

Calculs comparés de biodiversité dans quelques forêts de Provence

par Louis AMANDIER, Michel GODRON, Anne WOLFF et Leila KADIK

Observations et suivi sont des outils indispensables pour pouvoir juger de l'évolution de la biodiversité sur le long terme.

Cet article nous décrit une méthode qui s'appuie sur le réseau de placettes Sylvipaca et dont l'objectif est de fournir une analyse comparative des effets des sylvicultures pratiquées sur différents types de biodiversité.

Une première synthèse régionale y est esquissée.

La biodiversité : une préoccupation nouvelle pour les forestiers

Le concept de biodiversité est entré depuis une vingtaine d'années dans le champ de réflexion et d'action des gestionnaires de l'espace, et en particulier des forestiers.

La biodiversité génétique est mesurée par des analyses de laboratoire. Les deux autres types de biodiversité sont évalués à partir d'observations de terrain et ils sont couramment nommés "diversité spécifique" — à l'échelle d'une communauté végétale ou animale — et "diversité des écosystèmes", à l'échelle d'une région. Pour les étudier dans les forêts de la région Provence-Côte d'Azur, nous avons calculé une large gamme d'indices de diversité sur 80 placeaux où des traitements sylvicoles avaient été effectués une dizaine d'années auparavant. Dans ce but, nous avons réalisé un échantillonnage à deux degrés, en mesurant la biodiversité spatiale à ces deux échelles (GODRON et KADIK, 2003 et GODRON, 2011).

Les observations sur le terrain

Le réseau d'observations "Sylvipaca" du CRPF (Centre régional de la propriété forestière) est constitué par 80 placeaux qui comprennent un placeau témoin laissé à sa dynamique naturelle de vieillissement et un placeau traité selon un type de sylviculture préconisé par les techniciens. Ces placeaux ont été installés dans 28 forêts, allant de la pinède de Pin d'Alep au mélèzein.

En 2008, le CRPF, avec l'aide d'une stagiaire FIF (Formation des ingénieurs forestiers), Mlle Anne WOLFF, a entrepris une analyse comparative des effets des sylvicultures pratiquées sur la biodiversité des peuplements du réseau Sylvipaca. La végétation de chaque plateau est analysée finement au moyen d'un transect linéaire sans épaisseur de 50 m, comprenant 100 segments contigus de 50 cm ; le transect est matérialisé par le ruban d'un penta-décamètre de chantier tendu entre deux piquets en fer à béton bien enfoncés, de façon à pouvoir répéter plus tard la mesure rigoureusement au même endroit. Toutes les espèces interceptées par la portion de plan vertical définie par chaque segment, sont recensées dans leurs strates de hauteur.

Méthodes

Le relevé des observations se présente alors sous la forme d'une matrice (comportant des 1 pour les présences et des 0 pour les absences) où les colonnes sont les segments successifs et les lignes sont les espèces recensées dans les dix "strates" classiques (Voir annexe en fin d'article : modes de calcul de la biodiversité).

Les lignes et les colonnes constituent des messages. La diversité d'un message est classiquement mesurée par la quantité d'information apportée par les fréquences des éléments du message. Dans le cas présent, ces éléments sont les présences ou les fréquences des espèces observées en plusieurs lieux distincts (les segments, les strates, les plateaux, les parcelles et les types de traitement) et le principe des calculs est présenté en annexe.

Les calculs ont été réalisés avec le progiciel d'analyse fréquentielle de la base de données ECHO, dont un répéteur peut être demandé au CRPF.

Les applications de ces idées simples ont été conduites à l'échelle de la parcelle et à l'échelle de la région.

La biodiversité à l'échelle d'un transect

La formule de Brillouin (voir annexe) permet de calculer sans biais la diversité correspondant aux messages donnés par la structure de la végétation observée sur un transect.

Enfin, la diversité liée au nombre d'espèces est une diversité locale calculée avec la formule générale de Hill : $D_a = (\sum p_i^a)^{-1/(1-a)}$ avec $a = 0$.

Les calculs, dont le principe a été donné ci-dessus, donnent 10 types de biodiversités qui sont nommés, selon qu'ils s'appliquent aux lignes, aux colonnes, aux espèces ou aux espèces-strates : *diversité totale*, *diversité des fréquences*, *diversité horizontale*, *diversité verticale*, *diversité totale réduite*, *diversité des fréquences réduite*, *diversité horizontale réduite*, *diversité spécifique réduite*, *diversité spécifique totale*, *diversité spécifique dans la station*.

Nous y avons ajouté deux caractéristiques de la structure spatiale : la pente du profil vertical de la végétation et la pente de la courbe aire-espèces.

Le profil vertical est la répartition de la phytomasse (estimée par les fréquences des espèces) dans chacune des strates : schématiquement, la pente du profil vertical est généralement faible dans les coupes rases et maximale dans les peuplements où une strate arborée dense domine des strates inférieures claires.

La pente de la courbe aire-espèce est la vitesse de l'augmentation du nombre d'espèces quand on parcourt le transect.

Les diversités à l'échelle de différents relevés

A cette échelle plus petite, ce sont les fréquences totales des espèces ou des espèces x strates dans chaque transect qui constituent la matrice. La formule de Brillouin s'applique encore et permet de caractériser une biodiversité dite "bêta" (Voir annexe).

Résultats

Les diversités en fonction du traitement sylvicole

Attention ! Pour des comparaisons régionales entre échantillons, les résultats présentés ci-après sont des indications, pas des lois scientifiques. Ainsi, les moyennes des diversités pour chaque traitement sont présentées dans le tableau I.

