



HAL
open science

Un tour d'horizon des critères d'évaluation de la diversité biologique

Stéphanie Aulong, Katrin Erdlenbruch, C. Figuières

► **To cite this version:**

Stéphanie Aulong, Katrin Erdlenbruch, C. Figuières. Un tour d'horizon des critères d'évaluation de la diversité biologique. *Economie publique : Etudes et recherches = Public economics*, 2005, 16, p. 3 - p. 46. hal-00452144

HAL Id: hal-00452144

<https://hal.science/hal-00452144>

Submitted on 1 Feb 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

public economics
économie publique

Revue de l'**Institut d'Économie Publique**

Deux numéros par an

n° 16 – 2005/1



~~économie~~publique sur internet : www.economie-publique.fr

© Institut d'économie publique – IDEP

Centre de la Vieille-Charité

2, rue de la Charité – F-13002 Marseille

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

Imprimé en France.

La revue ~~économie~~publique bénéficie du soutien du Conseil régional Provence-Alpes-Côte d'Azur

ISSN 1373-8496

Dépôt légal avril 2006 – n° imprimeur 398487J

La protection de la biodiversité

Conservation of Biodiversity

Un tour d'horizon des critères d'évaluation de la diversité biologique

Stéphanie Aulong *

Katrin Erdlenbruch **

Charles Figuières ***

Résumé

Cet article passe en revue différentes méthodes pour mesurer la biodiversité et propose d'explicitier leurs fondements axiomatiques. Il offre ensuite un aperçu des concepts développés pour sa protection et il s'achève sur une discussion de quelques spécificités du problème, comme la prise en compte de certains attributs spatiaux et d'effets de seuils.

Summary

This paper provides a review of different methods for measuring biodiversity, with an effort in making explicit their axiomatic foundations. Then, it broaches some concepts of biodiversity protection, and finally it discusses several specificities in this issue, such as the role played by spatial attributes and by threshold effects.

*. Service Eau - Economie, BRGM.

** . CEMAGREF, UMR G-EAU et LAMETA.

***. UMR LAMETA et IDEP. Sans engager leur responsabilité sur les erreurs éventuelles et les défauts de cet article, les auteurs souhaitent remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué à son existence : *i)* R. Lifran, J-M. Salles, S. Thoyer, P. Rio, D. Rondeau, plus généralement l'ensemble des participants au groupe de travail PERENE au sein du LAMETA, J. Lepart, R. Mathevet et L. Garnier pour leurs remarques et précisions ; *ii)* le personnel de la Tour du Valat, pour les conditions de travail offertes à Mlle Aulong ; *iii)* N. Gravel et deux rapporteurs anonymes, pour leur commentaires instructifs et constructifs, *iv)* l'équipe éditoriale de la revue *Économie Publique*, en particulier Y. Doazan, pour sa patience. Mlle Aulong a commencé ce travail dans le cadre du contrat qui la liait à la Station Biologique de la Tour du Valat.

Mots clés : Mesures de biodiversité, politiques de conservation.

Keywords: Biodiversity measures, conservation policies.

J.E.L. : Q20, Q30, Q57.

1. Introduction

Selon une enquête commanditée par le Museum d'Histoire Naturelle de New York et réalisée en 1998 auprès de quatre cent biologistes, la disparition rapide des espèces constitue un problème plus grave que le réchauffement de la planète, la pollution globale et le trou dans la couche d'ozone (Warrick, 1998). Au-delà des querelles de chiffres pour la mesure de ce phénomène, ces scientifiques s'accordent à dire qu'il est sans précédent et avertissent que nous sommes en train de vivre la sixième vague d'extinction de masse.

La même enquête relève un paradoxe dans cette catastrophe annoncée : l'activité humaine en est la première responsable et pourtant 60 % des non scientifiques interrogés reconnaissent avoir peu ou pas de familiarité avec le concept de diversité biologique ; et moins de la moitié pensent qu'il y a là une menace majeure pour l'Homme. Mais au fond cela est-il surprenant ? Beaucoup d'espèces sont menacées alors même que nous ignorons leur existence, leur rôle écologique et, par conséquent, les bienfaits qu'elles nous apportent. Et pourquoi s'intéresser à la diversité biologique elle-même ? Ne revient-il pas au même de se préoccuper de quelques espèces menacées ? Qu'est-ce au juste que la biodiversité ? Et si vraiment elle représente une valeur pour l'Homme, que faire pour la préserver au mieux ?

Même si la prise de conscience du problème est relativement récente¹, il existe déjà une littérature volumineuse sur la biodiversité. Cet article présente une sélection de contributions qui vise à donner un aperçu des problèmes liés aux définitions de la biodiversité et à sa protection. Nous avons choisi de nous en tenir aux articles de nature conceptuelle, mais il faut savoir qu'une part substantielle de cette littérature est composée d'études appliquées qui s'efforcent notamment de mesurer la valeur anthropocentrée de la biodiversité et de justifier sa protection. Pour des synthèses récentes de ces travaux, nous renvoyons le lecteur à Loomis et White (1996), van Kooten (1998), Polasky, Costello et Solow (2005) ou encore Pearce (2005). Il est instructif de lire aussi le texte d'Armsworth, Kendall et Davis (2004), davantage ancré sur les contributions des sciences de la nature.

1. L'ouvrage de Wilson (1988) est une étape importante dans cette prise de conscience.

La section suivante commence par le problème, fondamental, des indices de biodiversité. Ensuite, la section 3 illustre l'utilité de ces indices dans la conception des politiques de protection. Cette section évoque aussi certaines dimensions importantes du problème qui font l'objet d'efforts de recherches croissants comme, par exemple, le rôle de la répartition spatiale de la biodiversité, de la fragmentation des habitats et des effets de seuils. Ces aspects, dont l'abord nécessite souvent une vision interdisciplinaire, font peut-être de la protection de la biodiversité un problème de régulation distinct de ceux auxquels s'intéressent habituellement les économistes.

2. Conceptualisations de la biodiversité

S'agissant d'un sujet comme la biodiversité, le lecteur d'un survol de la littérature peut légitimement espérer trouver, pour commencer, une définition de l'objet étudié. Chacun aura compris que « biodiversité » est un raccourci pour diversité biologique, mais cette définition est trop générale pour être opérationnelle. Il faut une délimitation plus précise du domaine. Et les difficultés commencent ici, car en fait le terme 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. Nous allons donc plus simplement tâcher de discuter quelques notions à partir d'un exemple où il faut évaluer la biodiversité de deux échantillons d'espèces afin de savoir lequel doit être préservé. L'illustration est très simple, mais néanmoins porteuse d'enseignements généraux. Elle permet en plus de comprendre concrètement comment sont calculées les mesures de diversité.

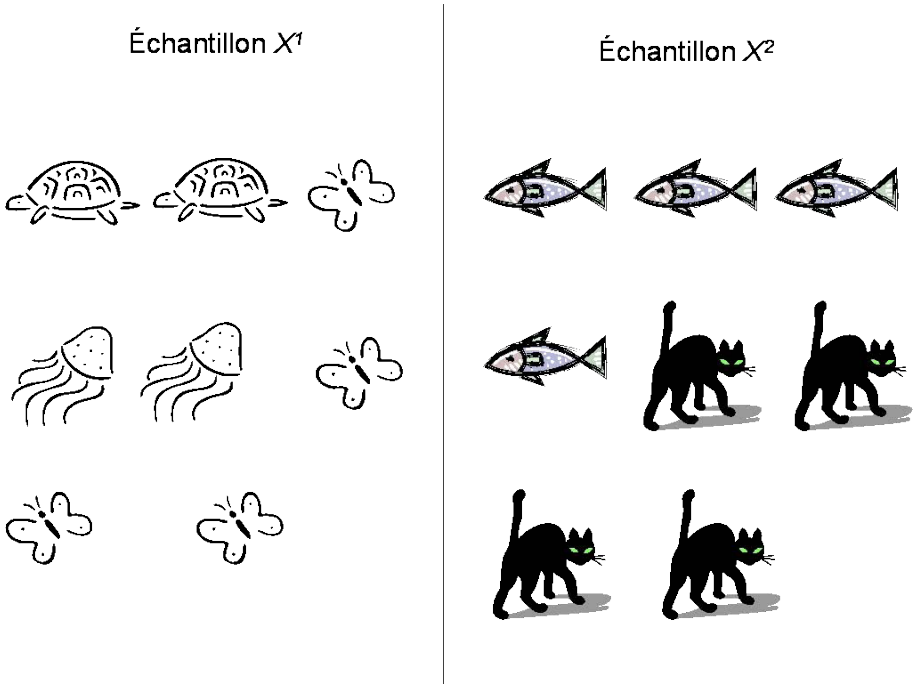
2.1. Échantillons d'individus vivants

Soient deux échantillons X^j , $j = 1, 2$, représentés dans la figure 1, constitués chacun de huit éléments $i = 1, \dots, 8$. Ces échantillons se répartissent au total cinq espèces. Le premier échantillon contient quatre papillons (P_h , $h = 1, \dots, 4$), deux tortues (T_h , $h = 1, 2$) et deux méduses (M_h , $h = 1, 2$). Le deuxième est constitué de quatre sardines (S_h , $h = 1, \dots, 4$) et quatre chats (C_h , $h = 1, \dots, 4$). En extension, les deux échantillons s'écrivent donc :

$$X^1 = \{T_1, T_2, M_1, M_2, P_1, P_2, P_3, P_4\} \text{ et } X^2 = \{S_1, S_2, S_3, S_4, C_1, C_2, C_3, C_4\}.$$

On souhaiterait pouvoir répondre à la question : « quel échantillon offre la plus grande biodiversité ? ». On peut imaginer, par exemple, que leur survie est menacée

Figure 1 : Échantillons d'espèces. Graphique inspiré de Purvis et Hector (2000).



et que des limitations budgétaires, ou tout autre type de contrainte, ne permettent d'en sauver qu'un. Nous noterons $X^1 \geq X^2$, $X^1 > X^2$ et $X^1 \sim X^2$ les énoncés « l'échantillon X^1 est au moins aussi diversifié que l'échantillon X^2 », « l'échantillon X^1 est strictement plus diversifié que l'échantillon X^2 » et « l'échantillon X^1 offre exactement la même biodiversité que l'échantillon X^2 », respectivement. Plus généralement l'ambition serait, confrontés à k échantillons, de disposer d'une relation d'ordre binaire, complète, réflexive et transitive², qui permette d'aboutir à un classement comme par exemple : $X^1 \geq X^2 \geq \dots \geq X^k$.

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 l'indice. Comme une telle opération signifie mettre l'accent sur certains aspects de l'information et en négliger d'autres, on peut concevoir *a priori* une infinité d'indices. De fait, il existe de nombreux indices, issus de réflexions me-

2. Un critère de classement \geq est complet si $X^j \geq X^k$ ou $X^k \geq X^j$, $\forall j, k$, c'est-à-dire que le classement permet la comparaison de toutes les paires d'échantillons. Il est réflexif si $X^j \geq X^j$, $\forall j$. Enfin, il est transitif si, quels que soient les ensembles X^1, X^2, X^3 , lorsque $X^1 \geq X^2$ et $X^2 \geq X^3$ alors $X^1 \geq X^3$.

nées dans plusieurs disciplines (la biologie, l'écologie, l'économie...) et, c'est là le point important, ils ne produisent pas tous 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.

