

Les critères d'évaluation de la biodiversité : propriétés et difficultés d'usage

Connaître la valeur de la biodiversité permettrait des choix de préservation plus efficaces. Pour cela il est utile de disposer de précisions quantitatives et/ou qualitatives sur l'objet « biodiversité ». On résume ici plusieurs littératures (écologie, biologie, sciences politiques et économie) qui s'efforcent de définir et mesurer la diversité. L'originalité de cette note est d'explicitier les fondements axiomatiques des indicateurs. Si les bases théoriques sont parfois fragiles et demandent à être renforcées, les problèmes d'ordre pratiques constituent aussi un défi pour la recherche.

Objet de la recherche

La biodiversité est une notion complexe. Forcée à l'origine par les sciences de la nature et popularisée par le Sommet de la Terre de Rio en 1992, elle trouve un écho grandissant non seulement auprès des autres disciplines scientifiques, mais aussi auprès des citoyens, des ONG, des acteurs économiques et des décideurs politiques...

Pour les économistes, le problème est avant tout celui de fournir une valeur à la biodiversité, afin notamment d'alimenter des règles de décision relatives à des politiques publiques de préservation. Ces dernières pouvant être plus ou moins ambitieuses et donc coûteuses, les décideurs publics doivent disposer d'éléments quantitatifs leur permettant de guider leurs choix dans un contexte de ressources budgétaires limitées. Il est donc utile de prendre le temps d'un regard critique sur les efforts qui ont été faits pour définir la biodiversité et la mesurer. Nous résumons ici une exploration de plusieurs littératures (écologie, biologie, sciences politiques et économie), guidée par quatre principales questions : qu'est-ce que la diversité ? Maîtrise-t-on les propriétés des instruments pour sa mesure ? Ces outils sont-ils en un certain sens « équivalents » ? En pratique, leur usage est-il facile ?

Cette exploration délivre quatre principaux messages : 1) La connaissance des propriétés des indicateurs de biodiversité est bien souvent partielle ; on ne sait pas mettre en relation d'équivalence un ensemble de propriétés avec un critère unique de mesure, *i.e.* on ne dispose pas d'une *caractérisation axiomatique*, 2) la démarche axiomatique, même lorsqu'elle aboutit, peut avoir des limites, d'ordre interprétatif, 3) les indicateurs ne sont pas équivalents : ils ne constituent pas différentes mesures d'une même chose, mais différentes mesures pour différentes choses ; en conséquence, une politique donnée peut augmenter la diversité pour un indicateur et la baisser pour un autre, 4) et enfin, l'usage des indicateurs est limité par des difficultés d'ordre pratique.

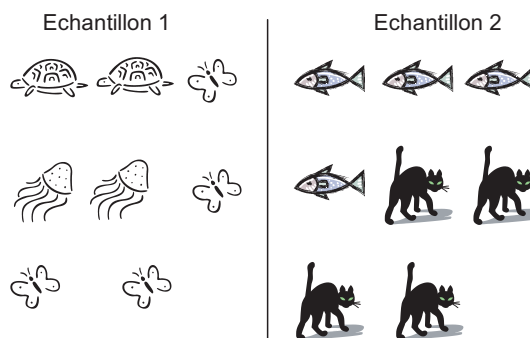
La section 2 présente une illustration qui permettra, sans grande perte de généralité, de développer en section 3 la réflexion sur les indicateurs de diversité. La section 4 tire les conclusions de cet exercice.

Un exemple simple

Le néologisme « biodiversité » ne nomme pas un concept général et unique, mais plutôt un ensemble de concepts, d'autant plus difficiles à saisir qu'ils peuvent être appréhendés à différents niveaux du vivant (gènes, espèces, habitats, écosystèmes), à diverses échelles géographiques ou à différentes périodes... L'ensemble se prête mal à une présentation générale et unifiée. Considérons pour illustrer le propos le problème d'évaluation de la biodiversité de deux échantillons d'espèces afin de déterminer lequel doit être préservé. On peut imaginer que leur survie est menacée et que des limitations budgétaires ne permettent d'en sauver qu'un, d'où l'intérêt d'opérer un classement. La question posée est alors : « quel échantillon offre la plus grande biodiversité ? ».