Les résultats détaillés montrent que la diversité totale est bien corrélée avec les 9 autres diversités, aussi les commentaires ci-

Sylviculture	Effectif	Bd tota	Bd fréq	Bd hori	Bd verti	Bd tota-r	Bd fréq-r	Bd hori-r	Rich. L	Rich. Q	Rich. Q+E	Pente PV	AEloglog
Témoin	29	46	24	36	8,7	38	18	31	43	28	43	-0,33	0,37
Eclaircie faible	7	37	19	29	6,4	31	14	25	39	27	47	-0,66	0,35
Eclaircie moyenne	17	43	24	34	7,4	37	18	30	46	32	47	-0,90	0,41
Eclaircie forte	17	47	25	36	8,8	37	18	29	49	34	50	-0,50	0,44
Ecl. systématique	3	28	13	23	5,0	23	10	19	35	25	45	-0,47	0,33
Coupe rase	7	36	20	29	3,8	32	16	26	44	36	57	-30,68	0,43
Σ ou Moy.	80	40	21	31	6,7	33	16	27	43	30	48	-0,41	0,39
Forêts matures	12	61	37	46	15	41	21	33	38	77			

dessous porteront-ils principalement sur les quatre premières. Les témoins et les éclaircies fortes donnent les diversités les plus fortes (46 et 47 sha pour la diversité totale, 24 et 25 sha pour la diversité des fréquences, 35 et 36 sha pour la diversité horizontale, 8,7 et 8,8 sha pour la diversité verticale).

Ceci peut paraître paradoxal mais s'explique bien si l'on compare les témoins du dispositif Sylvipaca à douze "vieilles forêts" provençales étudiées avec les mêmes méthodes (étude en cours du CRPF : Errell LE GALL *et al.*) dont les données provisoires sont citées en dernière ligne du tableau. Les témoins du dispositif Sylvipaca sont loin d'avoir atteint le stade de "vieilles forêts" où les strates sont très pleines et bien équilibrées, avec une pente du profil vertical plus forte que la moyenne parce que les strates basses sont aussi pleines que les strates supérieures.

Dans ces conditions, les éclaircies fortes peuvent donner des diversités presque aussi fortes que les témoins, parce qu'elles ont permis aux strates basses de s'enrichir fortement.

Il est alors compréhensible que les éclaircies moyennes viennent ensuite avec 43 sha pour la diversité totale, 24 pour la diversité des fréquences, 34 pour la diversité horizontale, et 7,4 pour la diversité verticale.

Les éclaircies faibles et les coupes rases ferment la marche avec respectivement 37 et 36 sha pour la diversité totale, 19 et 20 sha pour la diversité des fréquences, 29 sha pour la diversité horizontale et 6,4 et 3,8 sha pour la diversité verticale.

Ces résultats généraux ne tiennent pas compte de la diversité initiale des peuplements observés, qui vont des pinèdes de Pin d'Alep aux mélèzeins et sont ainsi situés dans quatre étages de végétation différents. Il semblerait que lorsque les témoins sont des peuplements très fermés, très pauvres

dans les strates basses, la sylviculture entraîne une forte augmentation de la biodiversité ; dans les autres cas, les différences sont moins marquées. Il est donc nécessaire de regarder les résultats obtenus dans chaque site en commençant par l'examen de l'évolution de la diversité totale, puisque c'est elle qui résume le mieux l'ensemble des autres diversités.

Les diversités pour chaque type de peuplement

Pour caractériser les éclaircies par un critère plus objectif que les simples adjectifs "faible", "moyenne", "forte", nous proposons un indice d'intensité correspondant à la proportion de surface terrière enlevée par l'éclaircie par rapport au témoin.

Les peuplements de Pin d'Alep

Cf. Tab. II.

L'état initial du témoin, soit très embroussaillé, soit presque propre, conditionne beaucoup l'impact de la sylviculture sur la biodiversité dont la variation est généralement assez faible.

Tab. I :
Valeur des différents types de diversité pour chaque traitement

Tab. II :
Biodiversité totale des peuplements de pin d'Alep en fonction de l'intensité de l'éclaircie.

Pin d'Alep	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Collavery (13)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	40
Collavery (13)	Eclaircie faible	Mésoméditerranéen	26,0%	52
Fontamarelle (83)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	64
Fontamarelle (83)	Eclaircie moyenne	Mésoméditerranéen	39,6%	72
Istres (13)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	32
Istres (13)	Eclaircie moyenne	Mésoméditerranéen	48,6%	20
La Colle (83)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	32
La Colle (83)	Eclaircie faible	Mésoméditerranéen	35,2%	36
Les Adrechs (13)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	40
Les Adrechs (13)	Eclaircie faible	Mésoméditerranéen	22,0%	40
Les Adrechs (13)	Eclaircie moyenne	Mésoméditerranéen	44,8%	40
Les Adrechs (13)	Eclaircie forte	Mésoméditerranéen	50,5%	52
Libaude (84)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	32
Libaude (84)	Eclaircie forte	Mésoméditerranéen	64,0%	44
St Christophe (83)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	48
St Christophe (83)	Eclaircie faible	Mésoméditerranéen	34,8%	48

Chêne vert	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Calans (13)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	28
Calans (13)	Eclaircie moyenne	Mésoméditerranéen	39,6%	28
Calans (13)	Eclaircie forte	Mésoméditerranéen	65,9%	16
Calans (13)	Coupe rase	Mésoméditerranéen	100,0%	32
Cinq Cèdes (83)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	12
Cinq Cèdes (83)	Eclaircie moyenne	Supraméditerranéen	42,1%	12
Cinq Cèdes (83)	Eclaircie forte	Supraméditerranéen	51,5%	16
Cinq Cèdes (83)	Coupe rase	Supraméditerranéen	100,0%	22

Chêne-liège	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Borrels (83)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	20
Borrels (83)	Eclaircie faible	Mésoméditerranéen	6,0%	22
Catalugno (83)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	24
Catalugno (83)	Eclaircie faible	Mésoméditerranéen	35,5%	24

Pin maritime	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Augier (83)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	24
Augier (83)	Eclaircie forte	Mésoméditerranéen	76,0%	24