2.2. Les critères additifs

Une première méthode d'évaluation des deux échantillons à l'aune de la biodiversité consiste à compter le nombre d'espèces différentes qu'ils contiennent, noté n^j , $j = 1, 2$, et déclarer plus diversifié celui dont la *richesse* en espèces est la plus grande.

Ce critère joue un rôle central dans plusieurs directions de recherche en écologie. Une première direction s'efforce de répondre à la question de savoir si la diversité d'un écosystème, mesurée par n^j , explique sa stabilité et sa productivité. La réponse est, en général, affirmative³. Une seconde direction s'intéresse à la relation entre l'espace naturel et le nombre d'espèces différentes ; si h est une mesure de la surface naturelle, disons un nombre d'hectares, les estimations aboutissent souvent à l'équation d'Arrhénius $n^j = f(h) = bh^z$, avec $b > 0$ et $z \in [0, 1]$; une telle relation est utile notamment pour mesurer le dommage sur les espèces causé par la destruction de leur *habitats*, c'est-à-dire les milieux géographiques dans lesquels elles vivent⁴.

L'utilisation de ce critère suppose que les espèces susceptibles d'être présentes dans nos deux échantillons soient bien définies. Au premier abord, ce travail préliminaire semble évident : comme cela a été présenté à la section précédente, cinq espèces sont représentées dans la figure 1 (méduse, tortue, papillon, dans

3. Voir McCann (2000), pour un exposé récent de ce débat.

4. 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 .

Mais la diversité α n'apprend rien sur la variation dans l'espace de la composition des habitats, c'est-à-dire sur ce qui différencie deux sites qui auraient le même nombre d'espèces à surface égale (Armsworth *et alii*, 2004). Il existe plusieurs indices regroupés sous le terme générique de diversité β , qui permettent de rendre compte de cette information. 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). La diversité β 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 biogéoclimatique. Cette grandeur n'est pas affectée par des accidents naturels locaux comme les feux de forêt. C'est à cette échelle que peuvent se mesurer les effets de changements de grande ampleur (par exemple, climatiques) sur la diversité.

l'échantillon 1, chat et sardine dans l'échantillon 2). Le *critère cardinal* juge donc plus diversifié l'échantillon 1 ($n^1 = 3 > n^2 = 2$).

Il faut pourtant réaliser qu'il y a quelque chose d'artificiel dans ce premier classement, la notion même d'espèce faisant l'objet de débats et de recherches en biologie. Les généticiens proposent d'utiliser le code génétique pour établir une distance entre les individus, à partir de laquelle des regroupements en espèces peuvent se concevoir. Mais comme le rappelle van Kooten (1998), les codes génétiques de l'Homme et du gorille sont identiques à 98 %. Faut-il décider que deux individus appartiendront à la même espèce seulement lorsque leur gènes sont similaires au moins à 98,5 % ou à 99 % ? *A contrario*, au sein de la famille des hérons on trouve des individus avec des différences génétiques notables. Les taxonomistes suggèrent, eux, de définir une espèce à partir de caractéristiques observables. Mais lesquelles ? Celles que les taxonomistes jugent importantes ? Quelle que soit la démarche suivie, le choix d'une règle de démarcation présente une part d'arbitraire. Mayr (1982) prévenait que ces efforts consistaient à « définir l'indéfinissable ». A l'extrême on peut, pourquoi pas, décider que tous les individus des échantillons 1 et 2 sont des espèces différentes, car il n'y a pas deux éléments qui possèdent exactement les mêmes caractéristiques (poids, longueur, nuances de couleurs, etc.) Le critère cardinal juge alors également diversifiés les échantillons 1 et 2. C'est-à-dire qu'une variation dans la définition d'une espèce peut avoir des conséquences importantes sur la mesure de la diversité et, par conséquent, sur les décisions de conservation⁵ ! En fait, nous allons voir que même les fondements axiomatiques du critère cardinal sont sensibles à ce problème de définition.

Pattanaik et Xu (1990 et 2000a) ont mis en évidence l'axiomatique du critère cardinal. Supposons qu'une règle d'appartenance à une espèce soit acceptée. Celle-ci permet d'introduire la notion de *similarité dichotomique* selon laquelle deux individus i et i' sont soit équivalents, soit différents, ce que nous noterons $i E i'$ et $i \bar{E} i'$ respectivement. La relation binaire E entre individus, que nous supposons réflexive, symétrique et transitive⁶, permet de répartir les individus de la figure 1 en cinq classes d'équivalence (ou ensembles d'espèces) :

$$\begin{aligned} T &= \{T_1, T_2\}, M = \{M_1, M_2\}, P = \{P_1, P_2, P_3, P_4\}, \\ S &= \{S_1, S_2, S_3, S_4\}, C = \{C_1, C_2, C_3, C_4\}, \end{aligned}$$

puis, d'écrire les partitions S^1 et S^2 de X^1 et X^2 , basées sur la similarité :

$$S^1 = \{T, M, P\} \text{ et } S^2 = \{S, C\}.$$

5. Ce problème ne concerne d'ailleurs pas seulement le critère cardinal ; tous les indices de biodiversité que le lecteur découvrira dans cet article sont affectés par un changement dans la définition des espèces.

6. Pattanaik et Xu (2000a) considèrent aussi le cas où cette relation n'est pas nécessairement transitive.

L'union des deux partitions sera notée $S^0 = S^1 \cup S^2$, et l'union des deux échantillons $X^0 = X^1 \cup X^2$.

Pattanaik et Xu (2000a) ont montré⁷ que le critère cardinal est le seul critère réflexif et transitif \succeq qui satisfait les trois axiomes suivants⁸ :

Axiome 1 (Indifférence entre les singletons) Quels que soient les individus i et $i' \in X^0$, $\{i\} \sim \{i'\}$.

Axiome 2 (Monotonie par rapport à l'ajout d'une espèce à un singleton) Quels que soient les individus distincts i et i' pris dans X^0 , $i E i' \Rightarrow \{i, i'\} \sim \{i\}$, et $i \bar{E} i' \Rightarrow \{i, i'\} > \{i\}$.

Axiome 3 (Indépendance) Pour n'importe quels sous-ensembles $A, B \in S^0$, et quel que soit $i \in X^0 \setminus (A \cup B)$, si $[i E a$ et $i E b$ pour un $a \in A$ et un $b \in B$] ou $[i \bar{E} z$ pour tout $z \in A \cup B]$, alors $A > B$ si et seulement si $A \cup \{i\} > B \cup \{i\}$.

Selon le premier axiome, des échantillons composés d'une seule espèce, quelle qu'elle soit, sont jugés équivalents du point de vue de leur biodiversité. L'article de Pattanaik et Xu (2000a) appartient à une littérature où l'objectif est de modéliser la liberté de choix contenue dans un ensemble d'options, la liberté s'identifiant à la diversité. Dans ce contexte les singletons peuvent se confondre dans leur capacité à incarner l'absence de liberté de choix.⁹ S'agissant de la diversité biologique, il est plus difficile d'accepter cet axiome qui signifierait, par exemple, donner le même indice de diversité à un protozoaire, être vivant unicellulaire, et à un guépard. La généralisation du critère cardinal proposée par Klemisch-Ahlert (1993) permet de dépasser ce problème en donnant à chaque ensemble (espèce) $A \in S^j$ une pondération numérique $p(A)$, reflet de l'importance de cette espèce pour le décideur. La diversité d'un échantillon j vaut alors

$$D_{Add}(S^j) = \sum_{A \in S^j} p(A) . \quad (1)$$

C'est la famille des *critères additifs*, qui est ainsi définie. Cette formule exprime aussi le critère cardinal, comme cas particulier lorsque $p(A) = 1$ quelque soit A . Ces critères, à l'exception du critère cardinal, ne respectent pas l'axiome d'indifférence

7. Voir aussi Jones et Sugden (1982), Suppes (1987) et Pattanaik et Xu (1990). Ces contributions caractérisent aussi le critère cardinal. Mais les ensembles qu'ils comparent sont dépourvus de conception *a priori* de similitude entre éléments, ce qui implique une axiomatique un peu différente.

8. Voir leur remarque 4.9, en page 128.

9. Voir la discussion de Gravel (2005), page 123.

aux singletons, mais ils se conforment tous aux deux autres axiomes identifiés ci-dessus.

En vertu du second axiome, la biodiversité augmente strictement si l'on ajoute une espèce à un singleton. Pour intuitif que ce principe puisse paraître, nous découvrirons dans la prochaine section des raisons pour ne pas le respecter.

Enfin, un classement de deux échantillons conforme au troisième axiome n'est pas affecté par l'ajout ou le retrait d'une espèce commune. Ce principe implique que la contribution d'une nouvelle espèce à la diversité ne dépend pas de la composition de l'échantillon auquel elle est ajoutée. Ainsi, la contribution d'un guépard à la diversité totale serait la même, que cet animal soit ajouté à un échantillon qui ne comporte que des félins (lions, tigres, léopards, etc.) ou qu'il le soit à un échantillon d'insectes, de poissons et 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.

Comme cela a été dit plus haut, les fondements du critère cardinal sont sensibles au problème de la définition des espèces. Un cas particulier fait facilement ressortir le problème. Il peut sembler acceptable de dire conformément à l'axiome 2 que la diversité d'un échantillon composé d'un chat et d'une sardine est strictement plus grande que celle d'un singleton composé d'une de ces deux espèces ; mais, si on admet que tout individu est une espèce à part entière, acceptera-t-on de dire qu'un échantillon de deux sardines est strictement plus diversifié qu'un échantillon d'une seule ? Un décideur cohérent avec la seconde façon de définir les espèces ne peut que répondre positivement, mais probablement avec moins de fermeté que dans le cas précédent, la différence entre un chat et une sardine étant plus marquée que celle entre deux sardines. L'axiomatique de Pattanaik et Xu (2000a) peut susciter des degrés d'insatisfaction différents selon que l'on raisonne sur le cardinal des ensembles X^j ou sur celui des ensembles S^j .

En plus de ces objections sur les définitions et l'axiomatique, il est facile de voir qu'avec les critères additifs appliqués aux partitions S^j , 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.

2.3. Le nombre « efficace » d'espèces dans un écosystème

La reconnaissance du rôle fonctionnel des espèces passe, pour partie au moins, par la prise en compte de leur abondance relative dans le critère de classement.

Faut-il, par exemple, affecter une plus grande importance aux espèces rares ?

Appelons a_A^j l'abondance absolue de l'espèce A dans l'échantillon j . Ainsi $a_p^1 = 4$ est le nombre de papillons dans l'échantillon X^1 . Et notons

$$p_A^j = \frac{a_A^j}{\sum_{A \in S^j} a_i^j}$$

l'abondance relative de l'espèce A dans l'échantillon X^j . L'abondance relative apporte une indication sur la viabilité de chaque espèce. Cette viabilité peut varier d'une espèce à l'autre, comme varie leur « efficacité » pour peser sur 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.

Mais s'en tenir à ces seules considérations 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, il faut des indices qui combinent 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 » est une fonction qui dépend de deux arguments : le nombre d'espèces différentes dans l'échantillon, n^j , et le vecteur des abondances relatives $p^j = \{p_A^j\}_{A \in S^j}$.