Les deux échantillons sont représentés dans la figure 1, constitués chacun de huit éléments et se répartissant au total cinq espèces (papillons, tortues, méduses, sardines, chats).

Figure 1 : échantillons d'espèces



Les démarches de classement que nous allons passer en revue consistent, pour la plupart, à condenser l'information contenue dans les échantillons pour aboutir à un indice de diversité et à ordonner ensuite les échantillons en fonction des valeurs prises par cet indice. Une telle opération impliquant de privilégier certains aspects de l'information seulement, il existe de nombreux indices, issus de réflexions menées dans plusieurs disciplines (la biologie, l'écologie, l'économie...). C'est là un point important, tous ne produisent pas le même classement de nos deux échantillons. Il est donc indispensable d'explicitier, lorsque c'est possible, les principes ou axiomes qui sous-tendent la façon dont chacun d'eux utilise l'information.

Conceptualisations pour la mesure de la biodiversité

Les critères additifs

Une première méthode consiste à recenser le nombre d'espèces différentes contenues dans chaque échantillon. C'est le *critère cardinal* qui, sur base de la *richesse* en espèces, juge plus diversifié l'échantillon 1 (il comporte trois espèces, contre deux dans le second échantillon). Ce critère joue un rôle central, en raison de la relation qui lie l'espace naturel et le nombre d'espèces différentes ; une telle relation, dite d'Arrhénius, sert notamment à estimer le nombre d'espèces présentes sur une aire donnée, le dénombrement exhaustif étant impossible en pratique, ou encore à mesurer le dommage sur les espèces causé par la destruction de leur habitat¹.

Pattanaik et Xu (2000) ont montré que le critère cardinal est le seul critère réflexif et transitif qui satisfait les trois axiomes suivants : A1) *indifférence entre les singletons*, A2) *monotonie par rapport à l'ajout d'une espèce à un singleton* et, enfin, A3) *indépendance*.

Selon l'axiome A1, des échantillons composés d'une seule espèce (quelconque) sont jugés équivalents du point de vue de leur biodiversité. Accepter cet axiome signifie, par exemple, donner le même indice de diversité à un protozoaire et à un guépard ! La généralisation du critère cardinal proposée par Klemisch-Ahler (1993) permet de dépasser ce problème en pondérant numériquement chaque espèce afin de refléter son importance pour le décideur.

En vertu du deuxième axiome, la biodiversité augmente strictement si on ajoute une espèce à un singleton. C'est une forme affaiblie du principe de monotonie par rapport à l'inclusion, qui veut que la diversité ne baisse pas lorsqu'on ajoute des espèces à un échantillon. Pour intuitif que ce principe puisse paraître, nous découvrirons dans la prochaine section des raisons pour ne pas le respecter.

Enfin, un classement conforme au troisième axiome n'est pas affecté par l'ajout ou le retrait d'une espèce commune. La contribution d'une nouvelle espèce à la diversité ne dépend pas de la composition de l'échantillon auquel elle est ajoutée (la contribution d'un guépard à la diversité totale serait iden-

tique qu'il soit ajouté à un échantillon de félins, d'insectes, de végétaux,...) Cette propriété, clairement contestable, est violée par les indices basés sur la notion de dissimilitude (ou distance) génétique que nous verrons plus loin.

Le nombre efficace d'espèces dans un écosystème

Il est facile de voir qu'avec les critères additifs les espèces contribuent toutes de manière égale à la mesure de la biodiversité, quelle que soit leur proportion dans l'échantillon (avec 10 000 chats de plus, l'échantillon 2 ne compte toujours que 2 espèces différentes). Cette propriété ne saurait satisfaire un écologue qui est conscient que le rôle fonctionnel d'une espèce dans un écosystème varie en fonction de son *abondance relative*.