Frêne oxyphylle	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Cogolin (83)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	76
Cogolin (83)	Eclaircie forte	Mésoméditerranéen	78,9%	80
Jonqueirolle (83)	Témoin	Mésoméditerranéen	0,0%	64
Jonqueirolle (83)	Eclaircie moyenne	Mésoméditerranéen	59,5%	64

Chêne pubescent	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Gubian (04)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	56
Gubian (04)	Eclaircie faible	Supraméditerranéen	51,5%	32
Gubian (04)	Eclaircie moyenne	Supraméditerranéen	63,1%	32
Gubian (04)	Eclaircie forte	Supraméditerranéen	73,9%	32
Gubian (04)	Coupe rase	Supraméditerranéen	100,0%	18
Saint Cassien (83)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	60
Saint Cassien (83)	Eclaircie forte	Supraméditerranéen	64,0%	56
Vallongue (04)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	56
Vallongue (04)	Eclaircie faible	Supraméditerranéen	45,4%	68
Vallongue (04)	Eclaircie moyenne	Supraméditerranéen	63,7%	64
Vallongue (04)	Eclaircie forte	Supraméditerranéen	76,0%	72
Vallongue (04)	Coupe rase	Supraméditerranéen	100,0%	60

Pins noir & laricio	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Chanteloube PL (05)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	60
Chanteloube PL (05)	Eclaircie très faible	Supraméditerranéen	27,2%	56
Chanteloube PN (05)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	60
Chanteloube PN (05)	Eclaircie très faible	Supraméditerranéen	23,1%	60
Le Devez PN (05)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	40
Le Devez PN (05)	Eclaircie très faible	Supraméditerranéen	30,0%	44
Veynes PL (05)	Témoin	Montagnard inférieur	0,0%	36
Veynes PL (05)	Eclaircie faible	Montagnard inférieur	47,9%	32

Pin sylvestre	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Cliaus (06)	Témoin	Montagnard inférieur	0,0%	56
Cliaus (06)	Eclaircie moyenne	Montagnard inférieur	54,5%	68
Cornay (06)	Témoin	Montagnard inférieur	0,0%	60
Cornay (06)	Eclaircie moyenne	Montagnard inférieur	61,7%	68
Laval (83)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	48
Laval (83)	Eclaircie forte	Supraméditerranéen	60,0%	48
Redortier (84)	Témoin	Supraméditerranéen	0,0%	24
Redortier (84)	Eclaircie moyenne	Supraméditerranéen	55,1%	28
Redortier (84)	Eclaircie forte	Supraméditerranéen	67,8%	32
Valderoure (06)	Témoin	Montagnard inférieur	0,0%	56
Valderoure (06)	Eclaircie faible	Montagnard inférieur	34,4%	52
Valderoure (06)	Eclaircie moyenne	Montagnard inférieur	52,1%	60
Valderoure (06)	Coupe rase	Montagnard inférieur	100,0%	48

Mélèze	Traitement	Etage de végétation	Intensité d'éclaircie	Biodiversité totale
Manse (05)	Témoin	Montagnard	0,0%	64
Manse (05)	Eclaircie faible	Montagnard	26,2%	48
Prasoubeyran (06)	Témoin	Subalpin inférieur	0,0%	52
Prasoubeyran (06)	Eclaircie moyenne	Subalpin inférieur	53,0%	64

De haut en bas, Tab. III à X : Biodiversité totale en fonction de l'intensité de l'éclaircie pour différents peuplements.

Les peuplements de Chêne vert

Cf. Tab. III.

Ici, pour des peuplements denses et fermés, initialement peu diversifiés, seules les coupes rases peuvent augmenter la biodiversité grâce à l'implantation (provisoire) d'espèces héliophiles souvent banales.

Les peuplements de Chêne-liège

Cf. Tab. IV.

Les sites échantillons sont davantage des maquis arborés que de véritables suberaies bien constituées. Les traitements n'ont eu ici aucune influence sur la biodiversité.

Les peuplements de Pin maritime

Cf. Tab. V.

Le dépressage très intensif de ces accrus de Pin n'ont pas eu d'effet sur la biodiversité. Peu d'espèces sont venues coloniser les espaces pourtant assez ouverts.

Les peuplements de Frêne oxyphylle

Cf. Tab. VI.

Très peu d'effet des éclaircies sur la biodiversité de ces peuplements initialement assez riches et bien stratifiés.

Les peuplements de Chêne pubescent

Cf. Tab. VII.

Les forêts de Chêne blanc sont naturellement assez biodiversifiées du fait de leur couvert relativement perméable à la lumière, qui permet le maintien de strates basses. Les variations de biodiversité sont relativement faibles.

Les peuplements de Pin noir et de Pin laricio

Cf. Tab. VIII.

Là encore, effet quasiment nul des traitements sur la biodiversité.

Les peuplements de Pin sylvestre

Cf. Tab. IX.

Les éclaircies d'intensité modérée ont pour effet d'augmenter la biodiversité en favori-

sant les strates basses, sans trop modifier la structuration de peuplements naturellement assez riches.

Les peuplements de Mélèze

Cf. Tab. X.
Seules des éclaircies un peu intenses peuvent faire évoluer la biodiversité de ce type de peuplement dont la flore est naturellement assez riche.

Les diversités à l'échelle des paysages : deux exemples issus des observations
Sylvipaca

Tous les calculs précédents correspondent à ce qui est communément appelé "diversité spécifique" et ils reposent sur les présences observées localement pour les espèces sur un transect dans une communauté donnée. Mais, quand nous observons un ensemble de communautés, nous changeons d'échelle (biodiversité gamma de Whittaker) et c'est la fréquence totale de chaque espèce dans chaque transect qui est la base des calculs. Deux exemples sont donnés, pour le site des Cinq Sèdes (5 traitements), et pour le site des Adrechs (4 traitements), Cf. Tab. XI.

