembles d'organismes qui, par référence à des variables biochimiques, cytologiques, physiologiques, éthologiques ou écologiques, permet, de façon pratique et sûre, de caractériser l'état d'un écosystème ou d'un éco-complexe et de mettre en évidence aussi précocement que possible leurs modifications naturelles ou provoquées.

Le recours aux bio-indicateurs constitue donc une mesure indirecte, substitutive, d'un phénomène écologique.

2.1.2.2. Classification des bio-indicateurs

On distingue plusieurs grands types de bio-indicateurs en fonction des objectifs poursuivis :

- Les bio-indicateurs d'exposition (ou d'alerte). Il s'agit essentiellement d'indicateurs toxicologiques basés sur l'utilisation de mesures biochimiques. Ces bio-marqueurs vont servir à révéler l'existence de processus d'intoxication de l'environnement, avant que des effets plus graves ne se manifestent au niveau de l'écosystème. Ils doivent en théorie mettre en évidence l'existence de contaminations difficilement décelables par d'autres méthodes (perturbation de brève durée, ou produits difficiles à détecter par l'analyse chimique). La mesure de l'activité enzymatique EROD (éthoxyrésorufine O-déséthylase) dans les foies de poisson est actuellement la mesure biochimique la plus aboutie en vue d'une utilisation en routine comme biomarqueur de pollution. Ce biomarqueur renseigne sur l'exposition des poissons à des polluants de l'environnement tels que les hydrocarbures aromatiques polycycliques et les molécules organochlorées comme les polychlorobiphényles et les dioxines. L'activité EROD est étudiée dans le même objectif chez d'autres espèces comme la moule (AFNOR, en cours de normalisation).
- Les bio-indicateurs de diagnostic permettent de mesurer des modifications liées aux activités humaines, et de les comparer à des situations de référence dans des écosystèmes peu perturbés (voir plus bas la description de l'Indice poisson rivière comme exemple de bio-indicateur de diagnostic).
- Les bio-indicateurs d'objectifs doivent permettre de juger si les objectifs fixés ont été atteints. Ils intègrent si possible plusieurs caractéristiques du milieu et doivent être « socialement » pertinents de manière à être compris facilement par le public, les politiques et les gestionnaires. C'est le cas, par exemple, lorsque l'on utilise des espèces importantes sur le plan économique et dans l'imaginaire collectif, comme le saumon et l'esturgeon. Est faite, dans ce cas, l'hypothèse qu'une information facile à comprendre aura plus d'impact.

Certains indicateurs sont adaptés pour mettre en évidence des changements à long terme des écosystèmes (les modifications, adaptations de communautés peuvent parfois être très longues à se produire et se stabiliser). D'autres indicateurs biologiques tels que des modifications cellulaires ou métaboliques (ex : Indice Oméga 3) permettent de détecter des effets précoces qui peuvent par la suite se transformer en atteintes irréversibles sur l'individu, la communauté ou l'écosystème et un effet long terme peut être suspecté.

Les indicateurs biologiques, mesurés in situ, sont complémentaires des tests écotoxicologiques réalisés au laboratoire pour lesquels les résultats sont parfois difficiles à interpréter car d'une part, les organismes utilisés sont très différents de ceux présents in situ, et d'autre part, les conditions d'exposition sont également très éloignées des conditions de terrain.

3. LES DIFFÉRENTES VALEURS DE LA BIODIVERSITÉ : DE LA VALEUR FONCTIONNELLE À LA VALEUR PATRIMONIALE

La notion des valeurs de la biodiversité suscite intérêt, controverse et débats tant parmi les chercheurs que parmi les acteurs de la société.

En effet, associée à la biodiversité, la "valeur" peut renvoyer à différentes préoccupations : Quelle importance accorde-t-on à la biodiversité ? Quelle est la mesure de cette importance ? Quelle règle ou référence morale mobilise-t-on pour légitimer la prise en compte de la biodiversité ?

Les valeurs de la biodiversité sont étroitement liées à la façon d'appréhender les rapports entre l'homme et la nature. On peut dégager trois types de valeurs. Loin d'être exclusifs et contradictoires, ils peuvent être envisagés de manière additionnelle et complémentaire.

3.1. Valeur intrinsèque

Valeur de la biodiversité en elle-même et pour elle-même, en considérant que, quel que soit son usage éventuel par l'homme, la diversité de la vie sur terre doit être préservée et que les êtres humains ont le devoir moral de la respecter.

Ex : reconnaissance de droits aux êtres vivants non humains

3.2. Valeur patrimoniale

Valeur culturelle, identitaire, historique de la biodiversité, qui fait de celle-ci, ou de certains de ses éléments ou processus, un patrimoine à conserver, pour le présent et les générations futures.

Ex : protection d'un paysage, d'une espèce emblématique ou d'une variété cultivée traditionnelle, pour son importance culturelle.

3.3. Valeur instrumentale

Valeur de la biodiversité pourvoyeuse de ressources et de services utiles, voire indispensables au fonctionnement des sociétés humaines.

Ex : valeur instrumentale liée à la production d'aliments ou à l'utilisation d'espaces récréatifs

* **Valeur d'option** : valeur instrumentale particulière, assurance-vie et potentiel d'innovation pour les sociétés actuelles et futures.

Ex : découverte de nouvelles molécules d'intérêt pour l'industrie pharmaceutique

Remarque

1. Valeur écologique : Sur un autre plan, certains scientifiques mettent en avant la valeur écologique, valeur accordée implicitement à la biodiversité, pour son importance dans le fonctionnement et la résilience des écosystèmes.

2. Un même élément de la biodiversité peut prendre une valeur différente selon les acteurs. Les valeurs attribuées à la biodiversité varient selon les cultures, les contextes sociaux, économiques et politiques, et les sensibilités propres à chacun.

3.4. Valeur économique

L'évaluation économique est de plus en plus mobilisée pour aborder la biodiversité et les services écosystémiques. Elle se fonde sur une diversité de méthodes (analyse des coûts, des préférences individuelles, etc.), qui ont chacune leurs forces et leurs faiblesses. La notion de valeur économique totale appliquée à la biodiversité cherche à englober l'ensemble des valeurs de la biodiversité. Basée sur une typologie distinguant les valeurs d'usage et de non usage, elle tente de dépasser les seules valeurs instrumentales.

Pour de nombreux acteurs, l'évaluation économique permet le dialogue et apporte des arguments forts pour soutenir la prise en compte de la biodiversité dans les décisions économiques et politiques. Par exemple, elle facilite l'élaboration d'instruments économiques, pour rendre la préservation de la biodiversité économiquement intéressante pour certains, incontournable pour d'autres. Ces instruments prennent la forme d'incitations fiscales, de systèmes de paiements pour services environnementaux, etc.

Les revenus environnementaux sont importants non seulement pour les pauvres, mais aussi pour les économies nationales, bien qu'ils soient souvent négligés dans les statistiques officielles. L'industrie du tourisme faunique est l'un des secteurs les plus importants et en croissance rapide de l'industrie touristique internationale.

Au Kenya, le tourisme faunique rapporte actuellement environ 200 millions de dollars par an et il est le plus gros apporteur de devises du pays.

Chaque année, dans les îles Galapagos (Équateur), le tourisme génère jusqu'à 60 millions de dollars par an et fournit des revenus à environ 80% des habitants des îles.

La récolte d'espèces sauvages peut également apporter une contribution majeure aux économies nationales. Les exportations de plantes médicinales représentent 8,6 millions de dollars par an au Népal, où environ 1500 espèces sont utilisées en médecines traditionnelles.

Dans les pays industrialisés, la pêche maritime islandaise sert de modèle de gestion responsable et, en 2003, les produits marins représentaient plus de 60% des marchandises exportées du pays.

De plus en plus, la demande des biens produits à partir d'écosystèmes gérés de manière durable créent de nouvelles opportunités économiques. Les ventes de grains de café biologiques certifiés, par exemple, qui proviennent généralement de caféiers cultivés dans des conditions plus traditionnelles, ombragées et respectueuses de la biodiversité, augmentent actuellement plus rapidement que les ventes de tout autre café de spécialité.