La formule générale de ces indices est :

$$D_\alpha(n^j, p^j) = \left[\sum_{A \in S^j} (p_A^j)^\alpha \right]^{\frac{1}{1-\alpha}}. \quad (2)$$

L'expression (2) identifie une famille d'indices paramétrés par α , dont la transformation logarithmique est appelée *entropie généralisée*, ou encore *entropie d'ordre α* (Rényi, 1961, Hill, 1973). Dans cette famille, $D_0(n^j, p^j) = n^j$ donne le critère cardinal. Les autres mesures les plus fréquemment utilisées sont

- l'indice Berger-Parker avec $\alpha = +\infty$,

$$D_{+\infty}(n^j, p^j) = 1/\max(p_A^j).$$

Selon cet indice, les échantillons X^1 et X^2 sont équivalents, puisque

$$D_{+\infty}(n^1, p^1) = D_{+\infty}(n^2, p^2) = 2.$$

Pour cet indice, seule compte l'espèce la plus abondante, et les autres sont négligées.

- l'indice de Simpson avec $\alpha = 2$,

$$D_2(n^j, p^j) = 1 / \sum_{A \in S^j} (p_A^j)^2.$$

Dans un échantillon de taille infinie, la probabilité pour que deux espèces tirées au hasard soient identiques vaut précisément $\sum_{A \in S^j} (p_A^j)^2$. C'est donc l'inverse de cette « probabilité » qui forme l'indice de diversité ; cet indice est d'autant plus grand que les espèces sont également réparties, c'est-à-dire quand la probabilité de tirer deux espèces *différentes* est maximale. Pour une répartition strictement égale, $p_A^j = 1/n^j$, l'indice restitue la même valeur que le critère cardinal, $D_2(n^j, p^j) = n^j$. Quand l'échantillon est dominé par une seule espèce A^* , au sens où $p_{A^*}^j \simeq 1$, l'indice prend sa valeur minimale $D_2(n^j, p^j) \simeq 1$. L'indice juge donc l'échantillon X^1 plus diversifié que l'échantillon X^2 , avec des valeurs respectives $D_2(n^1, p^1) \simeq 2,66$ et $D_2(n^2, p^2) = 2$.

- la mesure Shannon-Wiener, issue de la théorie de l'information, avec $\alpha \rightarrow 1$,

$$D_1(n^j, p^j) = \exp\left(-\sum_{A \in S^j} p_A^j \ln p_A^j\right),$$

dont les propriétés sont similaires à celles de l'indice de Simpson. Dans l'échantillon X^1 , $D_1(n^1, p^1) \simeq 2,83$. Dans l'échantillon X^2 , $D_1(n^2, p^2) \simeq 2$.

De façon générale, plus α est petit et moins les espèces rares sont négligées par la mesure : en particulier, lorsque $\alpha = 0$, toutes les espèces se voient attribuées le même poids. Au contraire, plus α est grand et plus important est le poids donné aux espèces les plus abondantes.

Cette famille de mesures respecte l'axiome d'indifférence aux singletons, mais elle peut violer l'axiome de monotonie ; l'indice Berger-Parker, par exemple, garde une valeur constante si on ajoute dix sardines à un échantillon de 100 chats, puisque une telle opération ne change pas la hiérarchie des abondances relatives. Elle 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. Un échantillon composé de quatre abeilles et quatre guêpes serait jugé équivalent à un échantillon de quatre abeilles et quatre lions par n'importe lequel de ces critères. 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.

2.4. La prise en compte des dissimilitudes entre espèces

Au terme de la section précédente, l'intérêt d'une notion de dissimilitude non dichotomique a été souligné. Nous allons voir trois approches qui s'efforcent de donner un contenu opératoire à une vision plus fine de la dissimilitude. La première s'appuie sur la notion de distance pour mesurer la dissimilitude entre des paires d'espèces et évalue la diversité d'un échantillon au moyen d'une certaine agrégation cardinale des dissimilitudes. La seconde approche se présente comme une agrégation de dissimilitudes ordinales construites à partir d'une relation d'ordre quaternaire¹⁰ entre paires d'espèces. Enfin, la dernière approche repose sur une vision de la biodiversité comme valeur des attributs réalisés.

Agrégation de dissimilitudes cardinales

Ces approches semblent trouver leur origine commune dans la contribution de Vane-Wright, Humphries et Williams (1991). Ces derniers utilisent la notion d'arbre taxonomique ou phylogénétique qui arrange les espèces en fonction de la façon dont elles ont évolué. La longueur d'une branche est proportionnelle au temps qui s'est écoulé depuis la séparation d'une espèce de son ancêtre commun avec d'autres espèces. Cette durée est prise comme une approximation de la différence génétique qui s'est accumulée. Vane-Wright, Humphries et Williams (1991) donnent à chaque espèce une priorité de préservation inversement proportionnelle au nombre de noeuds qui la sépare de la racine de l'arbre.

Les approches de Crozier (1992), Faith (1992), Weitzman (1992), Solow, Polasky et Broadus (1993) et Bossert, Pattanaik et Xu (2003) supposent d'abord que soient données les mesures cardinales des dissimilitudes entre paires d'individus $\{i, i'\} \subseteq X^j$, $j = 1, 2$. Pour Weitzman (1992) l'origine exacte de ces mesures n'est pas d'une importance capitale dans l'analyse. Comme sa procédure a vocation à s'appliquer à n'importe quel échelon de la biodiversité (gènes, espèces, écosystèmes, etc.), voire plus généralement à n'importe quel ensemble d'éléments, il est souhaitable, sinon indispensable, d'adapter la mesure des dissimilitudes en fonction du contexte. Pour un échantillon d'espèces, il paraît naturel d'utiliser les propriétés moléculaires des spécimens et de se baser par exemple sur l'hybridation ADN-ADN des paires, comme l'ont fait Eiswerth et Harvey (1992)¹¹. Pour un ensemble d'écosystèmes, d'autres types de mesures pourront paraître plus judicieux.

10. Une relation quaternaire ordonne des paires d'éléments, pris quatre à quatre. Voir p. 44-46.

11. L'hybridation ADN est une technique scientifique utilisée pour mesurer la différence génétique entre espèces. Pour une présentation et de plus amples références, voir Krajewski (1989), Li et Grauer (1991), Hillis et Moritz (1990). On peut aussi consulter l'annexe de Weitzman (1993).

Formellement, une mesure de dissimilitude est une fonction de distance $d : X^j \times X^j \rightarrow \mathbb{R}^+$, qui satisfait les deux propriétés suivantes¹² :

1. symétrie : $d(i, i') = d(i', i)$, $\forall i, i' \in X^j$,
2. $d(i, i') = 0$, si et seulement si $i = i'$.

Pour une meilleure compréhension, revenons à notre exemple de huit éléments partitionné en cinq espèces, et supposons que les connaissances biologiques quantifient comme suit les distances génétiques :

- dans l'échantillon 1 : $d(T, P) = a > d(T, M) = b > d(M, P) = c$,
- dans l'échantillon 2 : $d(S, C) = d > a + c$.

Pour mesurer la diversité d'un échantillon composé d'un seul individu, Weitzman propose une valeur de départ arbitraire D^0 , éventuellement normalisée à zéro, quelle que soit l'individu considéré. La mesure respectera donc l'axiome d'indifférence aux singletons.

Si l'échantillon étudié ne comporte que deux individus, la mesure de sa biodiversité est trivialement donnée par la distance entre ses deux individus différents, à laquelle on ajoute D^0 ; par conséquent, lorsque $D^0 = 0$:

$$D(\{i, i'\}) = d(i, i').$$

Les choses se compliquent pour un échantillon de trois individus. Comment agréger toutes les dissimilitudes par paires? On peut d'abord imaginer d'ajouter à la diversité du sous-échantillon de deux individus, les dissimilitudes apportées par le troisième individu i'' :

$$\begin{aligned} D(\{i, i', i''\}) &= D(\{i, i'\}) + d(i, i'') + d(i', i''), \\ &= d(i, i') + d(i, i'') + d(i', i''). \end{aligned}$$

Le problème avec cette façon de procéder est que les deux nouvelles distances peuvent contenir des informations génétiques déjà prises en compte dans la distance $d(i, i')$. Une redondance d'information, même partielle, devrait pouvoir être gommée par un indice approprié.

On préférera alors mesurer la diversité de l'échantillon élargi en ajoutant, à la mesure de la dissimilitude du sous-échantillon de deux individus, seulement la dissimilitude marginale apportée par le troisième individu, cette dernière pouvant être nulle. La question est de savoir comment mesurer la dissimilitude, ou distance, entre un individu et un ensemble d'individus. La définition mathématique usuelle

12. Les fonctions de distances possèdent aussi une dernière propriété, dite d'inégalité triangulaire, qui n'est pas requise dans notre contexte.

de la distance entre un singleton i'' et un ensemble¹³, ici un sous-échantillon non vide \mathbf{x}^j de X^j , s'énonce :

$$\delta(i'', \mathbf{x}^j) = \min_{h \in \mathbf{x}^j} d(i'', h), \quad \forall i'' \in X^j \setminus \mathbf{x}^j, \forall \mathbf{x}^j \subseteq X^j.$$

Autrement dit, la distance entre un individu et un échantillon est égale à la distance entre cet individu et son plus proche voisin dans l'échantillon. Ce choix assure notamment que $\delta(i'', \mathbf{x}^j) = 0$ si et seulement si i'' est similaire à au moins un individu du sous-ensemble \mathbf{x}^j , ce que nous écrirons avec un abus de notation $i'' \in \mathbf{x}^j$.

La dissimilitude agrégée vaut alors :

$$D(\{i'', \mathbf{x}^j\}) = D(\mathbf{x}^j) + \delta(i'', \mathbf{x}^j), \quad (3)$$

et nous remarquons immédiatement que si l'individu ajouté appartient à une espèce déjà représentée dans le sous-échantillon, alors $D(\{i'', \mathbf{x}^j\}) = D(\mathbf{x}^j)$, ce que Weitzman (1992, page 391) appelle la propriété de *jumelage* (twining property). La mesure (3), proposée aussi par Faith (1992), est appelée *diversité phylogénétique*. Nous pouvons noter qu'elle ne respecte pas l'axiome d'indépendance puisque, par définition, la diversité marginale d'un individu dépend de l'échantillon dans lequel il est ajouté. Mais elle respecte l'axiome de monotonie.

Comment la mesure (3) se comporte-t-elle lorsque l'on ajoute une espèce distincte ? Si une tortue vient enrichir un échantillon $\{M, P\}$ de méduses et de papillons, alors on pourrait construire la mesure

$$\begin{aligned} D(\{M, P, T\}) &= D(\{M, P\}) + \delta(T, \{M, P\}), \\ &= d(M, P) + d(T, M), \\ &= c + b. \end{aligned}$$

Il manque 5 méduses pour achever la construction de l'échantillon 1. Avec la propriété de jumelage, $\delta(i'', \mathbf{x}^j) = 0$ pour $i'' \in \mathbf{x}^j$, on peut ajouter autant de fois que l'on veut une espèce déjà présente dans l'échantillon $\{M, P, T\}$, la diversité totale ne changera pas. C'est-à-dire que la mesure de la diversité que nous sommes en train de construire souffre du même défaut que le critère cardinal : elle ignore le rôle fonctionnel des espèces dans leur écosystème, du moins la partie de ce rôle expliqué par l'abondance relative.