Les valeurs de diversité de ce tableau sont nettement plus fortes que celles qui avaient été trouvées pour les transects considérés individuellement à l'échelle de la communauté. C'est logique puisque la diversité est observée maintenant à l'échelle des paysages.

A titre de comparaison, pour un ensemble de 32 placettes aréales de cédraies d'Algérie observées par Mme Kadik, les biodiversités sont données au bas du tableau XI. Ces valeurs sont intermédiaires entre celles du paragraphe précédent et celles qui viennent d'être indiquées, parce que le dispositif expérimental utilisé en Algérie met en jeu des surfaces moindres qu'en Provence.



La biodiversité entre placeaux pris deux à deux

Les diversités qui sont ainsi calculées apportent une information plus sensée que la diversité bêta de Whittaker qui est seulement une différence entre deux valeurs calculées directement : gamma et alpha. Elles ont en outre l'intérêt d'attirer l'attention sur la diversité à l'échelle régionale et d'ouvrir la voie à la recherche de l'origine des différences entre les lieux observés en regardant celles-ci deux à deux comme dans une analyse de variance.

Le calcul repose encore, à cette échelle, sur la formule de Brillouin. Elle est alors appliquée aux probabilités des différences des fré-

Photo 1 :
Après la coupe rase d'un taillis de Chêne pubescent de Haute-Provence, le CRPF étudie finement la biodiversité végétale au moyen d'un transect traversant le placeau (ruban de chantier visible sur la photo).
Photo E. Bessière

Sylviculture	Effectif	Bd tota	Bd fréq	Bd hori	Bd verti	Bd tota-r	Bd fréq-r	Bd hori-r	Rich. L	Rich. Q	Rich. Q+E	Pente PV	AEloglog
Cinq Cèdes	5	1419	1052	592	194	137	121	50	63	78	145	0.16	-33
Les Adrechs	4	3499	2561	1121	963	154	129	54	43	72	90	-2.41	-116
Cèdraie en Algérie	32	407	312	217	67						207		

Tab. XI :
Valeur des différents types de diversité pour les sites des Cinq Sèdes et des Adrechs (à l'échelle des paysages)

Espèces relevées	Témoïn	Eclaircie	Info (sha)	test statistique
<i>Brachypodium pinnatum</i>	67	11	33,9	Différences de fréquences très hautement significatives 1‰
<i>Carex flacca</i>	31	0	29,8	
<i>Melica uniflora</i>	57	9	29,5	
<i>Carex halleriana</i>	0	25	-26,9	
<i>Poa nemoralis</i>	0	22	-23,7	
<i>Festuca heterophylla</i>	11	38	-16,4	
<i>Hepatica nobilis</i>	28	6	12,7	
<i>Ranunculus bulbosus</i>	2	17	-12,6	
<i>Clinopodium vulgare</i>	3	18	-11,7	
<i>Sorbus torminalis</i>	21	4	10,6	
<i>Primula veris</i>	10	0	9,5	Hautement significatif 1%
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	29	10	8,9	
<i>Dactylis glomerata</i>	17	33	-8	
<i>Ligustrum vulgare</i>	24	38	-6,6	
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2	10	-6,5	
<i>Quercus pubescens</i>	94	66	6,3	Différence significative 5 %
<i>Hippocrepis emerus</i>	16	28	-6,3	
<i>Hieracium murorum</i>	3	11	-6	
<i>Lathyrus niger</i>	8	1	5,5	
<i>Acer opalus</i>	1	7	-5,4	
<i>Carex humilis</i>	0	5	-5,3	
<i>Festuca ovina</i>	0	5	-5,3	
<i>Polygonatum odoratum</i>	0	5	-5,3	
<i>Teucrium chamaedrys</i>	0	5	-5,3	
<i>Fragaria vesca</i>	0	4	-4,2	Différences non significatives
<i>Genista hispanica</i>	0	4	-4,2	
<i>Geum urbanum</i>	0	4	-4,2	
<i>Galium divaricatum</i>	2	7	-4,1	
<i>Hedera helix</i>	25	16	3,9	
<i>Rubia perigrina</i>	50	42	3,7	
<i>Silene italica</i>	0	3	-3,2	
<i>Quercus ilex</i>	20	15	3,1	
<i>Rumex acetosa</i>	1	4	-2,9	
<i>Lonicera xylosteum</i>	11	7	2,8	
<i>Daphne laureola</i>	4	7	-2,8	
<i>Luzula forsteri</i>	4	7	-2,8	
<i>Acer campestre</i>	7	7	2,3	
<i>Festuca rubra</i>	2	4	-2,2	
<i>Hypericum hyssopifolium</i>	0	2	-2,1	
<i>Phillyrea media</i>	4	5	-2,1	
<i>Acer monspessulanum</i>	3	1	1,9	
<i>Euonymus latifolius</i>	2	0	1,9	
<i>Lilium martagon</i>	2	0	1,9	
<i>Ombellifère</i>	2	0	1,9	
<i>Lithospermum purpureoaceruleum</i>	2	3	-1,7	
<i>Rosa arvensis</i>	1	2	-1,5	
<i>Poa trivialis</i>	2	2	1,4	
<i>Euonymus latifolius</i>	0	1	-1,1	
<i>Hippocrepis comosa</i>	0	1	-1,1	
<i>Lilium martagon</i>	0	1	-1,1	
<i>Plantago lanceolata</i>	0	1	-1,1	
<i>Platanthera bifolia</i>	0	1	-1,1	
<i>Prunus spinosa</i>	0	1	-1,1	
<i>Sorbus aria</i>	0	1	-1,1	
<i>Tilia cordata</i>	0	1	-1,1	
<i>Juniperus communis</i>	1	1	1	
<i>Rubus idaeus</i>	1	1	1	
<i>Genista pilosa</i>	1	0	0,9	
<i>Geranium sanguineum</i>	1	0	0,9	
<i>Ilex aquifolium</i>	1	0	0,9	
<i>Mousse</i>	1	0	0,9	
<i>Tanacetum corymbosum</i>	1	0	0,9	