4. ÉVOLUTION DE LA BIODIVERSITÉ : DES EXTINCTIONS AUX MENACES ACTUELLES

Depuis l'apparition des premiers êtres vivants jusqu'à nos jours l'histoire de la vie sur terre a toujours fait l'objet des transformations, des espèces naissant et mourant. Des crises majeures d'extinction ont ainsi ponctué l'histoire de la vie. Une espèce spécialiste, très adaptée à un milieu particulier, est plus vulnérable qu'une espèce généraliste. En effet, la raréfaction de ce milieu favorable favorise dans ce type d'espèce les gènes conférant une moindre capacité à disperser, ce qui, en retour, a de bonnes chances de favoriser une plus grande adaptation locale. Aussi, dans le cas de l'évolution des régimes de reproduction : l'auto-incompatibilité permet d'éviter l'autofécondation, mais devient un facteur limitant du potentiel reproducteur en petites populations.

Les plus anciennes extinctions de masses de la biodiversité, durant lesquelles 50-95% des espèces, se sont manifestées durant les périodes d'Ordovicien (490–443 million d'années),

Dévonien (417–354 million d'années), Permien (299–250 million d'années), Trias (251–200 million d'années) et Crétacé (146–64 million d'années).

Aujourd'hui, il s'observe une nouvelle crise, la sixième ("sixth great extinction wave"), dont l'homme est essentiellement responsable. En effet, l'impact des activités l'homme sur la nature s'est intensifié, au cours des deux derniers siècles, occasionnant une importante crise d'extinction sur la biodiversité comparable aux cinq premières crises ci-sus mentionnées.

Actuellement, un grand nombre d'espèces sont en voie de disparition et 15% du total des espèces sont menacés.

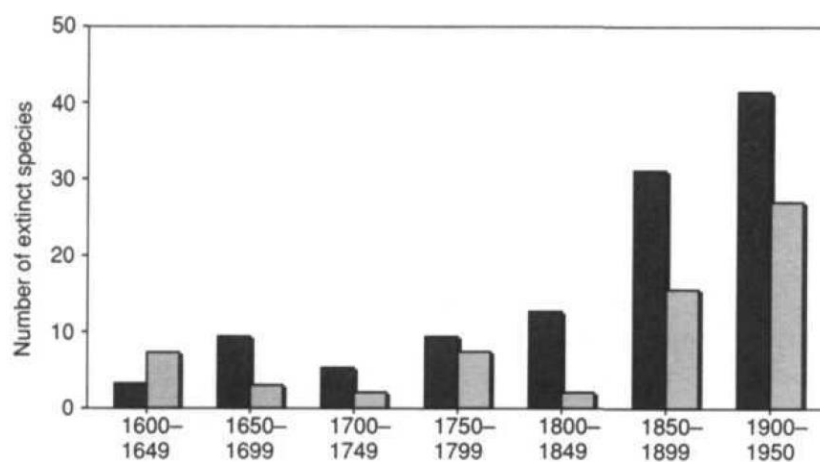


Figure 2. Trend in extinctions of bird and mammal species (birds & mammals)

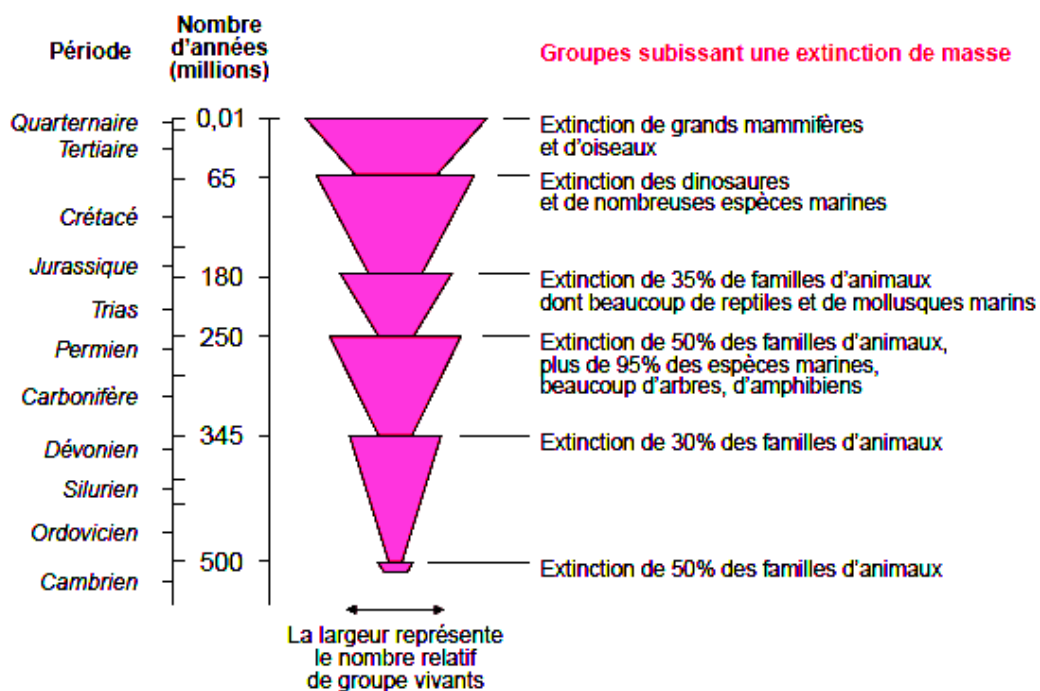


Figure 3. Les extinctions à l'échelle des temps géologiques

4.1. The Direct Drivers of Extinction

Researchers have identified six primary direct drivers of extinction, any of them can cause havoc by itself, but in combination with each other and with other social and environmental factors their cumulative effects are devastating. All the direct drivers are solely the result of human activities.

4.1.1. Habitat loss

Habitat destruction (and habitat fragmentation) is the single most significant driver of mass extinction, accounting for as much as 80% of the decline in biodiversity. Approximately 70% of the land on Earth has already been turned to human use and an additional estimated 240 ares of natural habitat is being destroyed every hour for agriculture, roads, and urban sprawl.

A study in Costa Rica illustrates the imperative of preserving native forests near agroforestry systems to facilitate the travel by forest-dependent pollinating insects. Almost all flowering plants in tropical rainforests are pollinated by animals, and an estimated one-third of the human diet in tropical countries is derived from insect-pollinated plants. Therefore, a decline of forest-dwelling pollinators impedes plant reproduction not only in forests but also in neighboring agricultural areas visited by these species.

Moreover, some events can instantly eliminate all individuals of a particular species, such as an asteroid strike, a massive volcanic eruption, etc.

4.1.2. Invasive species

Of 170 extinct species for which causes have been identified reliably, invasive species contributed directly to the demise of 91 (54%).

- The introduction of the brown tree snake (*Boiga irregularis*) shortly after World War II wreaked havoc on the biodiversity of the island of Guam in the South Pacific. In all likelihood, tree snakes were directly responsible for the loss of 12 of 18 native bird species, and they also reduced the populations of other vertebrates such as flying foxes (*Pteropus mariannus*), mainly because of the inability of the island's native species to recognize the novel predator as a threat
- The mosquito *Culex quinquefasciatus* was inadvertently introduced to Hawaii in 1826, and the disease-causing parasite (*Plasmodium relictum*) it carries arrived soon after. Since then,

avian malaria (inconjunction with other threats) has been responsible for the decline and extinction of some 60 species of endemic forest birds on the Hawaiian Islands.

- Perhaps one of the most infamous examples of an invasion catastrophe occurred in the world's largest freshwater lake—Lake Victoria in tropical East Africa with the introduction of the predatory Nile perch (*Lates niloticus*) in the 1950s.

This voracious predator, which can grow to more than 2 m in length, was introduced from lakes Albert and Turkana to compensate for depleting commercial fisheries in Lake Victoria. Although the Nile perch population remained relatively low for several decades after its introduction, an eventual population explosion in the 1980s caused the devastating direct or indirect extinction of 200–400 cichlid species endemic to the Lake as well as the extinction of several noncichlid fish species.

Within the last century fossil fuels have allowed humans to become much more mobile than ever before. People and goods now travel easily around the world, and intentionally or inadvertently, plants and animals travel with them. When a foreign species finds itself in a new ecosystem it often has advantages over the native species. There may be fewer predators or other limitations on the invasive species, so it will upset the balance in the ecosystem, crowding out native species and driving them to extinction.