L'abondance relative apporte une indication sur la viabilité de chaque espèce, qui peut varier selon les espèces, comme varie leur « efficacité » dans le fonctionnement de leur écosystème. Les espèces « clé de voûte », par exemple, sont indispensables. Selon leur place fonctionnelle dans l'écosystème, on peut envisager une mesure « seuil » pour chaque espèce, en-deçà de laquelle une perturbation de la santé de l'écosystème est à craindre.

S'en tenir aux seules considérations ci-dessus conduirait à des indicateurs de bonne santé d'un ensemble d'espèces en interactions, plutôt qu'à des indices de diversité. Il faudrait ajouter la notion de *richesse*, capturée par les critères additifs, pour aboutir à la notion d'un nombre « efficace » d'espèces dans un écosystème. Plus précisément, des indices doivent combiner la notion de richesse et la notion d'*uniformité* qui veut qu'un écosystème dont les effectifs d'espèces sont bien répartis présente des garanties de viabilité. Formellement, ce nombre « efficace » dépend du nombre d'espèces différentes dans l'échantillon et du vecteur des abondances relatives. On dispose en fait d'une famille d'indices - indice de Berger-Parker, de Simpson, de Shannon-Wiener - qui sont des fonctions non décroissantes de la richesse et de l'uniformité. Si on note p_h l'abondance relative de l'espèce h et α un paramètre positif, on peut donner une expression générale pour cette famille :

$$D_E = \left[\sum_h p_h^\alpha \right]^{1/1-\alpha}$$

dont la transformation logarithmique est appelée *entropie généralisée* (pour une synthèse, voir Hill, 1973).

Cette famille de mesures respecte l'axiome d'indifférence aux singletons mais peut violer l'axiome de monotonie. Ajouter une nouvelle espèce à un échantillon uniformément réparti peut alors avoir deux effets opposés, un effet richesse positif et un effet uniformité négatif. Dans l'exemple, l'effet richesse l'emporte pour la plupart des indicateurs de cette famille : ils jugent plus diversifié le premier échantillon, sauf pour l'indicateur Berger-Parker qui les déclare équivalents. Cette famille peut aussi violer l'axiome d'indépendance car le poids d'une espèce sur l'un de ces indices dépend de son abondance relative qui elle-même est fonction de l'ensemble dans lequel elle est ajoutée.

Une limitation commune de ces indices est de n'être aucunement sensible aux plus ou moins grandes dissimilitudes qui peuvent exister entre les espèces. L'objection fait valoir l'argument que deux espèces risquent d'autant plus de fournir des informations génétiques redondantes qu'elles sont proches. D'ailleurs, même dans l'optique de capturer le rôle fonctionnel d'une espèce, la notion de proximité est essentielle pour préciser certains processus générant la biodiversité comme la sélection naturelle, résultat des interactions entre les gènes et l'environnement.

1. Cette relation diversité-espace est aussi en rapport avec les notions de diversité alpha (α), beta (β) et gamma (γ) proposées par Whittaker (1972) pour appréhender la biodiversité dans son rapport à l'espace. La richesse en espèces à surface fixée correspond à la diversité α . On peut aussi s'interroger sur la variation dans l'espace de la composition en espèces des habitats. Une possibilité est de calculer le taux de remplacement des espèces d'une zone à l'autre, c'est-à-dire le rapport (nombre d'espèces disparues / nombre d'espèces total dans la zone de départ). C'est la diversité β , qui résulte de la spécialisation des habitats. Une plus grande diversité β signifie donc une plus grande richesse en habitats sur la zone géographique considérée. A une plus grande échelle enfin, la diversité γ décrit la richesse en espèces d'une région bioclimatique..

