

LES BIODIVERSITES STATIONNELLES ET REGIONALES : RETOUR SUR LES CONCEPTS ET LES MESURES



par
Philippe Daget

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

CIRAD



000063545

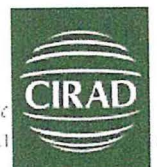
Octobre 2004.

BA
RP2190

a, base de la plante
g et h, lemme et p



1.) Ohwi (1153 IEMVT, H. Gillet - 55775 IEMVT, B. Peyre De Fabre
x e, inflorescence (x 0,63); d, épillet (x 7,56); e et f, glumes inférieures



ire:

Colloque de l'AFCEV-BRG
sur la biodiversité végétale
Troyes - Novembre 2003

Les biodiversités stationnelles et régionales : retour sur les concepts et les mesures

Philippe DAGET
Ingénieur agronome - Docteur ès Sciences
Conservateur des herbiers du Cirad
Cirad-Emvt (Econap-Grefo) - TA 30/E - 34398 MONTPELLIER cedex 5
tel : 04 67 61 58 00 - mèl : philippe.daget@cirad.fr

Résumé : Malgré un usage de plus en plus fréquent, le concept fondamental de biodiversité est rarement explicité ; un rappel des notions de base permet de présenter successivement et d'éclairer par des exemples les divers types de diversité depuis la diversité alpha au niveau intra-stationnel jusqu'à la diversité gamma entre régions ou groupements avec les divers ordres présentés par chacune d'elles ainsi que les mesures adaptées à leur caractérisation.

Mots-clefs : Biodiversité, pâturages, méthodologie

Summary : In spite of an increasingly frequent use, the fundamental concept of biodiversity is seldom clarified ; a recall of the basic concepts makes it possible to present successively & to clarify, with examples, the various types of diversity since diversity alpha on the level intra-stationnel until diversity gamma between areas or groupings with the various orders presented by each one of them as well as the measurements adapted to their characterization.

Key-words : Biodiversity, grasslands, methodology

1 Introduction

Depuis une dizaine d'années, le terme de "Biodiversité" fait florès et jusque dans la grande presse. Il est devenu tellement porteur que tout chercheur en biologie qui présente un programme sur d'autres thèmes que le cancer ou le sida doit se placer sous ce paradigme pour avoir une chance d'être entendu.

Nous reprendrons ici en premier lieu une définition scientifique du concept ; nous verrons ensuite comment en mesurer l'intensité puis diverses modalités d'application à l'étude du tapis végétal. Ces commentaires seront éclairés par des applications concrètes.

2 Le concept

La plupart des travaux scientifiques (je ne parle pas des autres...) qui portent sur la diversité le font sans qu'une définition précise en soit donnée. Il en résulte que beaucoup confondent le concept avec telle ou telle de ses applications. On a même pu parler de "concept flou", voire même de "non-concept" (HURLBERT, 1971; AUBERTIN, 2000). Une définition simple (DAGET & GASTON, 2000; POILECOT & DAGET, 2002) s'exprimera ainsi :

La diversité mesure l'hétérogénéité globale d'un ensemble dénombrable dont les éléments peuvent être regroupés en catégories, donc d'un ensemble partitionnable.

Lorsque les éléments sont des entités biologiques (espèces, familles, types biologiques, gènes...) on parle de "biodiversité", terme attribué à O. WILSON qui se défend d'en être l'auteur ; son créateur est un journaliste qui le lui a imposé (POSTEL-VINAY, 2000).

3 Mises en oeuvre du concept

3.1 Les types de diversité

Selon la manière dont le concept est appliqué concrètement, quatre types de diversité sont classiquement distingués (WHITTAKER, 1972; WHITTAKER, 1977; BLONDEL, 1995; BARBAULT, 1997) :

■ Diversités internes

- Un relevé, une station, un élément de paysage... : "diversité- α "
- Un groupe de relevés, un degré-carré, une association, une province, un paysage : "diversité- γ "

■ Diversités externes

- Comparaison de relevés, de stations, des éléments d'un paysage... : "diversité- β "
- Comparaison de groupes de relevés, de degrés-carrés, d'associations, de provinces, un paysages : "diversité- δ "

On écrit parfois (GODRON & KADIK, 2003) que la diversité- β est donnée "indirectement" par :

$$Diversité-\beta = \frac{Diversité-\gamma}{Diversité-\alpha}$$

3.2 Mesures de la diversité

De nombreux procédés ont été utilisés pour quantifier l'importance de la diversité (WHITTAKER, 1972; ZAHL, 1977) et il est possible de coordonner les plus pertinentes de la manière suivante pour les diversités internes :

3.2.1 Nombre d'espèces

C'est l'approche la plus ancienne utilisée bien avant que n'émerge le concept de diversité (HUMBOLDT, 1807; PEET, 1974). Notons (DAGET, 1975) que si $p(i)$ est la probabilité d'occurrence d'une espèce dans une unité d'échantillonnage, le nombre moyen d'espèces par unité d'échantillonnage est :

$$D_1 = \sum p(i)$$

3.2.2 Dominance

L'espèce dominante ayant un effet d'uniformisation sur la tapis végétal, son degré de dominance est parfois pris comme caractéristique de la biodiversité de l'unité étudiée :

$$D_2 = p(i)_{\max}$$

3.2.3 Espèces rares

C'est surtout sur ces espèces que se focalisent les médias ; on utilisera la mesure :

$$D_3 = p(i)_{\min}$$

3.2.4 Espèces moyennes

L'espèce dominante n'est qu'uniformisante mais pas diversifiante ; l'espèce la plus rare, difficile à trouver et dont la présence dans un relevé est aléatoire n'est pas non plus diversifiante ; seules les espèces moyennes le sont et c'est ce que traduit la diversité informatique (MARGALEF, 1957; MARGALEF, 1968; DAGET, 1976) :

$$D_4 = - \sum p(i) \text{Log } p(i)$$

Ce jeu d'influence se traduit sur la figure 1. Pour des collections finies, il est parfois jugé préférable (GODRON & KADIK, 2003) d'utiliser la formule "exacte" de Brillouin (PIELOU, 1969) :

$$D'_4 = \frac{1}{N} \text{Log} \frac{N!}{N_1!N_2!\dots N_s!}$$

3.2.5 Espèces principales

L'accent est mis sur les espèces principales (SIMPSON, 1949) avec la diversité probabiliste par la relation :

$$D_5 = \sum p(i)^2$$

ce qui est souligné par la figure 2. C'est la raison pour laquelle certains considèrent que cet indice caractérise la dominance plus que la diversité (GODRON & KADIK, 2003). Une formulation un peu différente est parfois utilisée (PIELOU, 1969) :

$$D'_5 = 1 - D_5$$

elle met l'accent sur les espèces rares et minimise les plus fréquentes.