4.1.3. Pollution

Many of us are all too familiar with the effects of air and water pollution. Humans have traditionally made rivers and bodies of water the dumping ground for our waste. Every year 14 billion pounds of garbage, sewage, and other waste is deposited in the oceans of the world. Nitrogen based fertilizers needed to feed our ever-growing population contribute one of the most dangerous pollutants to water life.

Runoff from agricultural fields into streams creates algal blooms and vast dead zones at the mouths of rivers, where nothing can live due to oxygen depletion in the water.

4.1.4. Climate change

Climate change (global warming) connected to increasing concentration of atmospheric carbon dioxide, and increases in nitrogen deposition is one of the major “systematic drivers” of modern species loss. It is being recognized as a significant threat that alone could account for the loss of a million species by mid-century.

Climate change can affect species in five principal ways: (1) alterations of species densities (including altered community composition and structure); (2) range shifts, either pole ward or upward in elevation; (3) behavioral changes, such as the phenology (seasonal timing of life cycle events) of migration, breeding; (4) changes in morphology, such as body size; and (5) reduction in genetic diversity that leads to inbreeding depression.

4.1.5. Over-exploitation

Also known as over-consumption or over-harvesting, this driver operates in tandem with overpopulation. Right now humans use 50% of all the fresh water available on the planet each year, leaving the other 50% for all other species. Likewise, we use 50% of all the annual production from photosynthesis; that is, we use half of all the new plant growth produced on the Earth each year. We harvest at an unsustainable rate almost everything the planet can produce. We're taking large fish from the oceans so fast that many fisheries have already collapsed and scientists estimate that commercial fishing will be economically unfeasible everywhere in other words, the fish will be gone by 2050. Our societies today are far from sustainable and the more of us there are, the more acute the problem becomes. We are literally using up nature.

For example, roads and trails created to allow logging operations to penetrate into virgin forests make previously remote areas more accessible to human hunters, who can, in turn, cause the decline and eventual extirpation of forest species

Because slow-breeding large animals, such as apes, carnivores (e.g., *Panthera leo*), and African elephants (*Loxodonta africana*), are particularly vulnerable to hunting, the potential for population recovery in these animals over short time scales is low.

4.1.6. Overpopulation

Human overpopulation is the overarching magnifier of all the other drivers. The populations of all species are normally held in check by environmental limitations, but the human species has successfully circumvented those limitations through technology, especially since we harnessed the power of fossil fuels. By using oil to manufacture fertilizers and pesticides we've been able increase food production until our population has grown artificially large. Experts tell us that the optimal human population, using anything like the technologies we

have today, might be around three billion. But there are already nearly seven billion of us and it's expected we will reach at least nine billion by midcentury.

Already, if everyone alive today used as much energy and as many resources as the average American, we would need four additional Earths to support them. There is already not enough to go around, and the problem will only get worse as the developing world struggles to catch up to the standard of living of the West.

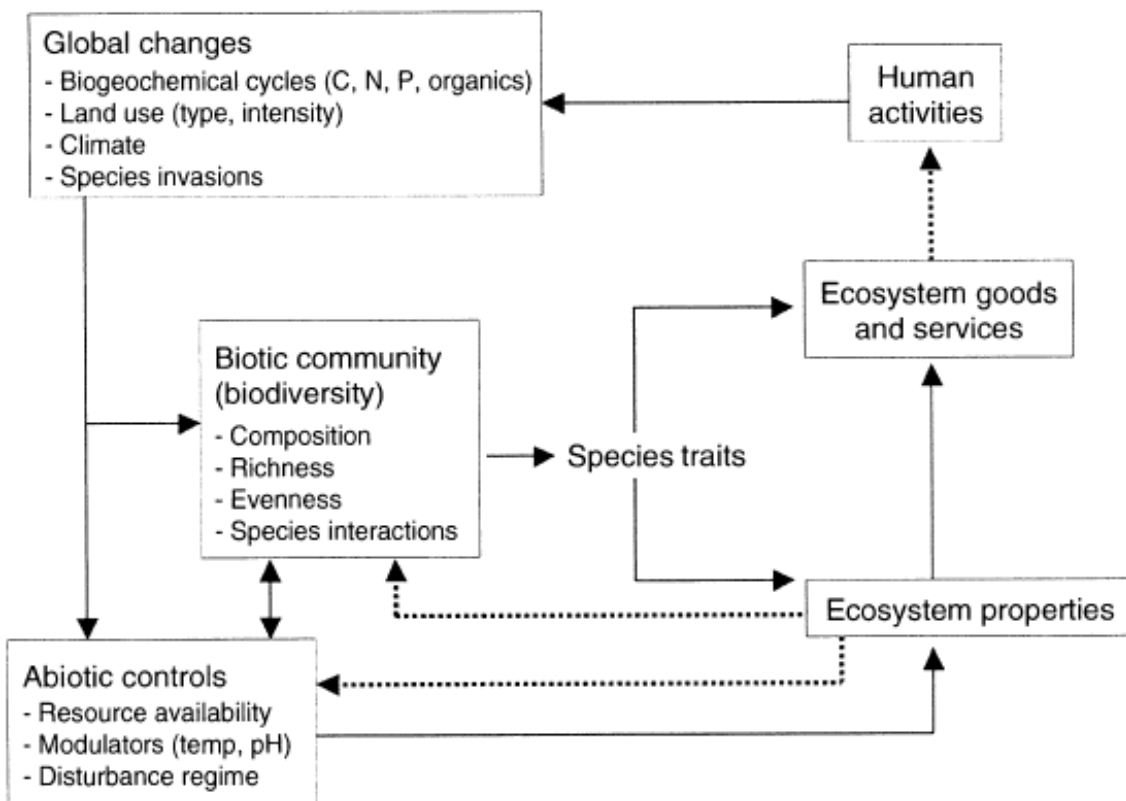


Figure 4. Feedbacks between human activities, global changes, and biotic and abiotic controls on ecosystem properties

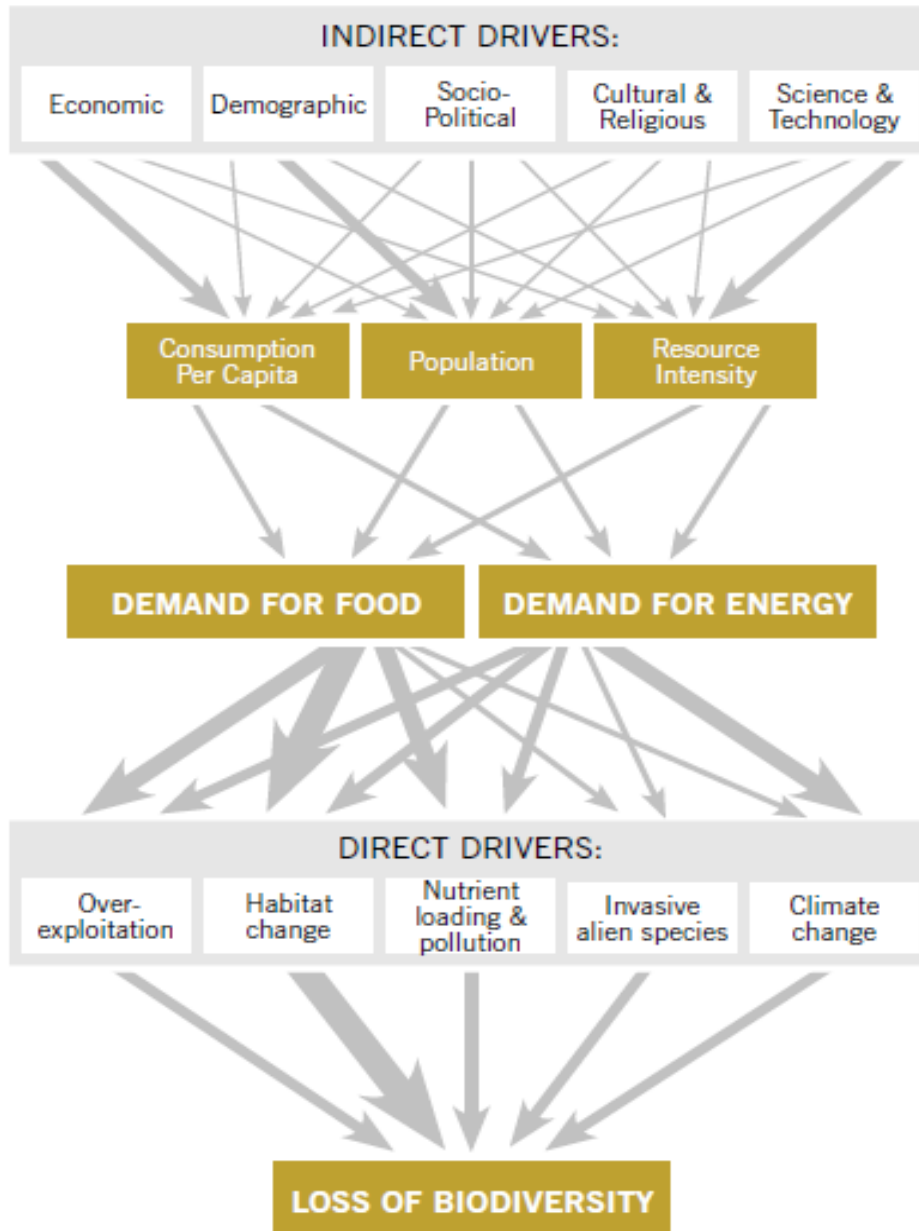


Figure 5. Schematic representation of the links between biodiversity loss, the direct and indirect drivers of change, and the demand for food and energy. The width of the arrows gives a broad and approximate illustration of the importance of the economic sectors in driving biodiversity loss.