La prise en compte des dissimilitudes entre espèces

Trois approches s'efforcent de donner un contenu opératoire à la dissimilitude. La première s'appuie sur la notion de distance et évalue la diversité d'un échantillon au moyen d'une certaine agrégation cardinale des dissimilitudes. La deuxième se présente comme une agrégation de dissimilitudes ordinales construites à partir d'une relation d'ordre quaternaire entre paires d'espèces, en ordonnant des paires d'éléments, pris quatre à quatre. Enfin la dernière approche repose sur une vision de la biodiversité comme valeur des attributs réalisés.

L'agrégation de dissimilitudes cardinales

Supposons que soient données les mesures cardinales des dissimilitudes entre paires d'individus, par exemple les distances génétiques mesurées par une méthode d'hybridation ADN-ADN. A partir de telles informations, il existe plusieurs indicateurs qui agrègent les dissimilitudes cardinales.

Le seul de ces indicateurs pour lequel on dispose d'une caractérisation axiomatique est celui de Weitzman (1992). Reposant sur une procédure de calcul itérative, son principe est, à chaque itération, de construire l'ensemble à évaluer par ajout de l'individu qui offrira la plus grande mesure. En notant X un ensemble d'espèces et

$$\delta(i, X) = \min_{h \in X} d(i, h),$$

la dissimilitude entre une espèce i et sa plus proche voisine dans l'ensemble X , la procédure de Weitzman est donnée par :

$$D_w(X) = \max_{i \in X} D_w(X - i) + \delta(i, X - i).$$

Lorsque l'échantillon considéré est suffisamment riche, cette procédure est en relation bi-univoque avec trois axiomes : A4) *Monotonie par rapport à la dissimilitude*, A5) *Indépendance restreinte*, A6) *Indifférence au lien*.

L'axiome A4 énonce que pour un ensemble d'espèces i, i', i'' et i''' , le sous-ensemble $\{i, i'''\}$ est au moins aussi diversifié que le sous-ensemble $\{i', i''\}$ si et seulement si la dissimilarité entre i et i''' est au moins aussi grande que celle entre i' et i'' .

L'axiome d'indépendance restreinte stipule que l'ajout d'espèces augmentant de la même manière la proximité maximale dans les échantillons où elles sont insérées, n'affecte pas le classement des échantillons.

L'énoncé exact de l'axiome A6 n'est pas repris ici (on le trouvera dans Aulong *et alii*, 2005) ; son opacité et, dans une moindre mesure celle du précédent, jette un doute sur le contenu normatif de la procédure de Weitzman.

Deux autres observations sont d'importance. Tout d'abord cette mesure peut renverser le classement de nos deux échantillons obtenu avec le critère cardinal, ou avec n'importe quel critère d'entropie généralisée. Ce renversement souligne, s'il était besoin, l'intérêt de bien connaître les principes qui caractérisent les divers indices avant leur utilisation pour guider des choix de conservation.

Ensuite, dans la pratique, les fonctions de distances numériques qui sont supposées données ne sont connues que pour un nombre limité d'espèces. Au-delà de ces situations particulières, cette approche requiert probablement plus d'informations biologiques que nous n'en posséderons jamais.

L'agrégation de dissimilitudes ordinales

Face à cette difficulté, Bervoets et Gravel (2004) ont proposé d'appréhender la diversité comme une agrégation de

dissimilitudes ordinales. On suppose acquise l'aptitude à formuler des énoncés du type « la dissimilitude entre les espèces *sardine* et *chat* est plus grande que celle entre les espèces *tortue* et *papillon* ». L'exigence informationnelle est évidemment moins grande que celle d'un énoncé nécessaire à l'approche cardinale.

Sur ces seules informations ordinales, le critère *maxi max*, basé sur la dissimilitude relative de leurs deux espèces les plus dissimilaires est le seul critère qui vérifie les trois axiomes suivants : A7) *Monotonie faible par rapport à l'inclusion*, A8) *Monotonie ordinale par rapport à la dissimilitude*, A9) *Robustesse par rapport à l'ajout d'ensembles dominés*. Les deux premiers axiomes s'apparentent à des traductions ordinales des axiomes A2 et A4. Le dernier axiome traduit le principe que la domination d'un échantillon par un autre est préservée si, à l'échantillon dominé, on ajoute un ensemble d'individus dont la diversité est inférieure à celle de l'échantillon dominant.