3.2.6 Synthèse de ces mesures

L'écologue britannique Hill a réuni ces relations dans une expression globale (HILL, 1973; DAGET, 1980) en montrant que le nombre de diversité d'ordre a \mathcal{N}_a est :

$$N_a = \sum p(i)^{\frac{1}{1-a}}$$

Hill (op. cit.) montre que $\mathcal{N}_\infty = 1/D_3$, inverse de la probabilité de présence minimale, que $\mathcal{N}_0 = D_1$, nombre d'entités observées, que $\mathcal{N}_2 = 1/D_5$, inverse de la diversité de Simpson, que $\mathcal{N}_{+\infty} = 1/D_2$, inverse de la probabilité de présence maximale et, enfin, que \mathcal{N}_1 tend vers $\exp(D_3)$, exponentielle de la diversité informatique lorsque a tend vers 1.

4 Biodiversité de la flore

4.1 Les espèces

4.1.1 Diversité- α

La flore d'un site est l'énumération simple des taxons qui y végètent. On a donc une liste brute. Cette forme de la biodiversité s'appelle la richesse floristique (LONG, 1974-75; DAGET, 2002). C'est la seule que connaissent les médias, les écologistes et autres politiques. Quelque soit le biotope concerné, tempéré, alpin, tropical, on dit que la station possède une flore :

- “raréfiée”, lorsqu'il y a moins de 5 espèces dans la station
- “très pauvre”, lorsqu'il y a de 6 à 10 espèces
- “pauvre”, lorsqu'il y a de 11 à 20 espèces
- “moyenne”, lorsqu'il y a de 21 à 30 espèces
- “assez riche”, lorsqu'il y a de 31 à 40 espèces
- “riche”, lorsqu'il y a de 41 à 50 espèces
- “très riche”, lorsqu'il y a de 51 à 75 espèces
- “exceptionnellement riche”, lorsqu'il y a plus de 75 espèces

Mais chacun de ces taxons peut être rattaché à une famille. Alors $p(i)$ est la probabilité pour qu'un taxon appartienne à la famille i ; en d'autres termes, c'est le rapport du nombre de taxons relevant de la famille i au nombre total de taxons du site. Partant du principe qu'une flore composée d'espèces appartenant à quelques familles, voire à une seule, est moins diversifiée que celles dont les taxons appartiennent à de nombreuses familles. Ceci sans tenir compte de leur dominance ou de leurs dimensions puisqu'il s'agit de l'analyse d'une simple liste de noms.

Un exemple illustrera ce propos. Il s'agit de six listes floristiques caractéristiques de six steppes sahéniennes (tableau I). Les nombre de diversité correspondants (tableau II) sont très différents bien que la richesse floristique (nombre de diversité d'ordre nul) soit partout le même. Les résultats de la 3^o colonne surprennent souvent mais le tableau III montre comment ils sont obtenus.

4.1.2 Diversité- β

Lorsque les listes d'une région, d'un degré-carré en Afrique, sont réunies en une liste d'ensemble, il s'agit de diversité- β . Ainsi, ceux qui disent que l'exploitation systématique d'une espèce particulière dans les forêts du Gabon entraîne une perte de biodiversité, traitent une question de richesse floristique, c'est-à-dire de biodiversité- β d'ordre zéro. Dans les flores anciennes, les symboles qui indiquaient l'abondance de chaque espèce dans la dition relevaient de la diversité- β avant la lettre ; le tableau IV en donne trois exemples à des échelles différentes.

4.1.3 Diversité- γ

Au niveau inter-stationnel de la comparaison de flores, une mesure simple de la diversité- γ sera obtenue par le coefficient de communauté de Jaccard (JACCARD, 1902; GOUNOT, 1969; WHITTAKER, 1972) bien connu des phytosociologues (PAVILLARD, 1935; GUINOCHE, 1973; MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG, 1974). Il donne dans le cas des relevés du Sahel le tableau V qui peut être traduit en distances par le complément à 1 de ce coefficient, expression qui n'est autre que la forme relative de la distance de Mahalanobis (MALAHANOBIS, 1936). Mais bien entendu d'autres coefficients de communauté peuvent être utilisés par exemple celui de Sorensen (GOUNOT, 1969)

4.1.4 Diversité- δ

La comparaison détaillée des flores de deux régions, ou de deux degrés-carrés, est un problème de diversité- δ . Par exemple lorsqu'on compare les flores du Cantal et de la Margeride.

4.2 Les groupes d'espèces

4.2.1 Diversités- α

Les catégories utilisées pour le classement peuvent être des "catégories fourragères", et cela donne le "spectre fourrager", ou des types morphologiques, ou encore des "types biologiques" et cela donne le "spectre biologique" dit de Raunkiaer (1907, in (RAUNKIAER, 1934; MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG, 1974). Ces techniques sont bien connues et il est inutile d'y revenir, sauf à souligner qu'elles relèvent de la diversité- α . Appliquer à ces spectres les mesures de diversité est sans intérêt.

4.2.2 Diversité- β

L'établissement du spectre d'une association, ou d'un paysage, est souvent fait à partir de la liste synthétique de tous les relevés unitaires. C'est une erreur méthodologique parce que le spectre obtenu n'est plus caractéristique de quoi que ce soit ; seul le spectre moyen est représentatif et il relève de la diversité- β (tableau VI).