D'une manière générale, l'extinction se produit lorsqu'une espèce ne peut plus survivre ou se reproduire dans un milieu, et est incapable de gagner un nouveau milieu qui lui conviendrait. Les principales causes à l'origine des extinctions de masse sont :

- cataclysmes géologiques (éruptions volcaniques, variations du niveau marin, glaciation)

- chutes d'astéroïdes,
- changements brutaux du milieu
- prédation
- compétition (certaines espèces introduites se multiplient rapidement au détriment des espèces locales)
- maladies, virus
- causes génétiques
- disparition ou l'extinction d'une ressource dont dépendait l'espèce pour sa survie ou sa reproduction : pollinisateur, proie etc.

4.2. The Red List of Threatened Species

In 1994 a new set of rules was adopted by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) for listing species in red lists of threatened species and in red data books.

The Red List of Threatened Species compiled by the International Union for Conservation of Nature (IUCN), is widely recognised as the most comprehensive, objective global approach for evaluating the conservation status of animal and plant species. Each species assessed is assigned to one of eight different categories, based on a series of quantitative criteria. Species classified as Vulnerable, Endangered and Critically Endangered are regarded as threatened; Extinct in the Wild means that these species are known only to survive in human care.

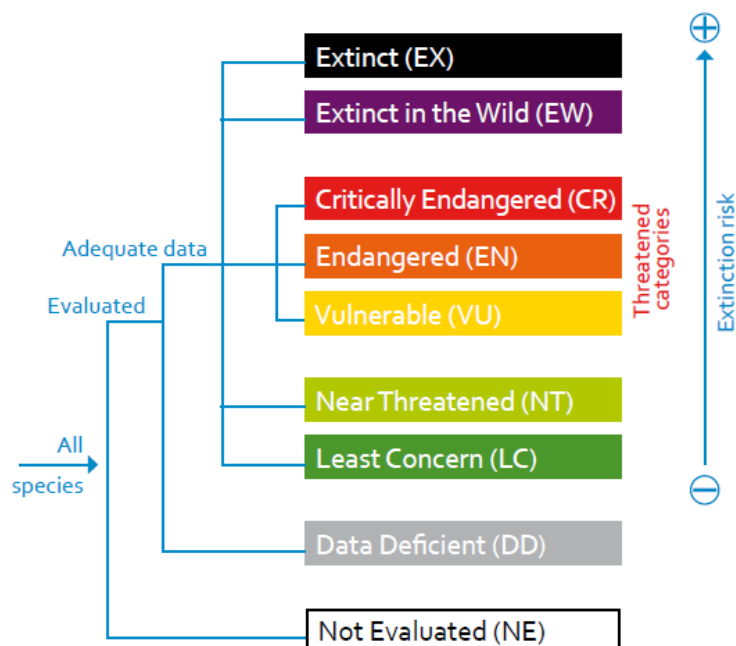


Figure 6. Structure of the IUCN Red List categories.

Table 2. Animal species classified as Extinct in the Wild on the IUCN Red List (version 2011.2), with an indication of whether the species is actively bred in human care, is managed in a studbook-based breeding programme and is being reintroduced.

Scientific name	Common name	Breeding	Management	Reintroduction
<i>Acanthobrama telavivensis</i>	Yarqon bleak	Yes	No	Yes
<i>Ameca splendens</i>	Butterfly goodeid	Yes	No	No
<i>Anaxyrus baxteri</i>	Wyoming toad	Yes	Yes	Yes
<i>Aylacostoma chloroticum</i>	(Tropical freshwater snail)	Yes	No	No
<i>Aylacostoma guaraniticum</i>	(Tropical freshwater snail)	Yes	No	No
<i>Aylacostoma stigmaticum</i>	(Tropical freshwater snail)	Yes	No	No
<i>Corvus hawaiiensis</i>	Hawaiian crow	Yes	No	No
<i>Cyprinodon alvarezi</i>	Potosi pupfish	Yes	No	No
<i>Cyprinodon longidorsalis</i>	La Palma pupfish	Yes	No	No
<i>Elaphurus davidianus</i>	Père David's deer	Yes	Yes	Yes
<i>Gallirallus owstoni</i>	Guam rail	Yes	Yes	Yes
<i>Leptogryllus deceptor</i>	Oahu deceptor bush cricket	No	No	No
<i>Megupsilon aporus</i>	Catarina pupfish	Yes	No	No
<i>Mitu mitu</i>	Alagoas curassow	Yes	No	No
<i>Nectophrynoides asperginis</i>	Kihansi spray toad	Yes	Yes	No
<i>Nilssononia nigricans</i>	Black softshell turtle	No	No	No
<i>Oryx dammah</i>	Scimitar-horned oryx	Yes	Yes	Yes
<i>Partula dentifera</i>	(Polynesian tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula faba</i>	(Polynesian tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula hebe</i>	(Polynesian tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula mirabilis</i>	(Moorean viviparous tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula mooreana</i>	(Moorean viviparous tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula nodosa</i>	(Polynesian tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula rosea</i>	(Polynesian tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula suturalis</i>	(Moorean viviparous tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula tohiviana</i>	(Moorean viviparous tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula tristis</i>	(Polynesian tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Partula varia</i>	(Polynesian tree snail)	Yes	Yes	No
<i>Skiffia francesae</i>	Golden skiffia	Yes	No	No
<i>Stenodus leucichthys</i>	Beloribitsa	Yes	No	No
<i>Thermosphaeroma thermophilum</i>	Socorro isopod	Yes	No	Yes
<i>Yssichromis sp. nov. 'argens'</i>	(Cichlid fish)	Yes	No	No
<i>Zenaida graysoni</i>	Socorro dove	Yes	Yes	No

Table 3. Described and estimated number of animal species either extinct or vulnerable to extinction based on 2008 IUCN report if all species were in the sample. Abbreviations: EX = extinct; SOC = surviving only in captivity; CR = critically endangered; EN = endangered; VU = vulnerable. These categories are the ones used in IUCN to describe different degrees of threat (CR>EN>VU).

	Described Total Number (% evaluated)	Sample in IUCN Report 2008		Estimated if all described species would have been evaluated	
		Ex & SOC	CR, En & Vu	Ex & SOC	CR, En & Vu
VERTEBRATES					
Mammals	5488 (100)	78	1141	78	1141
Birds	9990 (100)	138	1222	138	1222
Reptiles	8734 (16)	22	423	31	840
Amphibians	6347 (99)	39	1905	39	1905
Fishes	30700 (11)	104	1265	104	1275
Subtotal 1	61259 (43)	381	1228	4738	7021
INVERTEBRATES					
Subtotal 2	1232384 (0.50)	373	437	37492	250885
TOTAL	1293643 (2.5)	754	1665	37923	257907

5. LES PARAMÈTRES DE MESURE DE LA BIODIVERSITÉ

5.1. SAMPLING METHODS

5.1.1. Sampling techniques

Ecologists rely on sampling to provide an accurate picture of community composition.

A sampling technique is the method used to collect information from a single sampling unit. Therefore, the focus of a sampling technique is on the equipment and/or the way the count is accomplished.