Un autre problème demeure : en général cette mesure dépend de l'ordre dans lequel on ajoute des individus pour agréger les dissimilitudes. En effet, si on reconstruit l'échantillon X^1 par ajout d'une méduse au sous-échantillon $\{T, P\}$, au

13. Appelée parfois distance de Hausdorff.

lieu d'ajouter une tortue à $\{M, P\}$, la mesure de diversité vaut :

$$\begin{aligned} D(\{M, P, T\}) &= D(\{T, P\}) + \delta(M, \{T, P\}), \\ &= d(T, P) + d(P, M), \\ &= a + c \neq c + b \quad \text{si } a \neq b. \end{aligned}$$

Une mesure de la diversité ne peut souffrir de ce défaut car le classement de deux échantillons risque alors de dépendre de l'ordre dans lequel leurs dissimilarités sont agrégées ! On peut cependant remarquer que lorsque $a = b$ le problème disparaît. Cette propriété s'obtient plus généralement lorsque les distances par paires sont dites *ultra-métriques*, c'est-à-dire lorsque pour tout triplet d'individus, les deux plus grandes distances entre individus sont égales¹⁴. Les distances ultra-métriques possèdent une propriété importante : l'information qu'elles contiennent peut être représentée graphiquement au moyen d'un arbre taxonomique, dont nous avons déjà parlé. La fonction de diversité phylogénétique est alors simplement la longueur de l'arbre (voir Weitzman, 1992, p. 368-372).

Malheureusement, comme suffit à le montrer notre exemple quand $a \neq b$, beaucoup de distances ne sont pas ultra-métriques. L'astuce de Weitzman pour obtenir une mesure unique dans le cas général consiste, pour chaque itération, à construire l'ensemble à évaluer par ajout de l'individu qui offrira la plus grande mesure. La formule générale pour la diversité d'un échantillon X^j est donnée de façon récursive :

$$D_W(X^j) = \max_{i \in X^j} \{D_W(X^j - i) + \delta(i, X^j - \{i\})\}. \quad (4)$$

Pour nos deux échantillons X^1 et X^2 , avec la normalisation $D^0 = 0$, le calcul selon (4) donne¹⁵ :

$$D_W(X^1) = a + c < D_W(X^2) = d.$$

L'observation cruciale à ce stade est, évidemment, que cette mesure, appliquée aux échantillons X^1 et X^2 , renverse le classement réalisé par le critère cardinal ou par n'importe quel critère d'entropie généralisée D_α utilisé pour mesurer le

14. Formellement, cette propriété s'énonce :

$$\max\{d(i, i'), d(i', i''), d(i, i'')\} = \text{médiane}\{d(i, i'), d(i', i''), d(i, i'')\},$$

$\forall i, i', i'' \in X^j$.

15. La mesure du premier échantillon résulte de l'expression :

$$\begin{aligned} D_W(X^1) &= \max\{D(\{M, P\}) + \delta(T, \{M, P\}), D(\{T, P\}) + \delta(M, \{T, P\}), D(\{T, M\}) + \delta(P, \{T, M\})\} \\ &= \max\{c + b, a + c, c + b\} = a + c. \end{aligned}$$

Pour de grands échantillons, le calcul récursif devient vite très lourd. Weitzman (1992, Section V) offre une façon alternative et moins coûteuse en calculs de réaliser la même mesure. Nous verrons plus loin une seconde méthode, encore plus simple, due à Bossert, Pattanaik et Xu (2003).

nombre efficace d'espèces. Pour important qu'il soit, ce résultat n'est pas surprenant ; intuitivement, il se produit quand les critères d'entropie opèrent un classement d'échantillons qui va à l'encontre de l'information, qu'ils ignorent, sur les dissimilitudes entre espèces. 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. Weitzman indique deux axiomes qui impliquent la mesure (4) :

Axiome 4 (Monotonie par rapport aux espèces) Si un individu i est ajouté à un échantillon X^j , alors

$$D_W(X^j \cup i) \geq D_W(X^j) + \delta(i, X^j).$$

Axiome 5 (Existence d'un Lien) Pour tout échantillon X^j composé d'au moins deux espèces, il existe au moins une espèce $l(X^j) \in X^j$, appelée espèce « lien », qui satisfait

$$D_W(X^j) = D_W(X^j - \{l\}) + \delta(l, X^j - \{l\}).$$

Le premier axiome énonce que l'addition d'un individu à un échantillon doit augmenter la diversité globale au moins à hauteur de sa dissimilitude par rapport à son plus proche voisin. Cette propriété peut paraître intuitive ; elle est pourtant violée par le critère de Simpson comme par le critère de Shannon-Wiener. En effet, l'ajout d'un élément à un échantillon où tous les individus sont également répartis entre les espèces, réduit la mesure de l'entropie. Le second axiome stipule qu'il est toujours vrai que l'élimination d'une espèce $l(X^j)$ réduit la diversité d'un montant exactement égal à la distance qui sépare cette espèce de sa voisine la plus proche. Cet axiome aussi est violé par les mesures D_α : si l'élimination d'une espèce permet de réaliser un sous-échantillon d'espèces avec un profil d'abondances relatives plus uniforme, loin de baisser la mesure D_α peut augmenter.

En fait Weitzman consacre deux sections entières aux propriétés de sa procédure (sections VI et VII, pages 390 à 395). L'une d'entre elles, très naturelle pour une démarche basée sur la richesse génétique, stipule que la mesure de diversité augmente, en valeur absolue, lorsque toutes les distances entre individus augmentent. On peut encore exprimer cette propriété de la façon suivante :

Axiome 6 (Monotonie par rapport aux distances) Prenons n'importe quels échantillons X^j et X^h avec au moins deux individus, et soit $\phi(\cdot)$ une bijection de

X^j dans X^h . Supposons que

$$d(\phi(i), \phi(i')) \geq d(i, i'), \quad \forall i, i' \in X^j, i \neq i'.$$

Alors

$$|D(X^h)| \geq |D(X^j)|.$$

Il faut observer que d'autres procédures que celle de Weitzman peuvent satisfaire la propriété de jumelage et les axiomes de monotonie par rapport aux espèces et aux distances. C'est le cas de la mesure de Solow, Polasky et Broadus (1993), qui ne vise pas à préserver un ensemble aussi diversifié que possible, mais plutôt à conserver un échantillon d'espèces aussi représentatif que possible. Dans cette optique, qui n'aboutit pas toujours aux mêmes priorités de conservation que la mesure de Weitzman, l'extinction d'espèces qui ont des voisines plus proches qui survivent, est relativement moins grave que la perte d'espèces avec des cousines éloignées. L'indice proposé est :

$$D_{SPB}(X^i) = - \sum_{m \in X^j} \delta(m, X^i), \quad (5)$$

où X^i est l'échantillon préservé, tandis que X^j est l'échantillon sacrifié. Contrairement à la mesure de Weitzman, celle-là n'est pas indifférente à l'identité des singletons. En effet, la diversité d'un singleton dépend des distances génétiques qui séparent l'unique espèce préservée des espèces sacrifiées.

Dans nos deux échantillons, le calcul selon (5) nécessite des informations jusque là ignorées, à savoir les distances génétiques entre espèces d'échantillons différents. Supposons que ces dernières soient :

- $d(S, P) = f < d(S, T) = g < d(S, M) = h$,
- $d(C, P) = k < d(C, T) = l < d(C, M) = m < f$.

Avec ces nouvelles informations, si S^1 est préservé, nous pouvons calculer :

$$\begin{aligned} D_{SPB}(X^1) &= - \sum_{m \in X^2} \delta(m, X^1), \\ &= - [\delta(S, X^1) + \delta(C, X^1)] \\ &= - [d(S, P) + d(C, P)] \\ &= - (f + k), \end{aligned}$$

Pour le scénario où X^2 serait préservé, on trouve :

$$\begin{aligned} D_{SPB}(X^2) &= - \sum_{m \in X^1} \delta(m, X^2), \\ &= - [\delta(P, X^2) + \delta(T, X^2) + \delta(M, X^2)] \\ &= - [d(S, P) + d(S, T) + d(S, M)] \\ &= - (k + l + m). \end{aligned}$$

La priorité sera donnée au premier échantillon, en contradiction avec le diagnostic de la mesure de Weitzman, si et seulement si $f < l + m$, inégalité qui peut parfaitement être vérifiée. Ainsi, l'acceptation des axiomes 4 et 5 et de la propriété de jumelage ne suffit pas, dans certains cas, pour éclairer les choix. Réciproquement, en l'absence d'une caractérisation axiomatique, l'utilisateur d'une procédure ne peut être sûr des propriétés qu'elle possède, certaines pouvant se révéler tout à fait indésirables. De ces difficultés, on peut tirer une leçon simple : si la biodiversité devait jamais se mesurer selon la méthode de Weitzman, ou une autre, l'aboutissement de la démarche axiomatique, d'un point de vue pratique, voudrait que ce fût comme conséquence d'une adhésion aux principes qui caractérisent cette procédure et uniquement celle-là.

Lorsque l'ensemble des espèces est suffisamment « riche »¹⁶, la mesure de Bossert, Pattanaik et Xu (2001) que nous allons maintenant présenter, et qui est équivalente à celle de Weitzman tout en étant plus simple à calculer, est alors en relation bi-univoque avec un ensemble d'axiomes. Cette dernière mesure se calcule aussi de façon itérative : à partir des distances entre une espèce d'un ensemble et les autres espèces, on garde en mémoire la plus petite distance et on retire cette espèce ; puis on répète la procédure sur le sous-ensemble restant, et ainsi de suite jusqu'à la dernière espèce restante. La diversité totale s'obtient alors comme étant la somme des distances mises en mémoire.