Imaginons que la tortue et le papillon offrent la plus grande dissimilitude dans le premier échantillon, et supposons de plus que cette paire soit moins dissimilaire que la sardine et le chat du second échantillon 2 : l'échantillon 2 est donc déclaré plus diversifié selon le critère *maxi max*. Observons que cette prévalence serait conservée si l'échantillon 1 se voyait enrichi de libellules, de fourmis, etc., pourvu que les dissimilitudes par paires restent plus faibles que celle entre la sardine et le chat. En ignorant la contribution à la diversité d'un ensemble des individus qui offrent une moindre dissimilitude, l'approche conduit à un arbitrage très discutable entre les échantillons.

On comprend ici l'un des intérêts de l'approche cardinale, dont l'exigence informationnelle a certes été soulignée mais qui par agrégation des dissimilitudes permet d'éviter la dictature systématique des paires les plus dissimilaires².

La biodiversité comme valeur des attributs réalisés

Le sacrifice du second échantillon aurait pour conséquence la disparition des seules espèces qui ont pour caractéristique d'être des félins, celui du premier échantillon la perte de l'unique espèce qui peut voler et celle de l'unique espèce représentative des mollusques. Le choix ne pourrait-il pas alors résulter d'un arbitrage explicite entre ces attributs ? Clairement, une réponse ne pourra provenir d'une vision unidimensionnelle au terme de laquelle la biodiversité repose-rait uniquement sur les dissimilitudes génétiques (cardinales ou ordinales) entre espèces.

Nehring et Puppe (2002) offrent précisément une vision multidimensionnelle. Leur approche suppose que le décideur ait repéré un ensemble d'attributs auxquels il attache de l'importance³. Par exemple, pour les espèces des échantillons 1 et 2, ces attributs pourraient être : pouvoir voler, être un vertébré, être un félin, etc...

Le repérage des attributs procède de la subjectivité du décideur, à qui il appartient d'énoncer ceux qu'il valorise : on suppose que l'importance, pour le décideur, de chaque attribut pertinent dans l'échantillon, est indiquée par une valeur numérique. Nehring et Puppe proposent alors de mesurer la diversité d'un échantillon en sommant les valeurs des attributs réalisés.

Cette théorie peut trouver une rationalité *ex post* à tout choix de sauvegarde. De plus, la diversité restera insensible au

2. La prévalence de l'échantillon 2 dans l'approche cardinale ne tient en effet que si la distance génétique entre la sardine et le chat est suffisamment plus grande que l'agrégation des distances dans l'échantillon 1.

3. Leur démarche s'inspire de la théorie de l'utilité multi-attributs de Lancaster (1966).

nombre de fois où un attribut est réalisé. Comme avec le critère de Weitzman, la notion d'abondance relative, centrale pour les indices basés sur l'uniformité, restera ignorée.

Conclusions

Même si on ne dispose pas toujours de la caractérisation axiomatique des indicateurs de diversité, certaines de leurs propriétés sont connues et quelques régularités se dégagent. Certains critères ne respectent pas les axiomes de monotonie (par rapport à l'ajout d'espèces, par rapport aux dissimilitudes), mais respectent le principe d'indifférence aux singletons, alors que d'autres respectent le principe de monotonie par rapport à l'inclusion et celui de monotonie par rapport à la dissimilitude, mais ni l'axiome d'indépendance ni le principe de robustesse aux ajouts d'ensembles dominés.