Tab. XII (ci-dessus) :
Biodiversité comparée entre deux plateaux de St-Cassien (Sainte-Baume) après éclaircie



quences de chaque espèce dans chacun des couples de placeaux. Voir exemple ci-contre (Cf. Tab. XII) correspondant aux deux plateaux de Saint-Cassien (massif de la Sainte-Baume). La deuxième colonne est la fréquence de chaque espèce dans le témoin, la troisième colonne est sa fréquence après l'éclaircie et la quatrième colonne est la quantité d'information apportée par la différence des fréquences, affectée du signe "–" (moins) quand la fréquence diminue. Le tableau désigne clairement les espèces significativement impactées (en + ou en –) par la sylviculture ici pratiquée, en fonction des seuils statistiques classiques.

Conclusions

Pour aller au delà des simples comptages d'espèces (richesse floristique), la biodiversité de la végétation peut être mesurée finement grâce à plusieurs indices complémentaires reposant généralement sur la formule de Brillouin.

Ainsi, dans les forêts étudiées, les éclaircies fortes peuvent donner des diversités presque aussi élevées que celles des témoins.

La biodiversité régionale, qui est une diversité des habitats à l'échelle des paysages, est généralement bien plus élevée que la biodiversité à l'échelle d'une communauté.

Les forestiers montrent ainsi que les sylvicultures pratiquées ne provoquent généralement pas de désastre sur le plan de la biodiversité végétale dite ordinaire, parfois même, bien au contraire, cette dernière est améliorée par la mise en lumière consécutive aux éclaircies.

Bibliographie essentielle

GODRON M. et KADIK L. 2003. La mesure de la biodiversité spatiale, *Symbioses*, n° spéc. 2003 : 67-75
 GODRON M. 2011. *Écologie et évolution du monde vivant*, Ed. L'harmattan, Paris
 WOLFF A. et AMANDIER L. 2009. Biodiversité et sylviculture : les leçons des placettes Sylvipaca. *Forêt Méditerranéenne* t. XXX, n°3. pp. 199-208.

Photo 2 (ci-contre) :
Une belle rencontre forestière : le lys martagon.
 Attention, dans la présente étude, les éléments patrimoniaux ne sont pas pris en compte. Chaque espèce rare ou banale, est considérée au même niveau. Il s'agit bien de la biodiversité dite "ordinaire".
 Attention encore, la faune et la fonge ne sont pas du tout abordés.
 Photo L. Amandier

Annexes : modes de calcul de la biodiversité

Retour sur la notion de diversité

Pour appréhender cette notion de diversité, plus générale encore que celle de biodiversité (qui concerne seulement la diversité des êtres vivants), imaginons des anciens caractères en plomb utilisés par Gutenberg, vers 1440. Si une poignée de ces petits cubes de plomb gravés ne comporte que des "A", il tombe sous le sens commun que ce jeu de caractères est très uniforme, peu varié, peu diversifié. Les possibilités d'expression de cet ensemble de lettres sont bien rudimentaires et limitées à une simple onomatopée... A contrario, avec les 24 caractères de notre alphabet, les potentialités sont tout autres et notre inventeur strasbourgeois a pu imprimer le premier livre, la *Vulgate*, traduction latine de la *Bible*. Bien évidemment encore, il ne suffit pas de disposer de n exemplaires du "A" puis d'un seul exemplaire de chacune des autres lettres, ce qui serait encore bien limité ! La diversité d'un ensemble d'objets comprend bien une dimension de composition, de nombre d'éléments typologiquement différents, mais aussi une dimension de répartition de ces éléments selon des effectifs suffisants pour permettre de transcrire les subtilités du langage.

La biodiversité, d'un peuplement végétal par exemple, comporte bien cet aspect de composition ; c'est la liste des espèces présentes. On appelle richesse spécifique ce nombre d'espèces observées ; c'est un indice de biodiversité couramment utilisé. La répartition des individus dans les espèces est exprimée par des comptages d'individus, des estimations d'abondance-dominance ou encore des mesures de fréquences (cf. plus bas). C'est ainsi que peut s'exprimer la poésie de la nature... En effet, dans la répartition des espèces, des lois ont été découvertes, telles que la loi de concentration dite encore de Gini-Lorenz qui s'applique bien aux communautés prairiales en équilibre dynamique où 20 % des espèces participent à 80 % de la biomasse. Cette loi 20/80, ou des variantes plus "concentrées" ou moins "concentrées", semble être assez générale dans les communautés végétales complexes ; elle traduit un certain équilibre dans la compétition intra et interspécifique, entre des espèces aux tempéraments variés, depuis les très productives relativement agressives jusqu'aux peu productives mais très résistantes aux agressions. Elle reflète aussi la permanence d'une certaine hétérogénéité des milieux.

Richesse et équitabilité de la répartition sont des indices caractérisant une diversité locale de façon globale, mais la biodiversité dépend aussi de la distribution des différents éléments dans l'espace, c'est-à-dire de la structure du peuplement. Pour une même richesse et une même répartition, la position des éléments peut être homogène (répartition régulière pied à pied : le champ de maïs ou la peupleraie) ou au contraire hétérogène (éléments répartis aléatoirement ou regroupés par taches), à la fois dans le plan horizontal et vertical. Cette hétérogénéité structurale est considérée comme une biodiversité spatiale qui peut s'apprécier à différentes échelles, depuis celle du peuplement avec des individus repérés finement sur un transect jusqu'à des relevés de peuplements distincts (ou encore des unités cartographiques analysées sur une carte). L'hétérogénéité spatiale devient même hétérogénéité temporelle lorsqu'elle s'applique à des comparaisons "diachroniques" de structures végétales, à des évolutions dans le temps.