La question cruciale, à laquelle Bossert, Pattanaik et Xu (2001) offrent une réponse originale, est de savoir quelle espèce doit être éliminée à chaque étape. A la première étape, notons $X_1^1 = X^1$ le grand échantillon. On commence par construire, pour chaque espèce, le vecteur δ_i des distances entre cette espèce et les autres dans le grand échantillon. On ordonne les éléments de ces vecteurs dans l'ordre croissant. On obtient, par exemple, pour l'échantillon 1 :

$$\delta_T = (0, b, a), \quad \delta_M = (0, c, b), \quad \delta_P = (0, c, a).$$

Nous classons ensuite les espèces de X_1^1 en fonction de l'ordre lexicographique $\leq_L^{X_1^1}$ qui s'établit sur les vecteurs de distances δ_i . C'est-à-dire que pour ordonner ces vecteurs, nous en comparons les premières coordonnées ; en cas d'égalité nous comparons ensuite les secondes coordonnées, et ainsi de suite. Notons, de façon usuelle, $<_L^{X_1^1}$ et $=_L^{X_1^1}$ les facteurs asymétrique et symétrique associés à cette relation d'ordre. Le classement lexicographique dans l'échantillon 1 donne :

$$M <_L^{X_1^1} P <_L^{X_1^1} T.$$

La spécificité de la procédure consiste à retirer l'espèce située en bas de la hiérarchie lexicographique sur les vecteurs de distances δ_i , à savoir en première étape

16. Le sens du mot « riche » sera précisé plus loin.

la méduse ; nous gardons en mémoire la plus petite distance entre cette espèce et les autres, soit $c = d(M, P)$, et nous démarrons ensuite la seconde étape avec le sous-échantillon $X_2^1 = X_1^1 - \{M\}$. À nouveau, nous reconstruisons les vecteurs de distances entre espèces

$$\delta_T = (0, a), \quad \delta_P = (0, a),$$

qui donnent le classement lexicographique des espèces restantes

$$T \underset{L}{=}^{X_2^1} P.$$

Il est important de noter que le classement obtenu entre deux espèces peut changer d'une itération à l'autre : à la première itération le papillon était classé strictement avant la tortue, alors qu'à la seconde itération ces deux espèces deviennent équivalentes. Ceci tient au fait que la contribution d'une espèce à la diversité dépend de la composition de l'ensemble à évaluer. On élimine, par exemple, la tortue et on enregistre la plus petite distance dont elle était à l'origine, soit $a = d(T, P)$. Avec une seule espèce dans le dernier sous-échantillon, la procédure est arrivée à son terme. La mesure de la biodiversité s'obtient par sommation des plus petites distances mises en mémoire, soit :

$$D_{BPX}(X^1) = a + c.$$

La mesure obtenue est égale à celle de Weitzman, une propriété d'équivalence qui est en fait robuste et rigoureusement démontrée par Bossert *et alii* (2001, théorème 5.2). Il est intéressant de connaître cette dernière procédure pour deux raisons : *i*) pour de grands échantillons, elle est plus simple à calculer, *ii*) dans certains cas, cette procédure, et donc celle de Weitzman, est en relation bi-univoque avec trois axiomes (Bossert, Pattanaik et Xu, 2001, Théorème 5). La présentation ci-dessous s'inspire de Gravel (2005) :

Axiome 7 (Monotonie par rapport à la dissimilitude) Pour n'importe quels individus i, i', i'' et i''' dans X^j , $\{i, i'''\} \geq \{i', i''\}$ si et seulement si $d(i, i''') \geq d(i', i'')$.

Axiome 8 (Indépendance restreinte) Pour n'importe quels échantillons X^1 et X^2 , et pour n'importe quels individus $i \notin X^1$ et $i' \notin X^2$, si la distance séparant l'individu i de son plus proche voisin dans le premier échantillon est, faiblement, plus petite que la plus petite des distances séparant deux individus du premier échantillon, et s'il en va de même pour l'individu i' par rapport au second échantillon et si, finalement, $\delta(i, X^1) = \delta(i', X^2)$, alors $X^1 \geq X^2$ si et seulement si $X^1 \cup \{i\} \geq X^2 \cup \{i'\}$.

L'axiome de monotonie par rapport à la dissimilitude qui ne doit pas être confondu avec l'axiome de monotonie par rapport aux distances, relie le classement d'ensembles de deux individus au classement des distances entre paires. Cet axiome peut paraître évident. Pourtant la mesure de Solow, Polasky et Broadus ne

le respecte pas, puisqu'elle repose sur une agrégation des distances entre individus d'échantillons différents.

L'axiome d'indépendance restreinte stipule que l'ajout d'individus augmentant de la même manière la proximité maximale dans les échantillons où ils sont insérés, n'affecte pas le classement des échantillons. L'indice D_{SPB} ne le respecte pas non plus systématiquement, la raison étant de même nature que celle évoquée à propos du non respect de l'axiome de monotonie par rapport à la dissimilitude.

Pour présenter le troisième axiome, nous allons au préalable définir une espèce *lien*, au sens de Bossert *et alii*. Prenons quatre individus i, i', i'' et i''' dans X^j , avec $i \neq i'$ et $i'' \neq i'''$. L'individu $l \in X^j - \{i, i'\}$ est une espèce *lien* de $\{i, i'\}$ relativement à $\{i'', i'''\}$ si et seulement si $\max\{d(i, l), d(i', l)\} \leq d(i, i')$ et $d(i'', i''') = d(i, i') + \min\{d(i, l), d(i', l)\}$. Cette notion d'espèce *lien* est évidemment proche de celle de Weitzman (1992). (Voir la discussion de Bossert *et alii*, 2001, en section 3).

Axiome 9 (Indifférence au lien) Pour n'importe quels individus i, i', i'', i''' et l dans X^j , avec $i \neq i'$, $i'' \neq i'''$ et $l \in X^j - \{i, i'\}$, si $\{i'', i'''\} > \{i, i'\}$ et si l est une espèce *lien* de $\{i, i'\}$ relativement à $\{i'', i'''\}$, alors $\{i'', i'''\} \sim \{i, i', l\}$.

Pour pouvoir démontrer leur théorème, Bossert *et alii* (2001) doivent donc pouvoir se placer notamment dans la situation décrite dans ce dernier axiome ; il faut pour cela que l'ensemble des individus soit suffisamment riche pour pouvoir générer n'importe quel nombre positif comme distance entre deux individus.¹⁷

Dégager la signification du dernier axiome est une entreprise laborieuse et, probablement, peu utile. Comme le souligne Gravel (2005), l'opacité de cet axiome et, dans une moindre mesure celle du précédent, jette un doute sur le contenu normatif de la procédure de Weitzman. Pour ce dernier, l'intérêt de sa procédure réside d'ailleurs moins dans sa caractérisation axiomatique que dans le fait qu'elle « marche », au sens où elle ne viole pas de propriétés essentielles que l'on peut attendre d'une fonction de diversité (Weitzman, 1992, page 376).

Il est pourtant au moins un sens où cette procédure ne « marche » pas tout à fait comme on le voudrait. Dans la pratique, les fonctions de distances numériques qui sont supposées données n'existent que pour un nombre limité (et petit) d'espèces, comme, par exemple, les 15 espèces de hérons en liberté, auxquelles Weitzman (1993) a consacré une intéressante étude de cas. Au-delà de ces situations particulières, cette approche requiert probablement plus d'informations biologiques que nous n'en posséderons jamais¹⁸ (voir Mainwaring, 2001, pour

17. Ce qui serait vérifié par exemple si l'échantillon contenait un continuum d'espèces !

18. Il faut garder à l'esprit que même le simple inventaire des espèces existantes sur terre ne nous est pas donné ; *a fortiori* une liste complète de fonctions de distance ne saurait l'être...

de plus amples précisions). Cette objection conduit Weikard (2002) à suggérer de changer l'échelle de l'analyse, de sorte à appliquer la procédure de Weitzman à des ensembles d'écosystèmes, plutôt qu'à des ensembles d'espèces. La diversité d'une collection d'écosystèmes est alors égale au nombre d'espèces différentes contenues dans la collection (Weikard, 2002, proposition 1).

Agrégation de dissimilitudes ordinales

Face à cette difficulté de disposer de fonctions de distance, Bervoets et Gravel (2004) ont proposé d'appréhender la diversité comme une agrégation de dissimilitudes ordinales (voir aussi Pattanaik et Xu, 2000). On suppose acquise l'aptitude à formuler des énoncés du type « la dissimilitude entre les individus i et i' est plus grande que celle entre les individus i'' et i''' ». L'exigence informationnelle est évidemment moins grande que celle d'un énoncé du type « la dissimilitude entre les individus i et i' est deux fois plus grande que celle entre les individus i'' et i''' » autorisé dans l'approche cardinale. Ce faisant, les unités sur lesquelles les comparaisons se conçoivent ne sont plus des couples d'individus mais des quadruplets d'individus, et la relation d'ordre utilisée est quaternaire.

Pour tout quadruplet d'individus i, i', i'' et $i''' \in X^J$, nous noterons

$$(i, i') Q(i'', i'''),$$

l'énoncé « la dissimilitude entre les individus i et i' est au moins aussi grande que celle entre les individus i'' et i''' » ; l'énoncé « la dissimilitude entre les individus i et i' est strictement plus grande que celle entre les individus i'' et i''' » sera quant à lui noté :

$$(i, i') Q_A(i'', i'''),$$

et, enfin, l'énoncé « la dissimilitude entre les individus i et i' est identique à celle entre les individus i'' et i''' » sera écrit

$$(i, i') Q_S(i'', i''').$$

Supposons que les informations dont nous disposons pour nos deux échantillons indiquent :

- que la dissimilitude entre la sardine et le chat est au moins aussi grande que celle entre la tortue et le papillon,

$$(S, C) Q(P, T),$$

- cette dernière paire présentant une dissimilitude au moins aussi grande que celle entre la tortue et la méduse

$$(P, T) Q(T, M),$$

- qui, elle-même, a une dissimilitude au moins aussi grande que celle entre la méduse et le papillon

$$(T, M) Q(M, P).$$

Le lecteur attentif aura remarqué que ces relations quaternaires se conforment aux informations cardinales sur les dissimilitudes données dans la sous-section précédente. Sur ces seules informations ordinales peut-on construire un ordre \geq qui permette de classer nos deux échantillons du point de vue de la diversité qu'ils offrent? Dans une démarche résolument axiomatique, Bervoets et Gravel (2004) ajoutent les exigences suivantes au critère de classement recherché :

Axiome 10 (Monotonie ordinale par rapport à la dissimilitude) Pour tous les individus i, i', i'' et $i''' \in X^j$, $(i, i') Q(i'', i''') \Leftrightarrow \{i, i'\} \geq \{i'', i'''\}$.

Axiome 11 (Monotonie faible par rapport à l'inclusion) Pour tous les échantillons X^1 et X^2 , si $X^1 \supseteq X^2$ alors $X^1 \geq X^2$.

Axiome 12 (Robustesse par rapport à l'ajout d'ensembles dominés) Pour tous les échantillons X^1, X^2, X^3 et X^4 satisfaisant $X^2 \cap X^3 = X^2 \cap X^4 = X^3 \cap X^4 = \emptyset$, si $X^1 \geq (X^2 \cup X^3)$, $X^1 \geq (X^2 \cup X^4)$, et $X^1 \geq (X^3 \cup X^4)$, alors $X^1 \geq (X^2 \cup X^3 \cup X^4)$, et si $X^1 > (X^2 \cup X^3)$, $X^1 > (X^2 \cup X^4)$, et $X^1 > (X^3 \cup X^4)$, alors $X^1 > (X^2 \cup X^3 \cup X^4)$.

Les deux premiers axiomes s'apparentent à des traductions ordinales des axiomes 4 et 6. 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.

Le critère *maxi max* qui classe les échantillons en fonction de la dissimilitude relative de leurs deux individus les plus dissimilaires est le seul critère qui vérifie ces trois axiomes. Sur la base des informations données plus haut, la tortue et le papillon, espèces qui offrent la plus grande dissimilitude dans l'échantillon 1, forment une paire moins dissimilaire que la sardine et le chat de l'échantillon 2 : l'échantillon 2 est donc déclaré plus diversifié. Observons que cette prévalence serait conservée si l'échantillon 1 se voyait enrichi de libellules, de fourmis et, pourquoi pas, d'une kyrielle d'autres espèces, 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 discuté entre les échantillons ¹⁹.

19. Bervoets et Gravel (2004) parviennent à nuancer quelque peu cet arbitrage en envisageant un prolongement lexicographique du critère *maxi max* et en recourant à d'autres axiomes. Mais cette autre approche n'amoindrit que très partiellement la faiblesse soulignée ici.