Ces critères ne sont pas tous équivalents et peuvent conduire à des politiques de préservation divergentes. Les deux premières familles d'indicateurs (additifs et d'entropie) sont très utilisées par les sciences de la vie, tandis que les autres sont plutôt connus dans les sciences humaines et sociales (surtout l'économie). Faut-il voir une explication disciplinaire dans l'adhésion à une axiomatique particulière ? Certains avancent le fait que les sciences de la vie appréhendent la diversité dans une optique de conservation. Leur objet d'étude les conduirait à promouvoir l'intégrité et la fonctionnalité des

écosystèmes, propriétés étroitement liées à leur composition, notamment à l'abondance des espèces, qui conditionne les probabilités de survie et la dynamique des populations. En revanche, l'objectif à atteindre pour les économistes est généralement la maximisation du bien-être social (humain). De ce point de vue, la diversité a de la valeur en ce qu'elle offre une variété de choix. Cette explication n'est pas vraiment convaincante, car les écologues, partageant avec les économistes la paternité des premières mesures d'agrégation de dissimilitudes cardinales.

A plusieurs reprises, des obstacles pratiques ont été évoqués, tenant le plus souvent à l'acquisition et au traitement de l'information nécessaire au calcul des indicateurs (pour la procédure de Weitzman, au-delà de 30 espèces la capacité des ordinateurs usuels serait dépassée). Face à cette difficulté, Thaon d'Arnoldi *et alii* (1998) ont imaginé une procédure approximative mais moins exigeante en calculs (de l'ordre de 2^n à comparer aux $n!$ calculs du critère de Weitzman). Sur un échantillon de 29 races bovines, leur procédure a exigé 20 minutes. Plus récemment, des chercheurs INRA du département SAE2 ont développé une technique permettant des calculs plus rapides encore tout en fournissant la valeur exacte de l'indicateur de Weitzman. Pour l'échantillon des vaches le calcul est immédiat. Des essais sur des échantillons fictifs ont permis d'aller à ce jour jusqu'à 800 espèces après 48 heures de calculs ininterrompus.

Charles Figuières, INRA – UMR 1135 - LAMETA, F- 34000 Montpellier, France
Stéphanie Aulong, BRGM, Service Eau - 34000 Montpellier, France
Katrin Erdlenbruch, Cemagref, UMR G-EAU, 34000 Montpellier, France
Charles.Figuieres@supagro.inra.fr, s.aulong@brgm.fr, katrin.erdlenbruch@cemagref.fr

Pour en savoir plus

- Aulong, S. ; Figuières, C. ; Erdlenbruch K. (2005).** Un tour d'horizon des critères d'évaluation de la diversité biologique. *Economie Publique*, 16-1, 3-46.
- Armsworth, P. R. ; Kendall B. E. ; Davis F. W. (2004).** An introduction to biodiversity concepts for environmental economists, *Resource and Energy Economics*, 26(6), 115-136.
- Bervoets, S. ; Gravel, N. (2007).** Appraising diversity with an ordinal notion of similarity : an axiomatic approach, *Mathematical Social Sciences*, 53, 259-273.
- Hill, M.O. (1973).** Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences, *Ecology*, 54(2), 427-432.
- Klemisch-Ahlert (1993).** Freedom of choice : a comparison of different rankings of opportunity sets, *Social Choice and Welfare*, 10, 189-207.
- Nehring, K. ; Puppe, C. (2002).** A theory of diversity, *Econometrica*, 70, 3, 1155-1198.
- Pattanaik, P.K. ; Xu Y. (2000).** On diversity and freedom of choice, *Mathematical Social Science*, 40, 123-130.
- Polasky, S. ; Costello C. ; Solow A. (2005).** The economics of biodiversity conservation, dans *The Handbook of Environmental Economics*, J. Vincents and K.-G. Mäler (eds.).
- Thaon d'Arnoldi, C. ; Foulley, J.-L. ; Ollivier L. (1998).** An overview of the Weitzman approach to diversity, *Genetics Selection Evolution*, 30, 149-161.
- Van Kooten G. C. (1998).** Economics of conservation biology : a critical review, *Environmental Science and Policy*, 1, 13-25.
- Weitzman M.L. (1992).** On diversity, *The Quarterly Journal of Economics*, 107, 2, 363-405.