4.2.3 Diversité- γ

En ce qui concerne le niveau de la diversité- γ , il s'agit de comparer les spectres de deux stations, par exemple pour mettre en évidence une évolution. Cela peut être fait par l'application

d'un test statistique simple (SNEDECOR & COCHRAN, 1968; ARBELIN & DAGET, s.p.) : si les deux spectres i et j ont n classes, la statistique

$$X = \sum_n \frac{(X_i - X_j)^2}{\frac{X_i - X_j}{2}}$$

qu'on peut écrire :

$$X = 2 \sum_n \frac{D^2}{S}$$

suit une loi de χ^2 à n-1 degré de liberté. Le tableau VII donne les spectres fourragers de deux pâturages du plateau de Salers (Monts du Cantal, France). Le calcul donne $X = 4,5$ or χ^2 ($\alpha = 4$) = 9,49 donc les deux spectres sont significativement différents. D'autres préfèrent utiliser un test exact de Fischer, plus délicat à mettre en oeuvre mais plus sensible. L'inconvénient de ce type de test est son manque de rapport avec ce qui suit.

4.2.4 Diversité- δ

Comparer les spectres pastoraux ou de Raunkiaer régionaux ou caractérisant un groupement végétal est une opération de diversité- δ facile à faire au moyen d'une analyse discriminante. Celle-ci compare les profils moyens en tenant compte de la dispersion des profils unitaires autour de chacun d'eux, évalue le degré de signification des différences observées et mesure les écarts entre chacun d'eux.. Ainsi, les profils des cinq types de savane distingués dans la région de Bamako (Mali) (ARBELIN, 1986) ont été comparés par une analyse discriminante. Ce sont :

- 1 - des savanes primaires arbustives
- 2 - des savanes primaires à *Ctenium newtonii*
- 3 - des savanes primaires à *Cordylia pinnata*
- 4 - des savanes secondaires à *Diospyros mespiliformis*
- 5 - des savanes secondaires à *Swartzia madagascarensis*

Le tableau VIII montre les distances séparant les profils moyens et met en évidence que les profils des groupes 2 et 5 ne peuvent être différenciés tandis que la distance entre les groupe 3 et 4 est juste significative ; toutes les autres distances sont hautement significatives. Les groupes 3 et 4 ont tous deux une forte teneur en espèces herbacées, surtout hémicryptophytes ; mais une plus grande proportion de phanérophytes divers distingue le groupe 3 du 4. Bien qu'entièrement constitué de savanes, ce paysage du nord-ouest de Bamako reste bien diversifié.

5 Biodiversité de la végétation

Il faut d'abord rappeler que "la flore et la végétation sont deux choses différentes qu'il ne faut pas confondre" selon les termes utilisés par Pavillard en 1935 alors qu'il rappelait une distinction remontant à 1849 avec Thrumann ! (PAVILLARD, 1935). Hélas, la confusion est encore fréquente (surtout chez les écologistes). Dans une étude sur la végétation; la place de chaque taxon dans le tapis végétal est soigneusement quantifiée. Pour les études de biodiversité, cette quantification doit être tout particulièrement soignée (et les abondance-dominances trouvent

ici leur limite, même traduites en recouvrement, elles restent imprécises). Il convient d'avoir des recouvrements obtenus par des point-quadrats ou des ligne-intercepts (DAGET & POISSONET, 1991).

5.1 Biodiversité à partir des espèces

5.1.1 Diversités- α

Les diverses formules présentées plus haut sont appliquées en prenant pour $p(i)$ les fréquences centésimales, c'est-à-dire le quotient rapporté à 100 du nombre de quadrats où le taxon a été vu au nombre total de quadrats analysés (DAGET, 1978; DAGET & POISSONET, 1991) :

$$p(i) = \frac{FC_i}{100}$$

On note que $N(-\infty)$ est égal à l'inverse de $p(i)_{\min}$ donc de la fréquence centésimale la plus faible alors que $N(+\infty)$ est l'inverse de la plus élevée. Enfin $N(0)$ est le nombre moyen d'espèce par quadrat (DAGET, 1975). Le tableau IX donne la liste pondérée des taxons d'un pâturage du plateau de Salers dans le Cantal (Massif-Central de la France). Il montre que :

$$\sum_n FC_i = 2,06$$

L'examen du bordereau de terrain donne les résultats du tableau X ; il y a donc 206 observations pour 100 quadrats, donc en moyenne 2,06 taxons par unité d'échantillonnage.

5.1.2 Diversité- γ

La comparaison de la végétation de deux stations, qui est une analyse de diversité- γ , est facilement faite à partir de coefficient de similitude de Kulczinski (WHITTAKER, 1972; DAGET & POISSONET, 1991). Sachant que la contribution d'une espèce à la constitution du tapis végétal est mesurée par le rapport de sa fréquence centésimale à la somme de toutes les fréquences enregistrées :

$$CS(i) = \frac{FS(i) \times 100}{\sum_n FS(i)}$$

Ce qui donne pour *Agrostis tenuis* dans le tableau précédent : $CS(1) = 33$

Le coefficient K de Kulczinski s'exprime comme la somme des contributions spécifiques minimales des espèces communes. Le tableau XI montre le détail des opérations, les valeurs entrant dans le calcul de K sont en caractères gras ; il vient :

$$K = 33 + 26 + 12.5 + \dots + 0.5 = 79$$

la mesure de la biodiversité entre ces deux stations sera le complément à 100 de K, soit 21 ; elle est assez faible et, malgré une assez grande diversité des flores ($\Delta = 66$), le tapis végétal de ces deux pâturages est peu diversifié.

5.1.3 Diversité- β

Dans le calcul des biodiversités régionales, les espèces sont pondérées par le nombre de relevés du territoire retenu dans lesquels elles ont été trouvées. Le reste des calculs est identique à ce qui a été fait au niveau stationnel. La base de données botaniques sur l'Afrique tropicale septentrionale FLOTROP, possède un module qui exécute ce type de calcul soit par degré carré soit pour un ensemble de relevés défini "en extension" (c'est-à-dire par la liste des numéros d'ordre de ces relevés) (DAGET, 1995).