On comprend ici l'un des intérêts de l'approche cardinale, dont l'exigence informationnelle a certes été soulignée mais qui par agrégation des dissimilarités permet d'éviter la dictature systématique des paires les plus dissimilaires.²⁰

2.5. La diversité 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. Même s'il s'avérait que ces dernières sont génétiquement proches des tortues qui, elles, survivront, il y a dans la perte définitive de cette caractéristique quelque chose d'autant plus inquiétant que les conséquences en sont mal connues. D'un autre côté, la disparition du premier échantillon signifierait, elle, la perte de l'unique espèce qui peut voler, ainsi que de l'unique espèce représentative des mollusques. Puisqu'un choix doit être fait, ne pourrait-il pas résulter d'un arbitrage explicite entre ces attributs ? Cette question attire l'attention sur l'existence de plusieurs dimensions d'intérêt dans la biodiversité. Clairement, une réponse ne pourra provenir d'une vision unidimensionnelle au terme de laquelle la biodiversité reposerait uniquement sur les dissimilarités génétiques (cardinales ou ordinales) entre espèces (Purvis et Hector, 2000).

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'importance. Par exemple, pour les espèces des échantillons 1 et 2, ces attributs pourraient être :

- 1 ≡ être une espèce,
- 2 ≡ pouvoir évoluer en milieu terrestre,
- 3 ≡ pouvoir évoluer en milieu aquatique,
- 4 ≡ peser moins de 100 grammes,
- 5 ≡ être un vertébré,
- 6 ≡ être un félin,
- 7 ≡ porter une carapace,
- 8 ≡ être un mollusque,
- 9 ≡ pouvoir voler,
- 10 ≡ etc.

20. 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.

Le repérage des attributs procède de la subjectivité du décideur : il lui appartient d'énoncer ceux qu'il valorise. En plus de la multi-dimensionalité, l'approche multi-attributs marque donc une seconde rupture par rapport aux indices précédents qui reposaient sur des notions « objectives ». Nehring et Puppe (2002) précisent clairement en effet que leur objectif est de capturer la *valeur d'existence* de la biodiversité (même si elle ne sera jamais utilisée, la biodiversité représente une valeur du fait de sa seule présence), plutôt que sa *valeur d'usage* (du fait de l'exploitation et de la consommation des stocks de poissons, des forêts, etc.) ou sa *valeur instrumentale* (davantage de diversité signifie, par exemple, de plus grandes chances de trouver des nouveaux vaccins, ou encore une plus grande résistance des écosystèmes aux catastrophes écologiques).

Pour tout sous-ensemble A d'un échantillon X^j d'individus, on identifie les attributs possédés exactement par tous les individus dans ce sous-ensemble. Par exemple, l'ensemble $\{T, M\}$ possède les attributs « être une espèce » et « pouvoir évoluer en milieu aquatique ». Ce sous-ensemble est aussi appelé l'*extension* des attributs 1 et 3, et ce sont les extensions qui serviront d'*ultima ratio* pour la valeur de la diversité. Pour dire cela autrement, une extension est vue comme un attribut en soi, soit parce que l'ensemble en question ne possède qu'un seul attribut auquel il s'identifie, soit parce que la famille des attributs que lui seul contient constitue l'attribut pertinent. Puisqu'il y a association entre les parties de l'échantillon et les attributs pertinents, ces derniers sont en nombre égal, au maximum, au nombre de parties non vides contenues dans X^j , à savoir $2^{\text{Card}(X^j)} - 1$.

Il est supposé ensuite qu'une valeur numérique $\lambda_A \geq 0$ puisse indiquer l'importance, pour le décideur, de chaque extension, c'est-à-dire de chaque attribut pertinent réalisé dans l'échantillon X^j . Un attribut A est réalisé dans un ensemble X^j si ce dernier comporte au moins un individu qui possède cet attribut, autrement dit si $A \cap X^j \neq \emptyset$.

Nehring et Puppe proposent alors de mesurer la diversité d'un échantillon en sommant les valeurs des attributs A réalisés :

$$D_{NP}(X^j) = \sum_{A \subseteq X^j, A \cap X^j \neq \emptyset} \lambda_A . \quad (6)$$

Dans un *théorème de représentation*, ils donnent des fondements pour cette fonction de diversité. Imaginons que le décideur soit confronté à un choix en deux étapes : *i*) d'abord choisir parmi des options de protection qui vont conduire, avec une certaine probabilité, à différents ensembles d'individus conservés, *ii*) ensuite exploiter au mieux l'ensemble qui résultera de l'option choisie, peut-être par conservation *in fine* d'une seule espèce en fonction de la valeur esthétique qu'elle trouvera aux yeux du décideur à ce moment là. C'est-à-dire que le décideur n'a qu'une idée probabiliste de ce que seront ses préférences en seconde étape. En résumé, en première période, le décideur doit ordonner des distributions

de probabilités affectées à différentes extensions, c'est-à-dire des *loteries* pour utiliser le langage usuel de la théorie de la décision. S'il respecte l'axiomatique von Neumann-Morgenstern de la théorie de la décision dans l'incertain, alors ses préférences sur des sous-ensembles d'individus peuvent être représentées comme une espérance d'utilité. Cette dernière pourrait prendre des valeurs négatives, puisqu'elle n'est définie qu'à une transformation affine positive près. Elle pourra s'interpréter comme une fonction de diversité de la forme (6) si les coefficients λ_A qui lui correspondent, et qu'on peut retrouver au moyen d'une *inversion conjuguée de Moebius* (Nehring et Puppe, 2002, sections 2.3 et 2.4), sont tous non négatifs, ce qui est garanti lorsqu'un dernier axiome dit de *positivité* est respecté (Nehring et Puppe, 2002, théorème 2.1 page 1267). Cet axiome, qui démarque donc le concept de fonction de diversité de la théorie de l'utilité, indique que le décideur préfère les loteries qui, quel que soit l'attribut A , lui donnent une plus grande probabilité de réalisation.

Pour de grands échantillons, le nombre potentiel de valeurs λ_A à attribuer, $2^{\text{Card}(X^j)} - 1$, est très grand, ce qui peut poser problème pour calculer $D_{NP}(X^j)$. D'un point de vue pratique, il est donc utile de se demander s'il ne serait pas possible d'obtenir $D_{NP}(X^j)$ comme agrégation de dissimilitudes entre individus, ces dernières n'étant qu'en nombre $\text{Card}(X^j) [\text{Card}(X^j) - 1]$, ou même $\text{Card}(X^j) [\text{Card}(X^j) - 1] / 2$ lorsque les distances sont symétriques. À partir de l'expression (6), on peut envisager la mesure naturelle suivante des dissimilitudes :

$$d(i, i') = D_{NP}(\{i, i'\}) - D_{NP}(i') = \sum_{A: i \in A, i' \notin A} \lambda_A . \quad (7)$$

C'est-à-dire que $d(i, i')$ ne se conçoit pas à partir des distances génétiques entre paires d'individus i et i' comme chez Weitzman (1992), mais comme le total des poids de tous les attributs possédés par i mais pas par i' ²¹. La distance ainsi obtenue est une pseudo-métrique : elle est bien à valeurs dans l'ensemble des réels positifs ou nuls, elle satisfait l'inégalité triangulaire, mais elle n'est pas forcément symétrique, sauf si $D_{NP}(i) = D_{NP}(i')$, $\forall i, i'$.

L'approche multi-attributs est-elle compatible avec une mesure de la diversité obtenue comme agrégation de dissimilitudes, lorsque celles-ci sont données par (7) ? C'est possible lorsque l'on ne peut trouver de triplet d'individus tel que, si deux individus partagent un attribut, celui-ci ne soit pas possédé aussi par le troisième (Nehring et Puppe, 2002, théorème 4.1). Si on exige en plus de la fonction de diversité qu'elle soit monotone croissante avec les dissimilitudes, alors il faut imposer la condition, plus forte, qu'il n'existe pas de cycles de longueur supérieure à trois (Nehring et Puppe, 2002, théorème 6.1).

21. En fait, si les attributs pertinents se résument à des phénotypes, c'est-à-dire des manifestations visibles des gènes, l'expression (7) restitue l'idée d'une dissimilitude génétique.

Un exemple permet de vérifier ces notions et de mieux les comprendre. Si le décideur retient comme seuls attributs pertinents 7 ≡ « porter une carapace », 8 ≡ « être un mollusque » et 9 ≡ « pouvoir voler », avec pour poids $\lambda_7 = \lambda_8 = \lambda_9 = 1/3$, alors la mesure de la biodiversité dans l'échantillon 1 comme somme des poids des attributs réalisés est :

$$D_{NP}(X^1) = \lambda_7 + \lambda_8 + \lambda_9 = 1 .$$

À partir de la formule (7), les distances entre paires valent :

$$\begin{aligned} d(T, P) &= 1/3 = d(P, T) , \\ d(M, T) &= 1/3 = d(T, M), \\ d(P, M) &= 1/3 = d(M, P). \end{aligned}$$

Observons que ces distances sont ultramétriques. Nous pouvons maintenant vérifier que la méthode récursive d'agrégation simple des dissimilitudes de Weitzman, avec normalisation²² $D^0 = 1/3$, et l'utilisation des distances ci-dessus, renvoie la même valeur que celle de Nehring et Puppe :

$$\begin{aligned} D_W(\{T, M, P\}) &= D^0 + d(M, P) + \delta(T, \{M, P\}) \\ &= 1, \end{aligned}$$

ce qui est conforme avec le théorème 4.1 de Nehring et Puppe (2002), puisque dans l'exemple considéré il n'existe pas de cycle de longueur égale à trois.

Lorsque la structure des attributs n'est pas compatible avec l'agrégation des dissimilitudes, la fonction de diversité entretient avec la cardinalité de l'ensemble qu'elle mesure un rapport très spécifique. Illustrons le problème dans le cas d'un échantillon qui nous intéresserait pour sa potentialité à réaliser quatre attributs, 1 = « être une espèce », 2 = « pouvoir évoluer en milieu terrestre », 3 = « pouvoir évoluer en milieu aquatique » et 4 = « peser moins de 100 grammes ». Décrivons les individus de l'échantillon au moyen de vecteurs de caractéristiques binaires $v = (v^1, v^2, v^3, v^4)$, où v^i vaut 1 si l'attribut i est possédé et 0 sinon. La tortue par exemple correspond au vecteur (1, 1, 1, 0). Avec quatre caractéristiques, on peut trouver potentiellement $2^4 = 16$ vecteurs, ou éléments, de ce type, qui forment l'ensemble V de toutes les combinaisons possibles d'attributs. Si l'ensemble d'individus considéré est assez riche, il permettra la représentation de ces 16 vecteurs. Admettons que la valeur du premier attribut soit égale à 1, alors que celle des autres attributs vaut 1/3. Si la nature de l'échantillon permettait une agrégation des dissimilitudes, sa diversité devrait être inférieurement bornée

$$D_W(V) \geq 1 + (2^4 - 1) * \Gamma_V = 1 + 15 * 1/3 = 6,$$

22. Ce choix de normalisation permet de rendre cohérentes les deux approches lorsqu'on les applique pour mesurer la diversité de singletons.

où Γ_V est ce que Nehring et Puppe appellent la *granularité* de l'ensemble V , c'est-à-dire la plus petite distance entre deux vecteurs. Or la somme des valeurs des quatre attributs, tous réalisés dans l'échantillon 1, vaut :

$$D_{NP}(V) = 1 + 3/3 = 2.$$

La diversité dans le cas multidimensionnel est une fonction *sous-modulaire*.