5.1.2. How many samples?

There are a number of factors that determine the number of samples that are taken. The first requirement is to be sure that the sample taken is representative of the population that is being

sampled. To ascertain this it may be necessary to perform stratified sampling. It is not always safe to assume that insects are systematically distributed. A number of different distributions are possible. The population could be randomly distributed, uniformly distributed, or even in an aggregated (clumped or contagious) distribution.

In general, the more samples that are taken the more precise the population estimates will be. However, time and expense are always constraining factors.

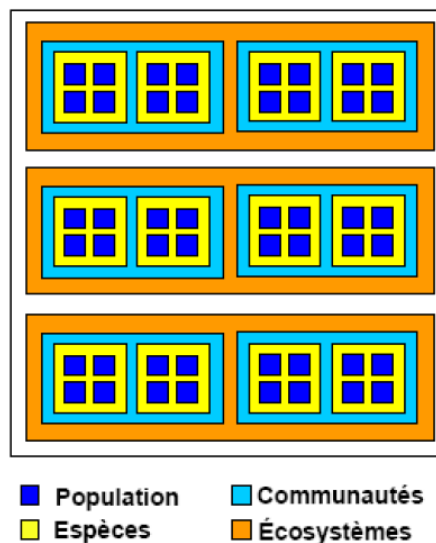


Figure 7. Emboîtement des objets d'étude de la biodiversité

Le terme biodiversité concerne le plus souvent la diversité en termes d'espèces d'un écosystème. Cependant, on peut s'intéresser à d'autres niveaux et d'autres objets, notamment la diversité génétique (en termes d'allèles différents pour certains gènes ou marqueurs) à l'intérieur d'une population.

Diversités α , β , γ

- La **diversité** α est la diversité locale, mesurée à l'intérieur d'un système délimité. Plus précisément, il s'agit de la diversité dans un habitat uniforme de taille fixe.

De façon générale, la richesse spécifique diminue avec la latitude (la diversité est plus grande dans les zones tropicales, et au sein de celles-ci, quand on se rapproche de l'équateur). La

richesse diminue avec l'altitude. Elle est généralement plus faible sur les îles, où elle décroît avec la distance au continent, source de migrations.

- La **diversité** β mesure à quel point les systèmes locaux sont différents. Cette définition assez vague fait toujours l'objet de débats.

- La **diversité** γ est similaire à la diversité α prise en compte sur l'ensemble du système étudié.

Des auteurs ont pu mettre en évidence par exemple que l'évolution et l'écologie des milieux ont généré un gradient de diversité au sein des communautés animales et végétales. Plusieurs indices de mesure de diversité ont alors été créés afin de traduire la qualité d'organisation d'une communauté représentant la diversité spécifique du milieu.

Des indices apportant une quantité plus importante d'information continuent encore à être développés pour permettre une meilleure compréhension de la structure des communautés, et ainsi une meilleure gestion des milieux et de leurs habitants.

5.2. Indices de biodiversité, Estimateurs de biodiversité

Ecologists are interested in ecological diversity and its measurement following three reasons:

- diversity has remained a central theme in ecology
- measures of diversity are frequently seen as indicators of the wellbeing of ecological systems
- considerable debate surrounds the measurement of diversity

The problem has been exacerbated by the fact that ecologists have devised a huge range of indices and models for measuring diversity.

There is however a simple explanation why diversity is so hard to define: diversity consists of not one but two components: the variety and secondly the relative abundance of species fundamental and exciting questions in theoretical and applied ecology.

Investigations of ecological diversity are often restricted to species richness that is a straightforward count of the number of species present. There is however much to interest the ecologist in the relative abundances of species.

Although many branches of ecology are involved with the concept of diversity, in most cases the procedures for measuring diversity are glossed over.

On first inspection diversity appears to be a very simple and unambiguous concept. Why is there so many competing indices? The answer lies in the fact that diversity measures takes into account two factors: **species richness** (number of species) and **evenness** (sometimes known as equitability) (how equally abundant the species are).

High evenness (which occurs when species are equal or virtually equal in abundance) is conventionally equated with high diversity.

These dual concepts of species richness and abundance are illustrated in Figure 8

Many of the differences between indices lie in the relative weighting that they give to evenness and species richness.

Species diversity measures can be divided into three main categories:

- Species richness indices: they are essentially a measure of the number of species in a defined sampling unit
- The species abundance models which describe the distribution of species abundances. Species abundance models range from those which represent situations where there is high evenness to those which characterize cases where the abundances of species are very unequal.
- Indices based on the proportional abundances of species

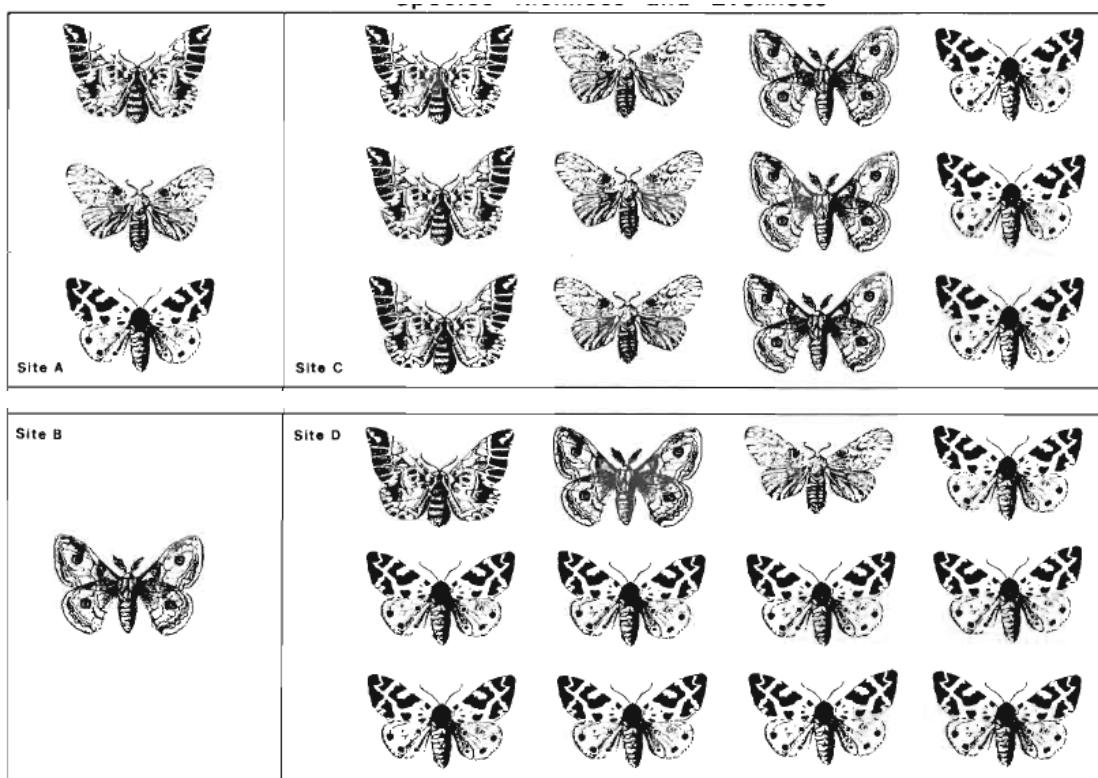


Figure 8. A theoretical example to illustrate the concepts of richness and evenness.

5.2.1. Species richness

If the study area can be successfully delimited in space and time, and the constituent species enumerated and identified, species richness provides an extremely useful measure of diversity. If however a sample rather than a complete catalogue of species in the community is obtained, it becomes necessary to distinguish between numerical species richness, which is defined as the number of species per specified number of individuals or biomass, and species density, which is the number of species per specified collection area.

It is of course not always possible to ensure that all sample sizes are equal and the number of species invariably increases with sample size and sampling effort

5.2.2. Taxon sampling curves

Species richness (S) is the number of species counted in a community or a landscape. Comparing raw species richness counts between two or more assemblages will generally produce misleading results.

Indeed, assemblages may differ in observed species richness (S_{obs}) because of:

- real differences in species richness,
- differences in the shape of the relative abundance distribution,
- differences in sampling effort.

Raw species richness counts can be validly compared only when the sampling is exhaustive (i.e. all the species are found) and that the total species richness (S_{tot}) is known, which is unlikely, for example, when sampling invertebrate assemblages in tropical habitats.