5.1.4 Diversité- δ

Comme il a été possible de calculer un coefficient de Kulczinski entre deux stations, il est possible de le faire deux à deux pour tout un groupe de stations. Cela donne une matrice de coefficients, ou de distances si on prend le complément à un, matrice qui peut être traitée comme tout autre matrice pour mettre en évidence des groupes (GUINOCHE, 1973; DAGET, 1976). On peut aussi ne pas prendre les contributions elles-mêmes, mais leur rang dans un classement décroissant et utiliser un coefficient de corrélation de rang (il y en a plusieurs) (DAGET & DURAND, 1968) ce qui donne une matrice de coefficients qui est traitée selon les méthodes habituelles.

5.2 Biodiversité à partir des groupes d'espèces

Comme il a été possible d'établir des spectres, biologiques ou de Raunkiaer, pastoraux, ou autres, à partir de la liste des espèces, il est possible d'en obtenir en pondérant les groupes par la somme des recouvrements des espèces qui le constituent. On obtient ainsi ce qui a été appelé des groupes "réels" (CARLES, 1949; EMBERGER, 1967; MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG, 1974). Ces groupes peuvent être comparés et analysés comme les groupes floristiques.

6 Critiques des mesures de diversité

6.1 Fidélité des mesure de diversité

Pour que les mesures de diversité soient opérationnelles, il faut qu'elles soient "fidèles", c'est-à-dire qu'elles donnent les mêmes indications si la mesure est renouvelée. Et c'est une des difficultés présentées par ce type de caractérisation de la végétation.

Un exemple illustrera les problèmes rencontrés. Le Pr Pierre Hiernaux a analysé le recouvrement des espèces dans douze placeaux situés dans une station pâturée dans le Gourma au Mali. A partir de ses mesures le calcul des nombres de diversité a donné les résultats rassemblés dans la figure 3 et résumés sur le tableau XII. Ils montrent la grande variabilité des mesures de la diversité au sein d'une station "homogène". Le Dr J. Poissonet et moi-même avons fait les mêmes constatations à partir d'observations faites dans quarante-deux placeaux d'un pâturage du Cantal (France) (DAGET, 1980).

6.2 Précision des mesures de diversité

La seconde qualité d'une mesure est d'être précise, c'est-à-dire qu'une différence même

faible dans les observations de terrain doit se traduire sur les résultats des calculs. Tout le problème est dans le mode opératoire de recueil des données, car les calculs postérieurs qui sont faits sur elles ne sont que des opérations algébriques. Ainsi, le nombre d'unités d'observation utilisées pour évaluer les recouvrements a une grande influence d'abord sur les données elles-mêmes (DAGET, 1975) puis sur les résultats obtenus dans les calculs de diversité (McNAUGHTON, 1983) (figure 6). C'est une des raisons pour les quelles le Dr Poissonet et moi-même avons toujours recommandé de faire systématiquement les mesures avec 100 points (DAGET & POISSONET, 1991).

Le problème se pose de manière comparable au niveau de la diversité- γ , même d'ordre nul ; il a en effet été montré, dans une étude comparative de 30 degré-carrés au Tchad, que si les diversités dépendaient des conditions mésologiques, elles dépendaient surtout du nombre de relevés effectués dans chaque degré-carré (DAGET & GASTON, 2000) - On retrouve là le problème de la courbe aire-espèce ! (figure 5).

6.3 Stabilité des mesures de diversité

6.3.1 Diversités internes

Le calcul d'un tel indice s'appuie essentiellement sur les contributions des espèces à la constitution du tapis végétal CS(i). Comme on vient de le dire, pour être cohérent il faut un mode d'échantillonnage standardisé et stable. Mais ce n'est pas tout. En effet, les recouvrements des espèces sont étroitement liés aux caractéristiques climatiques de l'année en cours et tout particulièrement aux précipitations mensuelles. Cela a été démontré dans les prairies sous climat océanique du Pays de Galles (CASHEN, 1947) et nous avons retrouvé une relation fonctionnelle tout à fait analogue pour les pâturages sahéliens du Ferlo au Sénégal (DAGET, POISSONET *et al.*, 1991). Il est clair que lorsque les recouvrements fluctuent, les indices fondés dessus en font autant ! Et ils le font au cours de l'année comme d'une année à l'autre. Il faut pouvoir disposer de séries d'observations sur de nombreuses années pour essayer de traduire des tendances liées à une "évolution" climatique.

6.3.2 Diversités externes

Un des problèmes les plus souvent posés au niveau des diversité externes est de savoir si des espèces rares ont disparu du fait de l'action de l'homme ou du climat. Si ce n'était pas enfoncer des portes ouvertes, on peut dire que la caractéristique essentielle d'une espèce rare c'est justement d'être rare ! Donc d'avoir une probabilité d'occurrence dans un relevé pris au hasard très faible. Lorsqu'une espèce n'a qu'une chance sur mille d'apparaître dans un relevé, il y aura un grand nombre de relevés où elle ne sera pas. Ce qui ne veut pas dire qu'elle n'existe pas, mais qu'elle n'a pas été trouvée. Il faut en effet 10 relevés pour avoir une chance sur cent que cette espèce soit dans l'un d'eux et 100 pour avoir une chance sur 10. Bien entendu, à conditions climatiques identiques, ce qui est essentiel pour les thérophytes, et spécialement pour les éremophytes (plantes des déserts).

Lorsqu'il s'agit d'une microendémique, l'observateur sait où il doit la chercher, mais elle peut n'avoir pas germé l'année d'observation, ou avoir disparu de cet emplacement et se trouver un peu plus loin, là où on ne la cherche pas (SEZNEC, 2002).

Le problème se complique en régions tropicales ! Parce que les inventaires comportent

souvent peu de relevés, à des emplacements qui dépendent de la formulation des projets et non des contraintes phyto-géographiques. En sorte qu'il y a en général peu de relevés par degré carré, que les campagnes successives ne se recouvrent pas ; de plus les variations climatiques sont considérables. Bref les conditions sont aussi défavorables que possible pour suivre la disparition éventuelle d'espèces rares. En revanche, il est possible de suivre la décroissance d'une espèce jadis abondante dans une région et qui se raréfie avec le temps ; c'est le problème des "suivis" de végétation qui sort du cadre de cette note..