En termes moins techniques, la diversité comme agrégation de dissimilarités n'est possible que lorsque la structure des attributs retenus se ramène au cas uni-dimensionnel (pour cette interprétation de l'acyclicité, voir Nehring et Puppe, 2002, pages 1185-1186). Pour les contextes multi-dimensionnels, la dissimilarité des paires ne suffit pas pour déterminer la diversité d'un ensemble. Il est important de distinguer ces deux cas car le comportement de la mesure de biodiversité D_{NP} n'est pas le même. Dans le cas unidimensionnel, lorsque l'ensemble des individus d'un échantillon croît, sa diversité croît en proportion ; dans le cas multidimensionnel, la diversité d'un ensemble croît beaucoup plus lentement que sa cardinalité. Au fond, cette propriété est intuitive : plus un ensemble est grand et moins il est probable qu'un nouvel individu apporte de nombreux attributs non déjà réalisés. Ignorer la nature multidimensionnelle d'une situation peut donc conduire à surestimer substantiellement sa diversité (Nehring et Puppe, 2002, section 7).

Cette conclusion est peut-être le point fort de l'approche multi-attributs. Un autre point fort, à moins que cela ne se révèle être une faiblesse, tient à la grande flexibilité conceptuelle qu'offre cette approche. Par exemple, si le fait d'être une espèce particulière est vu comme un attribut et si le poids affecté à chaque attribut vaut 1, la fonction (6) n'est rien d'autre que le critère cardinal. De plus, avec une pondération qui peut varier d'une espèce à l'autre, il devient possible de prendre en compte la dissimilarité entre espèces et de décrire la famille des critères additifs. Il est donc inutile de chercher à déterminer lequel de nos deux échantillons sera déclaré plus diversifié par la fonction de diversité (7) : tout peut dépendre de la pondération retenue ! *Ex post* cette théorie peut trouver une rationalité à n'importe quel choix de sauvegarde. Une dernière faiblesse d'une telle mesure est que la diversité reste insensible au nombre de fois où un attribut est réalisé. Cette fois encore, la notion d'abondance relative, centrale pour les indices basés sur l'uniformité, restera ignorée.

3. Synthèse et comparaison

A présent, faisons l'inventaire des informations qui ont été retenues pour la construction des indices. Ce sont, pour un échantillon j : la relation d'équivalence E qui permet de faire des regroupements d'individus en sous-ensembles d'espèces,

le nombre d'espèces n^j , le vecteur des abondances relatives des espèces de l'échantillon, p^j , la dissimilitude cardinale par paires d'individus $d()$, la relation d'ordre quaternaire Q définie sur les quadruplets d'individus, les attributs A .

La description formelle $\Omega^j = \{E, n^j, p^j, d(), Q, A\}$ d'un échantillon j tient en une spécification des éléments listés ci-dessus et, à ce niveau de généralité, un indice de biodiversité est une fonctionnelle qui, à toute spécification des informations, associe un nombre réel, $D : \Omega^j \rightarrow R$. Le critère cardinal, largement utilisé par les biologistes, est défini sur le sous-ensemble $\{E, n^j\} \subset \Omega^j$; les écologues préférant combiner les notions de richesse et d'uniformité, raisonnent sur le sous-ensemble $\{E, n^j, p^j\} \subset \Omega^j$; on trouve aussi chez les écologues et chez les économistes, une préoccupation pour la notion de dissimilitude, traduite par des indices qui « vivent » sur le sous-ensemble $\{E, n^j, d(), Q, A\} \subset \Omega^j$.

Nous l'avons vu, il y a dans le choix d'un indice particulier une adhésion, consciente ou non, à certains axiomes ou principes. Le tableau ci-dessous synthétise les informations sur les propriétés des indices. Une ligne correspond à un axiome ou une propriété. Les colonnes contiennent les diverses approches de classement. La démarche de Bervoets et Gravel (2004) n'a pas été reprise car les deux principales propriétés qui la différencient des autres sont particulièrement claires : sa nature ordinale et la dictature systématique des paires les plus dissimilaires sur le classement.

Tableau 1 : *Propriétés des indices de diversité*

	D_A	D_α	D_W	D_{SPB}	D_{NP}
Indifférence aux singletons	oui/non	oui	oui	non	non/oui
Monotonie p/r ajout à un singleton	oui	non	oui	non	non/oui
Indépendance	oui	non	non	non	non/oui
Propriété de jumelage	oui	non	oui	oui	non/oui
Monotonie p/r aux espèces	oui	non	oui	oui	oui
Existence d'un lien	non	non	oui	?	non/oui
Monotonie p/r distances	non	non	oui	oui	non/oui
Indépendance restreinte	non	non	oui	non	non/oui
Robustesse ajout ens. dominés	non	non	non	non	non
Dict. paire la plus dissimilaire	non	non	non	non	non

Quelques cases appellent des précisions. On trouve oui/non à la question de savoir si la classe des critères additifs est indifférente aux singletons. La raison en est que le critère cardinal possède cette propriété mais il n'en va pas de même pour les autres critères additifs. De même on trouve souvent oui/non dans les cases de la mesure de Nerhing et Puppe. La généralité de ce critère lui permet

d'englober la classe des critères additifs ainsi que la procédure de Weitzman, et donc de posséder *a priori* les propriétés des deux colonnes D_A et D_W : tout dépend des attributs retenus comme pertinents.

Les mesures dans la famille des critères basés sur l'entropie ne respectent pas les axiomes de monotonie (par rapport à l'ajout d'espèces, par rapport aux dissimilitudes). Elles ne respectent en fait que le principe d'indifférence aux singletons. En revanche, les critères qui agrègent les dissimilitudes respectent tous la propriété de jumelage et les axiomes de monotonie élargie et de monotonie par rapport à la dissimilitude. Mais ils ne respectent pas l'axiome d'indépendance et le principe de robustesse aux ajouts d'ensembles dominés.

L'axiome de monotonie par rapport à la dissimilitude oppose les colonnes 1 et 2 aux colonnes 3 et 4. Les indices des deux premières colonnes sont très utilisés par les sciences de la vie, tandis que ceux des deux colonnes suivantes sont plutôt connus dans les sciences de l'Homme (les économistes en fait). Faut-il voir une explication disciplinaire dans l'adhésion à une axiomatique particulière ou simplement le fait que les critères de Weitzman (1992) ou de Solow *et alii* (1992), de naissance récente et publiés dans des revues surtout lues par les économistes, sont encore mal connus des biologistes ? Baumgärtner (2004) avance l'explication 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 bien entendu liées étroitement à la composition de ces derniers et notamment à l'abondance des espèces en ce qu'elle conditionne les probabilités de survie et la dynamique des populations. En revanche, l'objectif à atteindre pour les économistes est généralement le maximum de bien-être pour l'Homme. De ce point de vue, la diversité a de la valeur en ce qu'elle offre une variété de choix. Baumgärtner (2004) qualifie cette approche de « libérale », encore que le terme « welfariste » puisse paraître aussi bien adapté. Cette explication n'est pas vraiment convaincante car les écologues partagent avec les économistes la paternité des premières mesures d'agrégation de dissimilitudes cardinales.

Une piste de recherche, encore vierge à notre connaissance, serait de déterminer si les deux approches sont mutuellement exclusives et, en cas de réponse négative, d'œuvrer à la construction d'indices de diversité sensibles à la fois aux préoccupations de conservation des biologistes et à la recherche d'une grande dissimilitude d'options, à laquelle écologues et économistes attachent de l'importance.

4. Politiques de conservation

Nous sommes maintenant préparés pour étudier l'utilité des notions précédentes en matière de politique de conservation des espèces. L'analyse de Weitzman (1998) marque à coup sûr une étape conceptuelle importante dans cette réflexion qui, avec un effort de réinterprétation, incorpore d'ailleurs comme cas particuliers certaines des études élaborées par les biologistes et les écologues pour la protection de sites ou d'écosystèmes. Pour présenter cette contribution, il faudra envisager des problèmes de choix plus riches que la simple décision de sacrifier un échantillon sur deux. Plus spécifiquement, nous allons quantifier les risques qui pèsent sur les espèces et préciser la nature des contraintes qui concernent les actions de conservation.

4.1. La parabole de l'Arche de Noé

Au lieu de supposer, comme nous l'avons fait jusqu'à présent, qu'un seul échantillon peut être sauvé, imaginons un problème de choix plus nuancé : une action de protection pour une espèce augmente ses chances de survie, mais s'accompagne aussi d'un certain coût. De plus, les moyens financiers qu'il est possible de dégager sont limités. Quelles espèces faudrait-il protéger ? C'est en définitive une version moderne de l'histoire de l'arche de Noé²³ que Weitzman (1998) a analysée dans le formalisme suivant.

Soit $P_i \in [0, 1]$ la probabilité de survie de l'espèce i . Sans perte de généralité, imaginons que seuls le papillon et la tortue soient menacés. Il y a quatre états du monde possibles :

1. le papillon et la tortue survivent, avec probabilité $P_P * P_T$,
2. seul le papillon survit, avec probabilité $P_P * (1 - P_T)$,
3. seule la tortue survit, avec probabilité $(1 - P_P) * P_T$,
4. les deux espèces disparaissent, avec probabilité $(1 - P_P) * (1 - P_T)$.

Une politique de conservation en faveur d'une espèce permet de faire varier sa probabilité de survie entre deux bornes

$$\underline{P}_i \leq P_i \leq \bar{P}_i, \forall i = P, T, \quad (8)$$

où \underline{P}_i correspond à la menace qui pèse sur l'espèce correspondante en l'absence de mesure active et \bar{P}_i s'obtient si tous les efforts de protection ont été consentis, à un

23. Selon l'Ancien Testament, Dieu demanda à Noé de sauver un couple représentatif de chaque espèce. A notre époque, d'après les calculs de Mann et Plummer (1995), aucune arche ne serait assez grande pour cela. Il faudrait se résoudre à sacrifier certaines espèces.

certain coût. Appelons C_i le coût associé à une politique de protection maximale pour l'espèce i , qui ferait passer sa probabilité d'extinction de P_i à \bar{P}_i . Et soit B le budget total qui peut être consacré à la protection de la biodiversité. La contrainte de budget s'énonce alors :

$$\sum C_i \frac{P_i - \bar{P}_i}{\bar{P}_i - P_i} = B . \quad (9)$$

Noé choisira les politiques de protection, dans la limite budgétaire (9), qui lui procureront la plus grande utilité. La biodiversité rend plusieurs services à l'Homme. À la section 2.5 nous avons déjà évoqué sa valeur d'usage, sa valeur instrumentale et sa valeur d'existence. On lui attribue encore une *valeur esthétique* (un goût pour la variété du monde vivant) ou enfin une *valeur d'option*, qui apparaît dans les situations d'incertitude où il est préférable d'éviter de procéder aujourd'hui à des choix irréversibles ; l'attente a une valeur en soi, en permettant de s'informer et de prendre des décisions en fonction du contexte.