Biodiversité et information au niveau d'un peuplement

La succession des espèces le long d'un transect peut être assimilée à un message, au sens de la théorie de l'information, aussi la biodiversité est-elle couramment assimilée à une quantité d'information dont l'unité de base est exprimée en "sha". Cette unité correspond à la levée d'indétermination d'un événement binaire tel que "pile ou face" dans le lancer d'une pièce de monnaie — chaque résultat étant équiprobable (1/2 ; 1/2). Pour les espèces présentes dans une placette, la biodiversité est calculée à partir de la répartition des fréquences des espèces, grâce à la formule de Brillouin, plus logique que la formule de Shannon, car elle est sans biais et ne fait pas inférence à une population infinie. Quand on observe la réalisation d'un événement dont la probabilité a priori est P, l'information obtenue est alors :

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

Par exemple, la probabilité a priori du résultat observé dans le cas du lancer de la pièce de monnaie est $P = 1/2$ et cette formule donne : $I = \log_2 [1/(1/2)] = 1$ sha, ainsi qu'il a été dit plus haut.

Matrice originelle des Q espèces X Z strates

Espèces	Segments	Σ	1	k	S
Totaux par segments	N	n•1	n•k	n•S	
Espèce A	strate 1	nA1•	Matrice originelle des nij (issue du relevé terrain) de zéro (absence) et de 1 (présence) des espèces i dans la strate j pour le segment k		
Espèce A	strate 2	nA2•			
Espèce A	strate j	nA6•			
Espèce A	strate Z	nAZ•			
Espèce i	strate j	nij•	Q espèces		
Espèce Q	strate 1	nQ1•	T nombre de cases de la matrice = S colonnes (segments) x L lignes (espèces x strates)		
Espèce Q	strate 2	nQ2•			
Espèce Q	strate j	nQj•			
Espèce Q	strate Z	nQZ•			

Matrice du relevé triée par strates

Espèces	Segments	N	1	k	S
Totaux par segments	N	n•1	n•k	n•S	
Totaux / segm x str 1	n•1•	n•11	n•1k	n•1S	
Espèce A	strate 1	nA1•	Pour la strate 1 : Matrice de zéro (absence) et de 1 (présence) des i1k Tr = S colonnes (segments) x Q lignes (espèces)		
Espèce i	strate 1	ni1•			
Espèce Q	strate 1	nQ1•			
Totaux / segm x str j	n•j•	n•j1	n•jk	n•jS	
Espèce i	strate j	nij•	Pour la strate j : Matrice de zéro (absence) et de 1 (présence) des ijk		
Totaux / segm x str Z	n•Z•	n•Z1	n•Zk	n•ZS	
Espèce A	strate Z	nAZ•	Pour la strate Z : Matrice de zéro (absence) et de 1 (présence) des iZk Tr = S colonnes (segments) x Q lignes (espèces)		
Espèce i	strate Z	niZ•			
Espèce Q	strate Z	nQZ•			

Matrice réduite (toutes strates confondues)

Espèces	Segments	Σ	1	k	S
Totaux par segments	Nr	n•1	n•k	n•S	
Espèce A	pas de strates	nA•	Matrice de zéro (absence) et de 1 (présence) des nik. Tr = S colonnes (segments) x Q lignes (espèces)		
Espèce i	pas de strates	ni•			
Espèce Q	pas de strates	nQ•			

Considérons maintenant une placette SYLVIPACA où la fréquence absolue F d'une espèce-strate A est le nombre de fois où elle a été rencontrée sur les S segments du transect. La première biodiversité locale correspond à la probabilité d'occurrence de la complexion observée rapportée au nombre total de complexions possibles qui est exactement C_S^F , le nombre de combinaisons de F objet dans S positions. Cette probabilité est donc :

$$P = 1/C_S^F = 1/[S! / F! \cdot (S - F)!] \quad \text{et alors}$$
$$I = \log_2 (1/P) = \log_2 C_S^F = \log_2 [S! / F! \cdot (S - F)!]$$

Cette biodiversité est nulle pour une espèce-strate présente uniformément sur tous les segments du transect. En effet, C_S^F devient alors C_S^S , qui est égale à 1 et l'information correspondante est alors nulle. Il en est de même si l'espèce-strate est absente sur tout le transect et ceci montre que cette diversité locale est déjà une diversité spatiale, c'est-à-dire une mesure de l'hétérogénéité de la végétation dans la placette. Si l'on considère toutes les fréquences possibles de l'espèce-strate, il apparaît que cette diversité est maximale lorsque la fréquence relative F/S est égale à 50 %. Pour neutraliser l'effet du nombre de segments, le résultat du calcul est divisé par S et, puisque l'information est une quantité "extensive", et donc additive dans notre cas, les diversités locales des espèces-strates peuvent être additionnées pour donner la diversité totale de la placette. Lorsque les données élémentaires ne sont plus des simples présences-absences mais des "notes" (nombre d'individus, fréquence de l'espèce, abondance numérique, abondance-dominance...), les calculs de probabilité sont un peu différents. Par exemple les "notes" de N objets répartis dans L lieux sont n_1, n_2, \dots, n_L . Les N objets peuvent générer $N!$ permutations supposées équiprobables, mais beaucoup donnent un résultat équivalent ; en effet si une espèce i est représentée par deux individus a et b , la combinaison ab est identique à la combinaison ba . Le nombre de combinaisons ainsi équivalentes est de $n_i!$.