7 Conclusions

Tout ce qui précède montre que bien des approches de la biodiversité sont possibles ; chacune d'elles met en valeur un des aspects du problème complexe de la caractérisation de la structure du tapis végétal, un au détriment des autres. Il convient donc d'avoir bien présent à l'esprit les conditions d'application de chacune d'elles, ses qualités, ses limites, pour ne pas faire dire à l'une ce qu'elle ne peut dire, mais qu'aurait pu dire une autre !

Bibliographie

- ARBELIN, J. P., 1986. *Recherches phytosociologiques et phytogéographiques au Mali central*. doctorat, Aix-Marseille, Saint-Jérôme, pp. 544.
- ARBELIN, J. P. & P. DAGET, s.p. Etablir et comparer les spectres biologiques de plusieurs groupements végétaux. *Revue Élev. Méd. vét. Pays trop.* : sous presse
- AUBERTIN, C., 2000. *L'ascension fulgurante d'un concept flou*. La Recherche : 84-87.
- BARBAULT, R., 1997. *Biodiversité.*, Hachette. Paris, pp. 160.
- BLONDEL, J., 1995. *Biogéographie - Approche écologique et évolutive.*, Masson. Paris, pp. 298.
- CARLES, J., 1949. Le spectre biologique réel. *Bulletin de la Société botanique de France* **95** : 340-343.
- CASHEN, R., 1947. The influence of rainfall on the yield & botanical composition of permanent grass at Rothamsted. *Journal of agricultural sciences* **37** : 1-9.
- DAGET, J., 1976. *Les modèles mathématiques en écologie.*, Masson. Paris, pp. 172.
- DAGET, J. & J. DURAND, 1968. Etude du peuplement de poissons d'un milieu tropical poikilohalin : la baie de Cocody en Côte d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM - Hydrobiologie* **2**, (2) : 91-111
- DAGET, P., 1975. *Le nombre d'espèces par unité d'échantillonnage et son modèle*. La terre et la vie : 614-617.
- DAGET, P., 1978. *Ecologie générale & prairie permanente - De la réflexion fondamentale à l'application*. Thèse d'Etat en sciences, Montpellier, Université des sciences et techniques du Languedoc, pp. 212.
- DAGET, P., 1980. *Le nombre de diversité de Hill - un concept unificateur dans la théorie de la diversité écologique*. Acta Oecol. Oecol. Gen., **1** : 51-70.
- DAGET, P., 1995. "FLOTROP" : une base de données agropastorales sur l'Afrique tropicale au Cirad-Emvt. *Revue Élev. Méd. Vét. Pays trop.*, **3** : 281-282.
- DAGET, P., 1997. *Biodiversité II - Variation régionale*. Flotrop Info : 1-2.
- DAGET, P., 2002. *Richesse floristique*. Flotrop Info : 1-2.
- DAGET, P. & A. GASTON, 2000. Base FLOTROP et caractérisation de la biodiversité des pâturages sahéliens. *XVI^o Congrès AETFAT du 28 août-2 septembre 2000*. Meise : 327-336.
- DAGET, P. & J. POISSONET, 1991. *Prairies permanentes et pâturages- Méthodes d'étude.*,

Institut de Botanique. Montpellier, pp. 331.

DAGET, P., J. POISSONET, et al., 1991. Climats et végétation dans une savane pâturée au Sénégal. *IV^e Congrès International des terres à pâturage*, Montpellier, AFP : 104-106.

DAGET, P. & I. TOURE, 1999. A biogeographical data-base on pastoral vegetation for tropical Africa. *People & Rangelands building the future, Proceedings VIth International rangeland Congress.*, Townville, Australie : 793-794.

EMBERGER, L., 1967. Réflexions sur le spectre biologique de Raunkiaer. *Mémoires de la Société Botanique de France* : 147-156.

GODRON, M. & L. KADIK, 2003. La mesure de la biodiversité spatiale. *Symbioses NS*, (8) : 67-75.

GOUNOT, M., 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation.*, Masson. Paris, pp. 314.

GUINOCHET, M., 1973. *Phytosociologie.*, Masson. Paris, pp. 228.

HILL, M., 1973. *Diversity & evenness - a unifying notation & its consequences.* Ecology, 2, 427-432.

HUMBOLDT, A. d., 1807. *Essai sur la géographie des plantes.*, Editions Européennes Erasme. Nanterre, pp. 155 p. + XXII + annexes.

HURLBERT, S., 1971. *The nonconcept of species diversity - a critique & alternative parameters.* Ecology, 4, 577-586.

JACCARD, P., 1902. Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et quelques régions voisines. *Bulletin de la Société vaudoise de sciences naturelles* 37 : 241-272.

LONG, G., 1974-75. *Diagnostic phytoécologique.*, Masson. Paris, pp. 252 + 222.

MALAHANOBIS, P., 1936. On the generalised distance in statistics. *Proc. Nat. Inst. Sci. India* 2 : 49-55.

MARGALEF, R., 1957. Information y diversidad específicas en las comunidades de organismos. *Inv. Pesq.* 3 : 96-106.

MARGALEF, R., 1968. *Perspectives in ecological theory.*, The University Press. Chicago, pp. 110.

McNAUGHTON, S., 1983. Sengreti grassland ecology : The role of composite environmental factors & contingency in community organization. *Ecological Monograph* 53, (3) : 291-329.

MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG, 1974. *Aims & methods of vegetation ecology.*, J. Wiley & sons. New York, pp. 548.

PAVILLARD, J., 1935. *Eléments de sociologie végétale (Phytosociologie).*, Hermann. Paris, pp. 102.

PEET, R., 1974. The measurement of species diversity. *Annual revue of ecology & systematics* 5 : 285-302.

PIELOU, E., 1969. *An introduction to mathematical ecology.*, Wiley interscience. New York, pp. 286.