However, even when the sampling is not exhaustive, taxon sampling curves can be compared. There are two types of taxon sampling curves: **accumulation curves** and **rarefaction curves**.

A species accumulation curve (sometimes called collectors curves) records the total number of species recorded (S) during the process of data collection or sample sorting, as additional individuals or sample units are added to the pool of all previously observed or collected individuals or samples.

Species accumulation curves are viewed as moving from left to right, as new species are added. Then, they illustrate the rate at which new species are found. Those curves can be extrapolated to provide an estimate of the total richness of the assemblage, but unless sampling has been exhaustive, these curves do not directly reveal total species richness.

A rarefaction curve can be viewed as the statistical expectation of the corresponding accumulation curve, over different re-orderings of the individuals or samples. It is produced by repeatedly re-sampling the pool of N individuals or N samples, at random, plotting the average number of species represented by 1, 2, etc. N individuals or samples.

Thus, rarefaction generates the expected number of species in a small collection of n individuals or samples drawn at random from the large pool of N individuals or samples.

Here the goal is to deduce what the species richness of the assemblage would be if the sampling effort had been reduced by a specified amount.

The purpose of rarefaction is to make direct comparisons amongst communities on the basis of number of individuals in the smallest sample. And contrary to accumulation curves, rarefaction curves move from right to left.

Rarefaction curves had to be constructed by computationally intensive resampling algorithms. Now, the curves are constructed by computing analytically the expected richness function and the 95% confidence interval.

The following formula is used for calculating the number of species expected in each sample if all samples were of a standard size (for example 1000 individuals).

$$E(S) = \sum \left\{ 1 - \left[\frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \right\}$$

$E(S)$ = expected number of species;

n = standardized sample size;

N = total number of individuals recorded;

N_i = number of individuals in the i^{th} species.

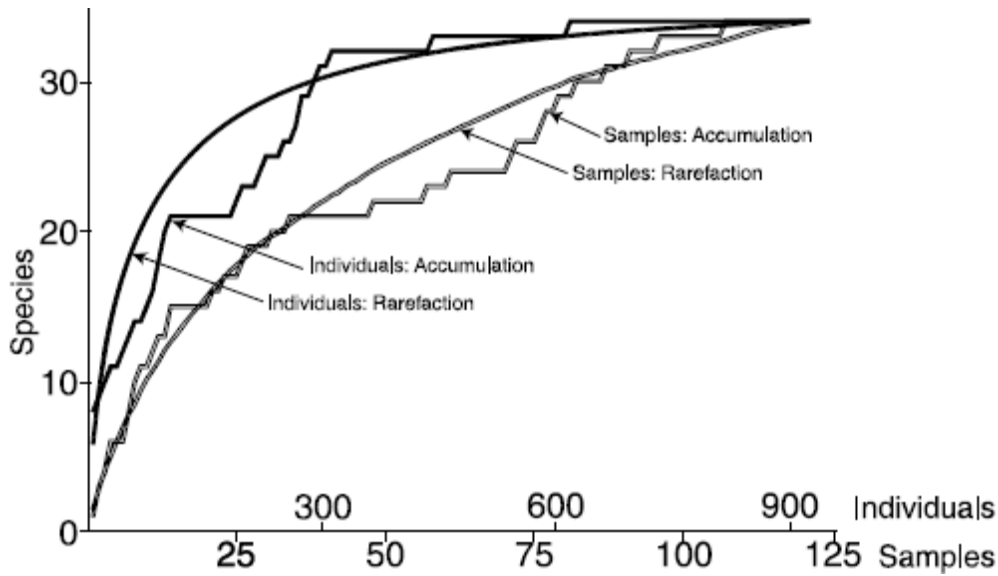


Figure 9. Courbes d'accumulation et de raréfaction, obtenues par inventaires individuels ou groupés ("samples"). Les courbes de raréfaction permettent de lisser les courbes d'accumulation. Les courbes obtenues par inventaire groupé sont en général en dessous des courbes individuelles à cause de l'agrégation spatiale

5.2.3. Species abundance models

As data sets containing information on number of species and on their relative abundances were gradually accumulated it was noticed that a characteristic pattern of species abundance was occurring.

Although species abundance data will frequently be described by one or more of a family of distributions diversity is usually examined in relation to four main models: the logarithmic series, the broken stick model, the log normal distribution, the geometric series.

5.2.3.1. Distribution log série (logarithmic series)

qui se rencontre dans une communauté où règne un partage inégal des ressources, un seul ou un nombre limité de facteurs écologiques très influent(s) occasionnant la présence de plusieurs espèces rares et moins d'espèces plus abondantes. D'après ce modèle, le nombre d'espèces attendues dans cette communauté dépend des expressions : ax , $2^{-1}ax^2$, $3^{-1}ax^3$, ..., $n^{-1}ax^n$

où ax est le nombre d'espèces ayant un individu, $2^{-1}ax^2$ le nombre d'espèces ayant deux individus, $3^{-1}ax^3$ le nombre d'espèces ayant trois individus etc. Et les variables a et x sont

déterminées par itération à partir des expressions $\frac{S}{N} = [(1-x)/x] \times [-\ln(1-x)]$ et $\alpha = \frac{N(1-x)}{x}$

où S et N désignent respectivement le nombre totale d'espèces et d'individus présents.

5.2.3.2. Distribution bâton brisé (broken stick model)

Elle caractérise une communauté où les espèces partagent aléatoirement et sans interférence les ressources disponibles. Selon ce modèle, le nombre d'espèces attendues est donné par la relation : $S(n) = [S(S-1)/N](1-n/N)^{s-2}$

où n est le nombre d'individus de l'espèce la plus abondante dans une classe donnée et S et N représentent respectivement le nombre totale d'espèces et d'individus présents.

5.2.3.3. Distribution log normale (log normal distribution)

Elle est généralement observée dans des communautés où un grand nombre de facteurs écologiques favorise un partage équilibré des ressources disponibles.

Selon ce modèle, le nombre d'espèces attendues est donné par l'expression $S(R) = S_0 e^{(-a^2 R^2)}$

où $S(R)$ représente le nombre d'espèces escomptées dans le $R^{\text{ème}}$ octave (les octaves étant des classes d'abondance variant en série géométrique de 2), a est une mesure inverse de la largeur de la distribution tandis que S_0 est l'estimation du nombre d'espèces dans l'octave modale. Ces deux derniers paramètres sont issus des relations :

$$a = \sqrt{\frac{\ln[S(0)/S(R_{\max})]}{R_{\max}^2}} \quad \text{et} \quad S_0 = e^{(\ln S(R) + a^2 R^2)}$$

où $S(0)$, $S_{(R_{\max})}$ représentent respectivement le nombre d'espèces observées dans l'octave modale et dans celle qui lui est plus éloignée.

Visualize a situation in which the dominant species pre-empts proportion k of some limiting resource, with the second most dominant species pre-empting the same proportion k of the remainder, the third species taking k of what is left and so on until all species (S) have been accommodated. If this assumption is fulfilled and if the abundances of species (measured for example by biomass or number of individuals) are proportional to the amount of the resource that they utilize, the resulting pattern of species abundances will follow the geometric series (or niche pre-emption hypothesis).

Field data have shown that the geometric series pattern of species abundance is found primarily in species-poor (and often harsh) environments or in the very early stages of a succession (Whittaker, 1965, 1970, 1972). As succession proceeds, or as conditions ameliorate, species abundance patterns grade into those of the log series.

N.B. Other distributions: Zipf-Mandelbrot, dynamics model of Hughes, truncated negative binomial distribution, etc.