Formules de calcul des indices de biodiversité

Type de biodiversité	Donnée	Individu	Abrégé	Calcul information
Biodiversité totale	0 / 1	n_{ijk}	Bd tota	$I = \log_2 C_T^N$
Biodiversité horizontale totale	0 / 1	n_{ijk}	Bd hori	$I = \sum i_{1-Q} \ j_{1-Z} (\log_2 C_S^{n_{ij\bullet}})$
Biodiversité des segments	Σ colonnes	$n_{\bullet\bullet k}$	Bd segm	$I = \log_2 (N! / \prod k_{1-S} (n_{\bullet\bullet k}) !)$
Biodiversité des fréquences des espèces x strate	Σ lignes	$n_{ij\bullet}$	Bd fréq	$I = \log_2 (N! / \prod i_{1-Q} \ j_{1-Z} (n_{ij\bullet}) !)$
Biodiversité verticale	Σ colonnes x strate	$n_{\bullet j\bullet}$	Bd verti	$I = \log_2 (N! / \prod j_{1-Z} (n_{\bullet j\bullet}) !)$
Biodiversité totale réduite *	0 / 1	n_{ik}	Bd tota-r	$I = \log_2 C_{Tr}^{Nr}$
Biodiversité horizontale totale réduite *	0 / 1	n_{ik}	Bd hori-r	$I = \sum i_{1-Q} (\log_2 C_S^{n_{i\bullet}})$
Biodiversité des fréquences des espèces *	Σ lignes	$n_{i\bullet}$	Bd freq-r	$I = \log_2 (Nr! / \prod i_{1-Q} (n_{i\bullet}) !)$
Diversité spécifique dans le transect	Σ colonnes	ij	L	Σij (nbre de lignes de matrice esp x str)
Diversité spécifique réduite *	Σ colonnes	i	Q	Σi (nombre d'espèces)
Diversité spécifique dans la station	nombre		Q + E	ajouter les espèces voisines du transect
* toutes strates confondues (n_{ij} présences de l'espèce i dans chaque strate j sont comptées pour une seule)				C_T^N lire nombre de combinaisons de N objets dans T positions possibles
Σi_{1-Q} lire : somme pour tous les i (i variant de 1 à Q)		$n!$ lire factorielle $n = 1 \times 2 \times 3 \times \dots \times n$		
$\prod i_{1-Q}$ lire : produit pour tous les i (i variant de 1 à Q)		$\prod i_{1-Q} \ j_{1-Z}$ lire : produit pour tous les i ($1 \rightarrow Q$) et tous les j ($1 \rightarrow Z$)		

Individu	Définition	Dénomination
I	présence (=1) ou absence (= 0) de l'espèce i dans la strate j pour le segment k	observation élémentaire booléenne
N	somme des n_{ijk} pour toutes espèces, tous segments et toutes strates	total des fréquences esp x str observées
$n_{\bullet\bullet k}$	somme des présences de toutes les espèces x strates pour le segment k	"épaisseur" du segment k
$n_{\bullet jk}$	somme des présences de toutes les espèces dans la strate j pour le segment k	"épaisseur" de la cellule jk
n_{ijk}	présence (=1) ou absence (= 0) de l'espèce i pour le segment k *	observation booléenne calculée
Nr	somme des n_{ik} pour toutes espèces, tous segments*	total des fréquences esp. observées
$n_{\bullet k}$	somme des présences de toutes les espèces pour le segment k *	"épaisseur réduite" du segment k
$n_{ij\bullet}$	somme des présences de l'espèce i dans la strate j pour tous les S segments	fréquence absolue de l'espèce x strate ij
$n_{i\bullet}$	somme des présences de l'espèce i pour tous les S segments *	fréquence absolue de l'espèce i
$n_{\bullet j\bullet}$	somme des présences de toutes les espèces de la strate j pour tous les S segments	"richesse" de la strate j
ij	espèce i observée dans la strate j du transect	espèce x strate
i	espèce i interceptée par le transect *	espèce
Q + E	total des espèces interceptées par le transect + celles notées "en extension"	diversité spécifique dans la station

Tous ces calculs sont effectués à l'aide de programmes informatiques, à partir de la matrice des observations des présences / absences (1/0) des espèces x strates relevées sur les transects d'échantillonnage.

Le nombre de complexions différentes observables est donc bien égal à $N!$ divisé par le produit des $n_i!$; la probabilité de la complexion observée est l'inverse de ce nombre et l'information selon Brillouin est le logarithme à base 2 de l'inverse de cette probabilité.

$$N! / n_1! \cdot n_2! \dots n_L! = N! / \prod_{i=1}^L (n_i)!$$

lire $\prod (p_i)$ = produit des factorielles des n_i

$$\text{Soit } P = \prod_{i=1}^L (n_i)! / N!$$

$$I = \log_2 (N! / \prod_{i=1}^L (n_i)!))$$

La page précédente donne avec un formalisme rigoureux, le détail de tous les calculs possibles à partir d'une analyse fine de la structure de la végétation. Les calculs peuvent tenir compte de la stratification ou encore considérer une seule présence par segment, même si l'espèce a été observée dans plusieurs strates différentes.

Tous ces indices calculés sont souvent corrélés entre eux, mais ils sont suffisamment différents pour ne pas être redondants. Ils caractérisent différentes facettes de la biodiversité de la communauté végétale. La biodiversité verticale est celle qui est en moyenne la moins corrélée avec les autres.

La diversité verticale, celle de la stratification pourrait différencier des peuplements traités "en régulier" de ceux qui sont plus hétérogènes ou "jardinés". Elle pourrait aussi être utile pour caractériser des niches écologiques d'oiseaux ou de chiroptères. Les biodiversités de la structure horizontale peuvent refléter soit une micro-hétérogénéité interne du peuplement ou de la station, soit une macro-hétérogénéité caractérisant des stations ou des peuplements différents juxtaposés sur le transect.

Calcul de biodiversité au niveau de plusieurs peuplements (d'un site donné ou d'un paysage...)