POILECOT, P. & P. DAGET, 2002. *Contribution du service des herbiers du Cirad à l'étude de la Biodiversité végétale.*, Cirad. Montpellier, pp. 17.

POSTEL-VINAY, O., 2000. *Edward O. Wilson : L'enjeu écologique n°1.* La Recherche, 14-18.

RAUNKIAER, C., 1934. *The life forms of plants & statistical plant geography being the collected papers of C. Raunkiaer.*, Clarendon Press. Oxford, pp. 632.

SEZNEC, G., 2002. Enquête dans les herbiers à la recherche d'une plante disparue : la cotonnière négligée (*Logfia neglecta* (Soyer-Will.) J.Holub). *Les herbiers : un outil d'avenir*, Université de Lyon-Villeurbanne, AFCEV, 10 p.

SIMPSON, E., 1949. *Measurement of diversity.* Nature, 688.

SNEDECOR, G. & W. COCHRAN, 1968. *Statistical methods.*, The Iowa state Univ. Press. Ames

(USA), pp. 594.

WHITTAKER, R., 1972. Evolution & measurement of species diversity. *Taxon* **21**, (2) : 213-251.

WHITTAKER, R., 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary biology* **10** : 1-67.

ZAHL, S., 1977. *Jackknifing an index of diversity*. *Ecology*, 907-913.

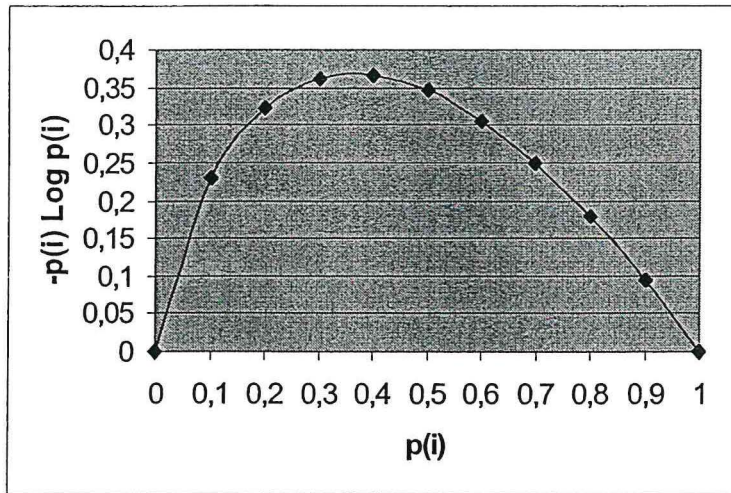


Figure 1 - Variation de l'incidence des probabilités de présence dans la diversité informatique

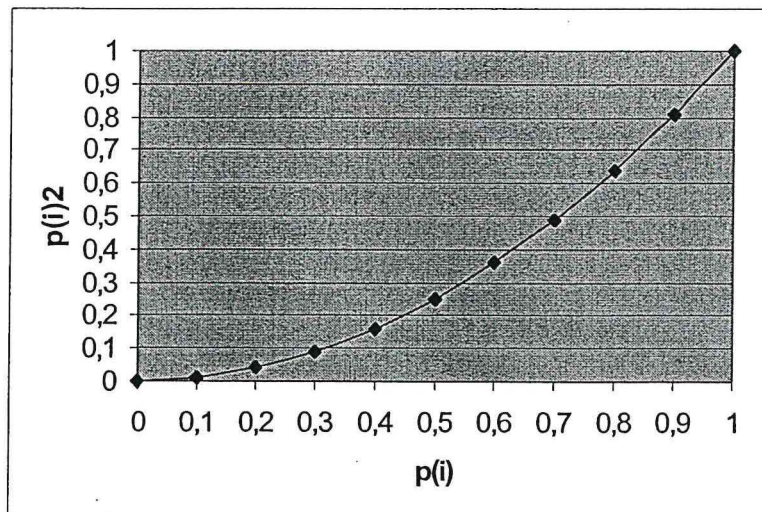


Figure 2 - Incidence des probabilité de présence dans la diversité de Simpson

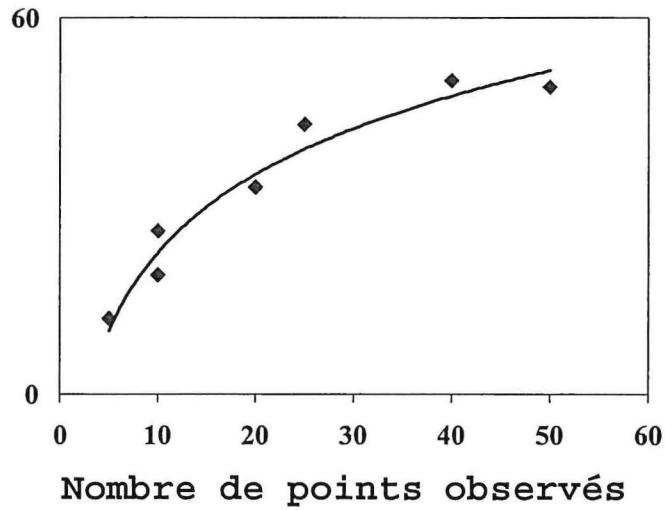


Figure 4 - Variation de la diversité informatique $H \times 30$ avec le nombre de points-quadrats, redessiné d'après (McNAUGHTON, 1983)