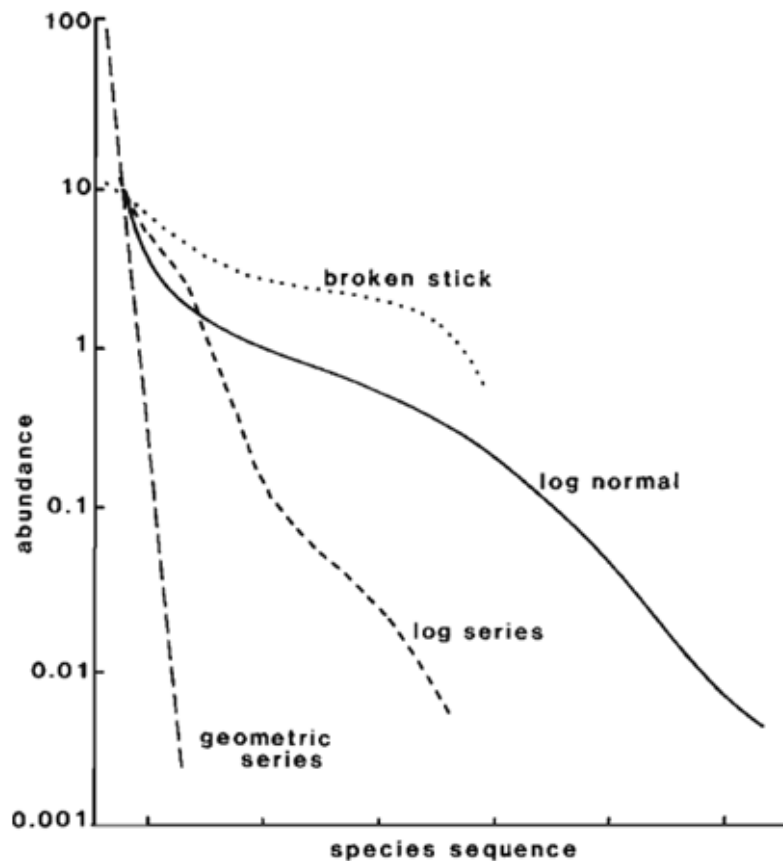


Figure 10. Plotting species abundance data

5.3. Estimating species richness

There are three approaches to estimating species richness from samples:

- 1) The first of these depends on the extrapolation of species accumulation or species-area curves
- 2) Alternatively, it is possible to use the shape of the species abundance distribution to deduce total species richness.
- 3) The final, and potentially most powerful, approach is to use a nonparametric estimator

5.3.1. Parametric estimators

- **Fisher- α index**

It is a tool to measure the diversity within a population. It assumes that species abundance follows a log-series distribution. It is a sample-size-independent measure of diversity.

It is calculated by the formula:

$$S = \alpha * \ln (1 + N / \alpha)$$

Where:

S = the observed number of species,

N = the number of individuals and α Fisher's alpha.

- **Species abundance distribution models**

The shape of a species abundance distribution can be satisfactorily described, it is theoretically possible to estimate overall species richness, or at the very least, the increase in S expected for an additional sampling of N. This approach is intuitively appealing. After all, once the parameters of a distribution have been established the rest ought to be straightforward. Unfortunately, problems in fitting distributions, and issues such as the veil line, seriously hamper the endeavor.

5.3.2. Non-parametric estimators

These are termed non-parametric methods because they are not based on the parameter of a species abundance model that has previously been fitted to the data (see above), though, of course, as in virtually every other branch of diversity measurement, their performance depends on the underlying distribution.

- **Chao**

It is simple estimator of the absolute number of species in an assemblage. It is based on the number of rare species in a sample. Chao's estimators provide minimum estimates of richness and that they assume homogeneity amongst samples. For this reason, it is inappropriate to attempt to estimate richness across sites where there are large compositional differences, for example along ecological gradients or mosaics.

$$S_{Chao1} = S_{obs} + \frac{F_1^2}{2F_2} \text{ (abundance data).}$$

Where:

S_{obs} = the number of species in the sample;

F_1 = the number of observed species represented by a single individual (singletons); and

F_2 = the number of observed species represented by two individuals (doubletons).

$$S_{Chao2} = S_{obs} + \frac{Q_1^2}{2Q_2} \text{ (Presence/absence data = incidence data = occurrence data).}$$

Where:

Q_1 = the number of species that occur in one sample only (unique species); and

Q_2 = the number of species that occur in two samples.

- **Coverage estimators**

* Abundance-based coverage estimate (ACE)

$$S_{ACE} = S_{abund} + \frac{S_{rare}}{C_{ACE}} + \frac{F_1}{C_{ACE}} \gamma_{ACE}^2$$

$$\text{with } \gamma_{ACE}^2 = \max \left\{ \frac{S_{rare}}{C_{ACE}} \frac{\sum_{j=1}^{10} i(i-1)F_i}{(N_{rare})(N_{rare}-1)} - 1, 0 \right\}$$

where :

S_{rare} = the number of rare species (< or = à 10 individuals);

S_{abund} = the number of abundant species (>10 individuals);

N_{rare} = the total number of individuals in rare species;

F_i = the number of species with i individuals

(F_1 = the number of singletons); $C_{ACE} = 1 - F_1/N_{rare}$

* The incidence-based coverage estimate (ICE)

$$S_{ICE} = S_{freq} + \frac{S_{infr}}{C_{ICE}} + \frac{Q_1}{C_{ICE}} \gamma_{ICE}^2 \text{ with } \gamma_{ICE}^2 = \max \left\{ \frac{S_{infr}}{C_{ICE}} \frac{m_{infr}}{(m_{infr}-1)} \frac{\sum_{j=1}^{10} i(i-1)F_i}{(N_{infr})^2} - 1, 0 \right\}$$

S_{infr} = the number of infrequent species (found in ≤ 10 samples);

S_{freq} = the number of common species (found in > 10 samples);

m_{infr} = the number of samples with at least one infrequent species;

N_{infr} = the total number of occurrences of infrequent species;

Q_j = the number of species that occur in j samples (Q_1 = the number of uniques);

$$C_{ICE} = 1 - Q_1/N_{\text{inf}}$$

and

- **Jackknife**

* Jackknife 1 employs the number of species that occur only in a single sample and Jackknife 2, like the Chao 2, takes both the number of species found in one sample only (Q_1) and in precisely two samples (Q_2) into account.

Both require incidence data.

$$S_{\text{Jack1}} = S_{\text{obs}} + Q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)$$

$$S_{\text{Jack2}} = S_{\text{obs}} + \left[\frac{Q_1(2m-3)}{m} - \frac{Q_2(m-2)^2}{m(m-1)} \right]$$

Species richness indices

A number of simple indices have been derived using some combination of S (the number of species recorded) and N (the total number of individuals summed over all species).

- **Margalef's diversity index (D_{Mg})**: $D_{Mg} = (S-1)/\ln N$
- **Menhinick's index (D_{Mn})**: $D_{Mn} = S/\sqrt{N}$

Ease of calculation is one great advantage of Margalef's and Menhinick's indices.

Indices based on the proportional abundances of species

While species abundance models provide the fullest description of diversity data they are dependent on some fairly tedious model fitting and for rapid calculation require the use of a computer. In addition, problems may arise if all the communities studied do not fit one model and it is desired to compare them by means of a diversity index.

Those indices based provide an alternative approach to the measurement of diversity. They are called heterogeneity indices because **they take both evenness and species richness into account**.

La régularité de la distribution des espèces (équitabilité en français, evenness ou equitability en anglais) est un élément important de la diversité.

Une espèce représentée abondamment ou par un seul individu n'apporte pas la même contribution à l'écosystème.

The fact that no assumptions are made about the shape of the underlying species abundance distribution leads to refer those indices as **non-parametric indices**.

These indices are based on the rationale that the diversity, or information, in a natural system can be measured in a similar way to the information contained in a code or message.

- **Shannon index of diversity.**

It is sometimes incorrectly referred to as the Shannon-Weaver index. The Shannon index assumes that individuals are randomly sampled from an infinitely large community. The index also assumes that all species are represented in the sample.

$$H = -\sum p_i \ln p_i$$

where p_i is the proportion of individuals found in the i^{th} species

The value of the Shannon diversity index is usually found to fall between 1.5 and 3.5 and only rarely surpasses 4.5

Although as a heterogeneity measure Shannon's index takes into account the evenness of the abundances of species it is possible to calculate a separate additional measure of evenness.

The maximum diversity (H_{\max}) which could possibly occur would be found in a situation where all species were equally abundant, in other words if $H' = H_{\max} = \ln S$.

The ratio of observed diversity to maximum diversity can therefore be taken as a measure of evenness (E).

$$E = H' / H_{\max} = H' / \ln S$$

E is constrained between 0 and 1.0 with 1.0 representing a situation in which all species are equally abundant.

As with H' this evenness measure assumes that all species in the community are accounted for in the sample.

Remark.