Espèces	Relevés	1	r	R
Espèce A	strate 1	Matrice des fréquences Fijr des espèces i dans la strate j pour le relevé r		
Espèce A	strate 2			
Espèce A	strate j			
Espèce A	strate Z			
Espèce i	strate j	Q espèces appartenant aux R relevés		
		Z strates		
Espèce Q	strate 1	R relevés à comparer		
Espèce Q	strate 2			
Espèce Q	strate j			
Espèce Q	strate Z			

$$\text{BD avec strates : } I = \log_2 1/P = \log_2 \sum (Fijr)! - \log_2 \prod_{i=1}^Q \prod_{j=1}^Z \prod_{r=1}^R (Fijr)!$$

Espèces	Relevés	1	r	R
Espèce A	Matrice des fréquences Fir des espèces i pour le relevé r			
Espèce i				
	Q espèce appartenant aux R relevés			
Espèce Q	R relevés à comparer			

$$\text{BD réduite : } I = \log_2 1/P = \log_2 \sum (Fir)! - \log_2 \prod_{i=1}^Q \prod_{r=1}^R (Fir)!$$

> 32 m	Strate IX
32 m	Strate VII
16 m	
8 m	Strate VI
4 m	Strate V
2 m	Strate IV
1 m	Strate III
50 cm	Strate II
25 cm	Strate I

Strates de végétation

Louis AMANDIER
Ingénieur forêt &
environnement du
CRPF-PACA
7 Impasse Ricard-
Digne
13004 Marseille
louis.amandier@
crpf.fr

Michel GODRON
ingénieur de
recherche CNRS,
professeur honoraire
de l'Université de
Montpellier

Anne WOLFF
Stagiaire FIF au CRPF
(en 2008)

Leila KADIK
Professeur
Université d'Alger

Résumé

La biodiversité de la végétation peut être précisément calculée sous forme de quantités d'information selon la théorie éponyme. Diverses facettes de la richesse floristique, de la répartition des fréquences spécifiques, de la structuration spatiale, peuvent ainsi être définies et recevoir une valeur numérique caractérisant leur diversité. Une application est donnée pour un échantillon de placettes forestières installées en PACA (réseau Sylvipaca du CRPF).

Des observations selon des transects de 100 segments de 50 cm traversant les différents plateaux expérimentaux permettent d'obtenir selon les techniques d'analyse fréquentielle proposées par le Pr Godron, une dizaine d'indices de biodiversité complémentaires pour analyser finement la végétation.

Il est ainsi démontré que des éclaircies intensives peuvent procurer une biodiversité aussi forte que celle des témoins laissés en vieillissement. Divers cas correspondant aux principaux peuplements de la région sont ainsi étudiés et commentés. Une synthèse régionale est aussi sommairement esquissée, montrant que la diversité entre peuplements différents est très supérieure à celle rencontrée au sein d'une communauté donnée.

L'étude de la biodiversité floristique dite ordinaire (hors valeur patrimoniale de certaines espèces), montre bien que l'intervention des forestiers, telle qu'usuellement pratiquée dans la région, n'a généralement pas d'impact négatif. Bien au contraire dans les peuplements initialement fermés, la sylviculture provoque une mise en lumière favorisant la biodiversité.

Summary

Calculation of biodiversity in certain forests in Provence (S.-E. France)

The biodiversity of plant cover can be calculated accurately, rendered in the form of quantities on the basis of the eponymous theory (biodiversity of plant cover). Thus, various aspects of the wealth of species, the areas occupied by the them, their spatial configurations can all be defined with numerical values characterising their diversity. A practical application is given here for a sampling of forest plots monitored in the Provence-Alpes-Côte d'Azur region in S.-E. France (Sylvipaca network of the private forest land owners' association).

Using the methods of frequential analysis proposed by Dr Godron, observations of transects of 100 segments of 50 cm cutting across the various experimental sites have enable researchers to identify some ten complementary indicators for biodiversity which permit an in-depth description of the plant cover.

It emerges that intensive thinning can lead to a wealth of biodiversity as rich as that found in control plots left to age naturally. Assorted cases corresponding to the make-up of the region's main stands have been studied and analysed. A brief regional synthesis is sketched out which shows that diversity between stands is much greater than that within a given community.

A study of the diversity of "ordinary" plants (not taking into account the heritage value of some species) highlights the fact that, as a rule, the intervention of forestry professionals working in the region's customary ways has no negative effect. Indeed, in stands that were initially closing over, silvicultural operations led to enhanced light penetration, favouring biodiversity.

Riassunto

Calcoli comparati di biodiversità in alcune foreste di Provenza

La biodiversità della vegetazione può essere calcolata precisamente in forma di quantità di informazioni secondo la teoria eponima. Varie faccette della ricchezza floristica, della ripartizione delle frequenze specifiche, della strutturazione spaziale, possono così essere definite e ricevere un valore numerico caratterizzando la loro diversità. Un'applicazione è data per un campione di piazzette forestali installate in PACA (rete Sylvipaca del CRPF).

Osservazioni secondo transetti di 100 segmenti di 50 cm attraversando le varie piazzette sperimentali permettono di ottenere secondo le tecniche di analisi frequenziale proposte dal Pr. Godron, una decina di indici di biodiversità complementari per analizzare finemente la vegetazione.

È così dimostrato che le radure intensive possono procurare una biodiversità così forte come quella dei testimoni lasciati in invecchiamento. Diversi casi corrispondendo ai principali popolamenti della regione sono così studiati e commentati. Una sintesi regionale è anche sommariamente abbozzata, mostrando che la diversità tra popolamenti differenti è molto superiore a quella incontrata in seno a una determinata comunità.

Lo studio della biodiversità floristica detta ordinaria (fuori valore patrimoniale di certe specie), mostra bene che l'intervento dei forestali, tale che comunemente esercitata nella regione, ha generalmente nessuno impatto negativo. Proprio al contrario nei popolamenti inizialmente chiusi, la silvicoltura provoca una messa in luce favorendo la biodiversità.