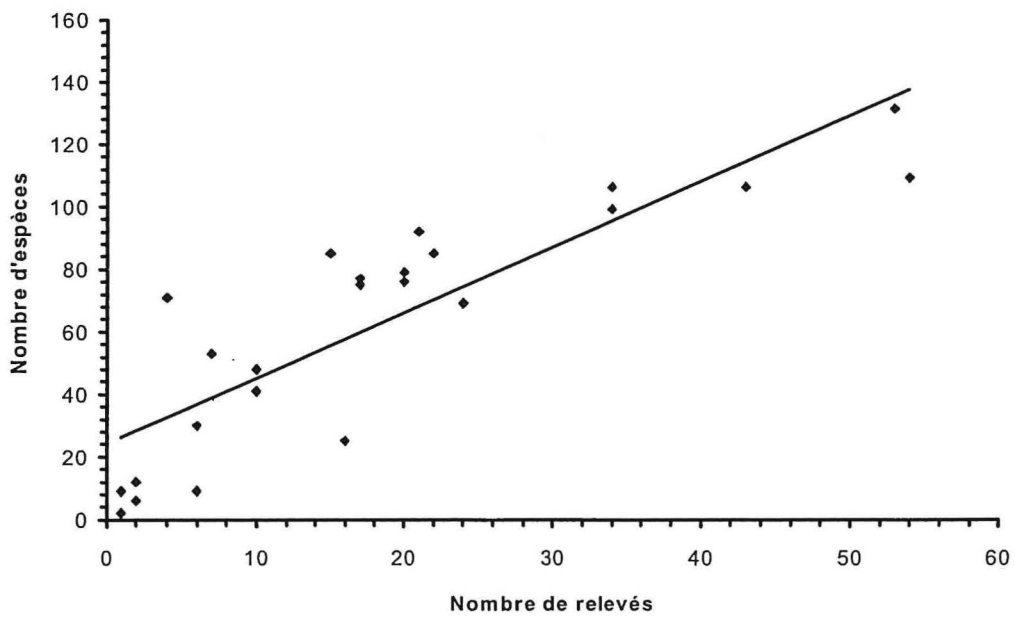


Figure 5 . Variation de la richesse spécifique des pâturages dans les degrés-carrés de l'est du Tchad en fonction du seul nombre de relevés ($r=0,86$; $r^2=74\%$)

DAGET - Tableau I

Tableau I - Composition floristique et appartenance familiale de quatre stations sahéniennes

Espèces	I	II	III	IV
<i>Acacia raddiana</i>	-	M	-	-
<i>Acacia senegal</i>	-	-	-	M
<i>Acacia seyal</i>	-	-	-	M
<i>Aristida funiculata</i>	G	G	-	-
<i>Aristida mutabilis</i>	G	-	-	-
<i>Balanites aegyptiaca</i>	-	Z	-	-
<i>Boscia senegalensis</i>	-	-	-	K
<i>Cadaba farinosa</i>	-	-	-	K
<i>Cassia obtusifolia</i>	-	-	C	-
<i>Cenchrus biflorus</i>	G	-	-	-
<i>Chloris pilosa</i>	-	-	G	-
<i>Echinochloa colona</i>	-	-	G	-
<i>Echinochloa obtusifolia</i>	-	-	G	-
<i>Eragrostis cilianensis</i>	G	-	-	-
<i>Heliotropium supinum</i>	-	B	-	-
<i>Leptadenia pyrotechnica</i>	-	A	-	-
<i>Maerua crassifolia</i>	-	K	-	-
<i>Panicum laetum</i>	-	-	G	-
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	G	-	-	-
<i>Setaria pumila</i>	-	-	G	-
<i>Trichoneura mollis</i>	G	-	-	-
<i>Ziziphus mauritiana</i>	-	-	-	R

A : Asclepiadaceae ; B : Boraginaceae ; C : Caesalpiniaceae ; G : Poaceae ;
M : Mimosaceae ; R : Rhamnaceae ; Z : Zygophyllaceae

Tableau II - Nombres de diversité des quatre stations sahéniennes

Nb de diversité	Station 1	Station 2	Station 3	Station 4
\mathcal{N}_0	6	6	6	6
\mathcal{N}_1	1	6	1,57	3,78
\mathcal{N}_2	1	6	1,38	3,60

Tableau III - Calcul des nombres de diversité d'ordre 1 et 2 pour la station 2

Pour 6 espèces de 6 familles différentes	
$p(i) = 1/6$ $p(i) \text{ Log } p(i) =$ $0,298626$ $H = \sum - p(i) \text{ Log } p(i) =$ $6 \times 0,298626 = 1,79176$ $e^H = e^{1,79176} = 6$ $\mathcal{N}_1 = 6$	$p(i) = 1/6$ $p(i)^2 = 1/36$ $\sum p(i)^2 = 6 \times 1/36 = 1/6$ $(\sum p(i)^2)^{-1} = 1/(1/6) = 6$ $\mathcal{N}_2 = 6$

CIRAD-Dist
 UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
 Baillarguet

Tableau IV - Trois exemples de caractérisation de la diversité- β

Symboles	Echelle locale (LORET, 1876)	Echelle régionale (BOREAU, 1857)	Echelle nationale (FOURNIER, 1936)
CCC	X	X	<i>Trifolium repens</i> L.
CC	<i>Poa annua</i> L.	<i>Ranunculus repens</i> L.	<i>Trifolium subterraneum</i> L.
C	<i>Poa bulbosa</i> L.	<i>Ranunculus auricomus</i> L.	<i>Trifolium campestre</i> Schreb.
AC	<i>Poa nemoralis</i> L.	<i>Ranunculus herderaceus</i> L.	<i>Trifolium alpinum</i> L.
AR	<i>Phalaris arundinacea</i> L.	<i>Ranunculus aconitifolius</i> L.	<i>Trifolium cherleri</i> L.
R	<i>Poa loliacea</i> Huds.	<i>Ranunculus radicans</i> Revel	<i>Trifolium strictum</i> L.
RR	<i>Poa sudetica</i> Haenk.	<i>Ranunculus gramineus</i> L.	<i>Trifolium lagopus</i> Pourr.
RRR	X	X	<i>Trifolium leucanthum</i> M.B.
RRRR	X	X	<i>Trifolium xatarti</i> DC.