When the randomness of a sample cannot be guaranteed, as for instance during light trapping where different species of insect are differentially attracted to light, or if the community is completely censused with every individual accounted for, the **Brillouin index (HB)** is the

appropriate form of the information index. It is again rarely exceeds 4.5 and calculated using the formula:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}$$

Evenness (E) for the Brillouin diversity index is obtained from: $E = \frac{HB}{HB_{\max}}$

where $HB = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{\{[N/S]!\}^{s-r} \{([N/S]+1)!\}^r}$

with $[N/S]$ = the integer of N/S and $r = N - S[N/S]$

The second group of heterogeneity indices are referred to as dominance measures since they are weighted towards the abundances of the commonest species rather than providing a measure of species richness.

- **Simpson's index (D)**

It gave the probability of any two individuals drawn at random from an infinitely large community belonging to different species

$$D = \sum p_i^2, \text{ where } p_i = \text{the proportion of individuals in the } i^{\text{th}} \text{ species.}$$

In order to calculate the index, the form appropriate to a finite community is used:

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

where n_i = the number of individuals in the i^{th} species and N = the total number of individuals.

As D increases, diversity decreases and Simpson's index is therefore usually expressed as $1 - D$ or $1/D$.

Simpson's index is heavily weighted towards the most abundant species in the sample while being less sensitive to species richness.

- **Mcintosh**

A community could be envisaged as a point in an S dimensional hypervolume and that the Euclidean distance of the assemblage from the origin could be used as a measure of diversity.

This distance is known as U and is calculated as $U = \sqrt{\sum n_i^2}$

N.B. The McIntosh U index is not in itself a dominance index. However a measure of diversity (D) or dominance which is independent of N may also be calculated

$$D = \frac{N-U}{N-\sqrt{N}} \quad \text{with a further evenness measure obtained from the formula } D = \frac{N-U}{N-N/\sqrt{S}}$$

- **Berger-Parker index d**

It is an intuitively simple dominance measure and easy to calculate. It expresses the proportional importance of the most abundant species. Berger-Parker index is independent of S but is influenced by sample size.

$$d = N_{\max} / N$$

Where:

N = total number of individuals

N_{\max} = number of individuals in the most abundant species

Similarity indices

β diversity is essentially a measure of how different (or similar) a range of habitats or samples are in terms of the variety (and sometimes the abundances) of species found in them. One common approach to β diversity is to look at how species diversity changes along a gradient.

Another way of viewing β diversity is to compare the species compositions of different communities. The fewer species that the different communities or gradient positions share, the higher the β diversity will be.

The easiest way to measure the **β diversity** of pairs of sites is by the use of similarity coefficients. A vast range of similarity indices exist. However some of the oldest similarity coefficients are also the most useful. Particularly widely used are the Jaccard index and Sorensen index.

- **Jaccard index:** $J_j = j/(a+b-j)$
- **Sorensen index:** $C_s = 2j/(a+b)$

where j = the number of species found in both sites and a = the number of species in Site A with b the number of species in Site B. These indices are designed to equal 1 in cases of complete similarity (that is where the two sets of species are identical) and 0 if the sites are dissimilar and have no species in common. One of the great advantages of these measures is their simplicity.

However this virtue is also a disadvantage in that the coefficients take no account of the abundances of species. All species count equally in the equation irrespective of whether they are abundant or rare. This consideration has led to similarity measures based on quantitative data. Perhaps the most widely used is the version of the Sorensen index modified by Bray and Curtis.

$$\text{Sorensen} : C_N = \frac{2jN}{(aN + bN)}$$

where aN = the total number of individuals in site A, bN = the total number of individuals in site B and jN = the sum of the lower of the two abundances recorded for species found in both sites.

Since **β diversity** (called also differentiation diversity) is the variation in species composition between areas of alpha diversity there is no reason why it should be investigated only in terms of transects or environmental gradients. An alternative approach to the measurement of **β diversity** is to investigate the degree of association or similarity of sites or samples using standard ecological techniques of ordination and classification.

- **Morista-Horn index**

A range of quantitative similarity indices, except the Morisita-Horn index, are strongly influenced by species richness and sample size. A disadvantage of the Morisita+Horn index however is that it is highly sensitive to the abundance of the most abundant species.

$$C_{mH} = \frac{2\sum(an_i bn_i)}{(da + db)aN.bN}$$

Where:

aN = total number of individuals in site A

an_i = number of individuals in the i th species in A.

$$da = \frac{\sum an_i^2}{aN^2}$$

When there are a number of sites in the investigation a good representation of β diversity can be obtained through cluster analysis. Cluster analysis starts with a matrix giving the similarity between each pair of sites. The two most similar sites in this matrix are combined to form a single cluster. The analysis proceeds by successively clustering similar sites until all are combined in a single dendrogram.

ANOSIM

ANOSIM is a method that tests whether two or more groups of samples are significantly different in terms of species composition. This test was developed by Clarke (1988, 1993) as a test of the significance of the groups that have been defined a priori: to undertake this test you must first have defined the group membership of the individual samples. If the assigned groups are meaningful, samples within groups should be more similar in species composition than samples from different groups. The method uses the Bray-Curtis measure of similarity. The null hypothesis is that there are no differences between the members of the various groups.

The following statistic measures the differences between the groups:

$R = (r_B - r_W) / (n*(n - 1)/4)$, where r_B and r_W are the mean of the ranked similarity between groups and within groups respectively and n is the total number of samples.

R scales from 0 to 1.

$R = 1$ indicates that all the most similar samples are within the same groups.

$R = 0$ occurs if the high and low similarities are perfectly mixed and bear no relationship to the group.

SIMPER

This analysis breaks down the contribution of each species to the observed similarity between samples. It allows identifying the species that contribute the most in creating the observed pattern of similarity. The method uses the Bray-Curtis measure of similarity, comparing in turn each sample in Group 1 with each sample in Group 2. The Bray-Curtis method operates

at the species level and therefore the mean similarity between Groups 1 and 2 can be obtained for each species.

Ordination techniques

Ordination techniques can be used to investigate the overall similarity of sites and to pick out major groupings. These methods do not give any direct measure of β diversity per se but may be used to infer the number of different communities present. It is also often possible to identify the characteristic species in each community. Two useful techniques are principal components analysis and indicator species analysis.

Conclusion

The major applications of diversity measurement are in nature conservation and environmental monitoring.

In both cases diversity is held to be synonymous with ecological quality. Diversity measures are used extensively to gauge the adverse effects of pollution and environmental disturbance.

Although there is considerable disagreement about which index or model is the most sensitive indicator of damage the general picture that emerges is that polluted or stressed environments experience a shift from a log normal pattern of species abundance, an increase in dominance and a decrease in species richness. Conservationists, who rate diversity most highly amongst their criteria for site assessment, concentrate almost exclusively on measures of species richness. There is however evidence that conservation strategies may be improved if information on species abundance patterns is taken into account. In all studies it is important to be clear whether an increase in diversity is the same as an increase in ecological quality.

EXERCICES

The table below shows the bird species censused in two woodlands in Killarney, Ireland. Calculate the Shannon index, the Simson index and the evenness for the two sites.

<i>Species</i>	<i>Number of individuals</i>
<i>Popamyia flava</i>	235
<i>Hydropsyche orris</i>	218
<i>Cheumatopsyche analis</i>	192
<i>Ocestis inconspicua</i>	87
<i>Hydropsyche betteni</i>	20
<i>Athripsodes transversus</i>	11
<i>Leptocella candida</i>	11
<i>Leptocella exquisita</i>	8
<i>Cheumatopsyche campyla</i>	7
<i>Polycentropus cinereus</i>	4
<i>Ocestus cinereus</i>	3
<i>Nyctiophylax vestitus</i>	2
<i>Cheumatopsyche aphanata</i>	2
<i>Neureclepsis crepuscularis</i>	1
<i>Triaenodes aba</i>	1

	Site 1	Site 2
Chaffinch	35	9
Robin	26	20
Blue tit	25	10
Goldcrest	21	21
Wren	16	5
Coal tit	11	14
Spotted flycatcher	6	0
Tree creeper	5	3
Siskin	3	2
Blackbird	3	6
Great tit	3	9
Long-tailed tit	3	2
Woodpigeon	3	0
Hooded crow	2	0
Woodcock	2	0
Song thrush	2	6
Redstart	1	0
Mistle thrush	1	0
Duncock	1	0
Sparrow hawk	1	1
Long-eared owl	0	1
Jay	0	1
Chiff chaff	0	0