X - Classe non retenue par l'auteur

Tableau VI - Etablissement du spectre biologique d'un groupement de savane à partir des spectres individuels de 4 stations

A	M	I	N	C	H	G	T	O	E
0	13	0	26	4	9	39	9	0	0
0	17	0	28	3	10	38	3	0	0
0	8	0	50	0	12	27	4	0	0
0	14	8	32	3	5	32	5	0	0
0	13	2	34	3	9	34	5	0	0

A Macrophanérophytes ; M Mésophanérophytes ; I Microphanérophytes ; N Nanophanérophytes ; C Chamaephytes ; H Hemicryptophytes ; G Géophytes ; T Thérophytes ; O Hydrophytes ; E Epiphytes

Tableau VII - Exemples de spectres fourragers

Catégories	Nombre d'espèces	
	Graminées	5
Graminoïdes	2	1
Légumineuses	2	4
Diverses fourragères	2	2
Diverses non fourragères	6	13
Totaux	17	29

Tableau VIII - Distance de Mahalanobis entre les profils moyens de 5 groupements de savane dans la région de Bamako (Mali) et leur degré de signification

	2	3	4	5
1	6.6** *	11.7** *	11.6** *	6.3** *
2		6.5***	6.6***	3 NS
3			3.3*	8.1** *
4				8.5** *

NS distance non significative ; * peu significative ; *** hautement significative

Tableau IX - Inventaire de la végétation d'un pâturage du Massif-Central (France)

Taxons	FC(i)	Taxons	FC(i)
<i>Agrostis tenuis</i>	69	<i>Trifolium pratense</i>	2
<i>Festuca rubra</i>	54	<i>Poa pratensis</i>	1
<i>Achillea millefolium</i>	10	<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>	3
<i>Dactylis glomerata</i>	2	<i>Hypochoeris radicata</i>	2
<i>Trifolium repens</i>	43	<i>Carex leporina</i>	2
<i>Cerastium coespitosum</i>	6	<i>Cynosurus cristatus</i>	1
<i>Luzula vulgaris</i>	4	<i>Plantago major</i>	1
<i>Taraxacum officinale</i>	3	<i>Stellaria graminea</i>	3

Tableau X - Inventaire du nombre d'espèces par quadrat dans le pâturage précédent

Nombre d'espèces par point-quadrat	Nombre de cas observés
0	5
1	21
2	42
2	27
4	5

Tableau XI - Calcul de la similitude entre les végétations de deux pâturages sur le plateau de Salers

Espèces	Station I		Station II	
	FS(i)	CS(i)	FS(i)	CS(i)
<i>Agrostis tenuis</i>	69	33	65	33
<i>Festuca rubra</i>	54	26	69	35
<i>Trifolium repens</i>	43	21	25	12,5
<i>Achillea millefolium</i>	10	5		
<i>Cerastium coespitosum</i>	6	3	3	1,5
<i>Luzula vulgaris</i>	4	2	5	2,5
<i>Stellaria graminea</i>	3	1,5	4	2
<i>Rhitiadelphus squarrosus</i>	3	1,5		
<i>Taraxacum officinale</i>	3	1,5		
<i>Hypochoeris radicata</i>	2	1	3	1,5
<i>Trifolium pratense</i>	2	1	2	1
<i>Carex leporina</i>	2	1		
<i>Dactylis glomerata</i>	2	1		
<i>Poa pratensis</i>	1	0,5	1	0,5
<i>Cynosurus cristatus</i>	1	0,5		
<i>Plantago major</i>	1	0,5		
<i>Ranunculus acer</i>			7	3,5
<i>Campanula</i>			4	2
<i>Lolium perenne</i>			2	1
<i>Veronica chamaedris</i>			2	1
<i>Hieracium pilosella</i>			1	0,5
<i>Plantago lanceolata</i>			1	0,5
<i>Potentilla</i>			1	0,5
<i>Sarothamnus scoparius</i>			1	0,5
<i>Silene inflata</i>			1	0,5
<i>Veronica sp.</i>			1	0,5
	206	100	198	100

Tableau XII - Nombre de diversité de 12 placeaux d'une parcelle de pâturage au Mali

Nombres de diversité	Valeurs			
	maximales	minimales	moyennes	médianes
N_0	12	3	7.50	9
N_1	3.36	1.04	1.99	2.07
N_2	3.08	1.01	1.77	1.75
$N_{+\infty}$	3.04	1	1.56	1.62

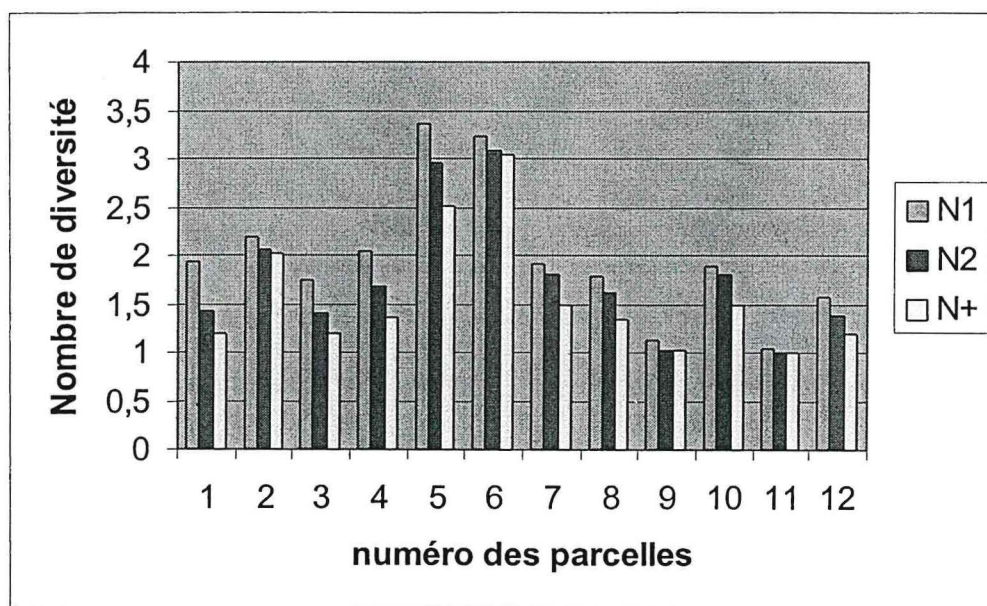


Figure 3 - Nombre de diversité d'ordre 1, 2 et $+\infty$ pour 12 placeaux d'un pâturage du Mali (d'après les observations du Pr Hiernaux)