Conformément à ce qui vient d'être décrit, chaque espèce i entre comme argument dans la fonction d'utilité de Noé à plusieurs titres : pour sa valeur d'usage, sa valeur d'existence ou sa valeur esthétique U_i , et aussi pour sa contribution à la diversité phylogénétique D_W , que nous avons vue en section 2.4.1, cette dernière pouvant découler aussi d'une valeur d'usage (indirecte), d'une valeur instrumentale ou d'une valeur d'option²⁴. Et l'utilité espérée pour Noé d'un échantillon se présente comme la somme de la *valeur d'existence espérée* $U(P_P, P_T) = P_P U_P + P_T U_T$, et de la *diversité espérée* de toutes les espèces $W(P_P, P_T)$. Cette diversité espérée est une généralisation en univers incertain de la fonction de diversité D_W . Elle vaut

$$\begin{aligned} W(P_P, P_T) &= P_P * P_T * D_W(\{P, T\}) \\ &+ P_P * (1 - P_T) * D_W(\{P\}) \\ &+ (1 - P_P) * P_T * D_W(\{T\}) \\ &+ (1 - P_P) * (1 - P_T) * D_W(\emptyset). \end{aligned}$$

Compte tenu de tous ces éléments, le problème de Noé s'énonce formellement :

$$\max_{P_P, P_T} W(P_P, P_T) + U(P_P, P_T) \quad (10)$$

sous contraintes (8) et (9).

Les diversités marginales espérées, qui accompagnent les variations infinitési-

24. Weitzman compare une espèce à une bibliothèque : celle-ci a de la valeur à la fois en tant qu'immeuble, pour son esthétisme et indépendamment de ce qu'elle contient, et pour les livres qu'elle offre à la lecture (l'information génétique).

males de protection P_P et P_T s'écrivent :

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial P_P} W(P_P, P_T) &= P_T * [D_W(\{P, T\}) - D_W(\{T\})] \\ &\quad + (1 - P_T) * D_W(\{P\}) > 0, \\ \frac{\partial}{\partial P_T} W(P_P, P_T) &= P_P * [D_W(\{P, T\}) - D_W(\{P\})] \\ &\quad + (1 - P_P) * D_W(\{T\}) > 0. \end{aligned} \tag{11}$$

Les expressions ci-dessus s'interprètent naturellement comme des distances espérées entre le papillon et la tortue, conditionnellement au fait que l'une de ces espèces pourrait disparaître ; Weitzman singularise ces grandeurs en leur donnant une notation, D_i , $i = P, T$, et un nom : « distinctiveness » (page 1290, 1998). On peut aussi remarquer que, en raison de l'axiome de monotonie par rapport aux espèces, les termes $D_W(\{i, i'\}) - D_W(\{i'\})$ sont strictement positifs, c'est-à-dire que la fonction de diversité est monotone croissante strictement par rapport à chacun de ses arguments : si la contrainte de budget le permet, toutes les espèces bénéficieront d'une protection maximale sinon, seule l'espèce avec la plus grande diversité marginale espérée bénéficiera de cette attention (à moins que la contrainte de budget ne suffise pas même à couvrir le coût d'une seule espèce). Cette propriété « extrême » de la solution, qui se vérifie dans le cas général (Weitzman, 1998, théorème 2, page 1287), fait dire à Weitzman qu'« une agence de conservation devrait penser à cibler ses fonds limités plutôt qu'à les disperser ». La prescription théorique rejoint ici la solution des *hotspots* de biodiversité, encouragée par les biologistes. Ces *hotspots* désignent des sites de forte concentration en diversité dont la conservation est déclarée prioritaire (Myers *et alii*, 2000).

Une autre propriété de la solution, qui n'est pas intuitive, peut être illustrée dans le cas simple suivant. Supposons que la richesse génétique de chaque espèce, prise isolément, soit la même $D_W(\{P\}) = D_W(\{T\})$, et qu'elle soit « assez » grande au sens où $D_W(\{P\}) = D_W(\{T\}) > d(P, T)$. Sachant que

$$D_W(\{P, T\}) = D_W(\{P\}) + d(P, T),$$

on peut réécrire (11) comme suit :

$$\begin{aligned} D_P &= -P_T * [D_W(\{P\}) - d(P, T)] + D_W(\{P\}), \\ D_T &= -P_P * [D_W(\{T\}) - d(P, T)] + D_W(\{T\}), \end{aligned}$$

ce qui signifie que la diversité marginale espérée d'une espèce est d'autant plus petite que l'autre espèce a une probabilité de survie importante. Supposons, de plus, des coûts de protection identiques et un budget légèrement insuffisant pour offrir une protection maximale aux deux espèces. Si au *statu quo* la tortue a moins de chance de disparaître, i.e. $P_P < P_T$, alors $D_T - D_P = (P_T - P_P) * [D_W(\{P\}) - d(P, T)] > 0$, il conviendra de concentrer les efforts sur la tortue, soit l'espèce qui a déjà les chances de son côté. En effet, en perdant le papillon, la tortue qui est conservée garde toujours le pool de gènes communs. En dispersant les fonds, on risque de

perdre les deux espèces et donc, non seulement la « diversité marginale » qu'apporterait le papillon par rapport à la tortue, mais aussi le pool de gènes que les deux espèces ont en commun.

La propriété « extrême » de la solution est-elle robuste ? Clairement, la façon dont la diversité a été prise en compte joue ici un rôle important. Si, au lieu d'utiliser la fonction de diversité de Weitzman, nous retenons le critère de Simpson, la diversité espérée n'est plus forcément une fonction monotone croissante ; il pourrait y avoir des solutions intérieures de façon générique.

Une autre contribution de l'article de Weitzman (1998), importante dans une perspective pratique, est de montrer que la politique de protection optimale peut-être approximée par une règle simple, qui consiste à classer les espèces selon les valeurs :

$$R_i = (D_i + U_i) \left(\frac{\Delta P_i}{C_i} \right) \quad (12)$$

avec

$$\Delta P_i = \bar{P}_i - \underline{P}_i,$$

et à embarquer les espèces en commençant par celle qui présente le plus grand R_i , puis l'espèce avec le second plus grand R_i , et ainsi de suite tant que la contrainte budgétaire n'est pas atteinte... Les nombres (12) sont vus comme un guide pratique pour s'assurer que différents aspects de la préservation sont pris en compte (c'est-à-dire les quatre variables de la formule).

Cette règle simple maximise en fait la version linéarisée du problème de Noé. En effet, avec des ΔP_i « relativement petits », un développement de Taylor au premier ordre donne une approximation de la fonction de diversité espérée :

$$\begin{aligned} W(P_P, P_T) &\simeq W(\underline{P}_P, \underline{P}_T) + \frac{\partial}{\partial P_P} W(\underline{P}_P, \underline{P}_T) (P_P - \underline{P}_P) \\ &\quad + \frac{\partial}{\partial P_T} W(\underline{P}_P, \underline{P}_T) (P_T - \underline{P}_T) \\ &\simeq W(\underline{P}_P, \underline{P}_T) + \underline{D}_P (P_P - \underline{P}_P) + \underline{D}_T (P_T - \underline{P}_T) \end{aligned}$$

Si on substitue cette version linéarisée dans l'objectif de Noé, on obtient un problème de programmation linéaire :

$$\max_{P_P, P_T} \alpha_P P_P + \alpha_T P_T + \text{constantes}$$

sous contraintes (8) et

$$\beta_P P_P + \beta_T P_T = \gamma,$$

où

$$\begin{aligned}\alpha_i &= U_i + \underline{D}_i, \\ \beta_i &= \frac{C_i}{\Delta P_i}, \\ \gamma &= B + \frac{C_P P_P + C_T P_T}{\Delta P_i}.\end{aligned}$$

L'algorithme de résolution d'un tel problème classe les projets en fonction de leur ratio

$$\frac{\alpha_i}{\beta_i} = R_i$$

et favorise les projets avec les ratios les plus élevés.

Metrick et Weitzman (1998) ont proposé de vérifier si les décisions de protection réelles, prises dans le cadre de la loi américaine sur la protection des espèces en danger, ont été conformes à la prescription du modèle de l'Arche de Noé. Il s'agissait en particulier d'estimer si les quatre éléments qui composent la formule des R_i ont joué le rôle attendu. Il apparaît que seule la grandeur U_i est significative pour expliquer les choix réels. Plus précisément, c'est la valeur charismatique ou emblématique des espèces qui semble avoir prévalu pour les porter sur la liste des espèces en danger.

4.2. Autres aspects importants pour la conservation de la biodiversité

Si cette parabole de l'Arche de Noé marque une étape importante dans les efforts pour conceptualiser l'analyse coûts-bénéfices en matière de conservation, on peut bien entendu souhaiter l'enrichir, ou s'en écarter, sur de nombreux points.

Conservation *in situ* ou *ex situ* ?

Le modèle ne restitue pas l'existence d'interactions entre espèces et ne peut donc être pertinent en l'état que pour guider les choix de conservation *ex situ*, c'est-à-dire servir la logique de la protection dans des jardins botaniques ou dans des zoos, ou encore dans des banques de gènes. Ces pratiques se conçoivent surtout lorsque la protection *in situ* n'est plus envisageable en raison d'une dégradation trop importante de leur habitat. Sinon la protection *in situ* est préférée car : *i*) elle présente l'avantage de laisser les processus d'évolution et de spéciation suivre leur cours, *ii*) elle favorise la bonne santé des écosystèmes qui offrent de nombreux services à la société.

La parabole de l'Arche de Noé a récemment été revisitée afin d'y étudier l'importance des interactions entre espèces sur les choix de conservation. Les contributions de Baumgärtner (2004) et de van der Heide, van der Berg et van Ierland (2005) proposent d'introduire les relations écologiques *via* des probabilités d'extinction conditionnelles. On peut ainsi traduire le fait que la probabilité de survie du chat de l'échantillon 2 dépend naturellement de la probabilité de survie des sardines, ses proies naturelles. L'oubli de ces interactions peut évidemment conduire à des priorités de conservation totalement erronées (van der Heide *et alii*, 2005), et même si le critère à optimiser ne valorisait pas les sardines, il peut être optimal d'en conserver, dans la mesure où leur présence augmente la probabilité de survie des chats (Baumgärtner, 2004).

Dans la pratique, l'estimation des probabilités de survies dans toute leur complexité se heurte, comme le calcul des distances génétiques, au caractère très limité de nos connaissances actuelles. Faire reculer voire disparaître ces limites peut prendre du temps et, à en croire de nombreux indicateurs biologiques, nous n'en avons pas.

Les effets de seuils

Biologistes et écologues attirent l'attention sur l'existence de seuils dans la dynamique des espèces ; lorsque certaines proportions sont franchies, la dynamique change substantiellement, peut-être de façon irréversible. Par exemple, dans l'échantillon 2, si l'effectif des sardines tombe en dessous du niveau qui permet leur reproduction naturelle, à terme cette espèce disparaîtra entraînant aussi la perte des chats, c'est-à-dire celle de l'échantillon entier.

Les analyses coûts-bénéfices habituelles, comme celle de Weitzman (1998), ignorent cet aspect du problème. Selon Baumgärtner (2004), il faut voir un biais disciplinaire et méthodologique dans le relatif oubli de cette notion chez les économistes : l'Économie est la science du choix or le respect de ces seuils, qui conditionne en définitive la survie de l'Homme, est une absolue nécessité qui ne saurait être mise en balance avec d'autres objectifs pour la société. C'est une situation de non choix. Dans une perspective plus technique, ces seuils signifient « non-convexités » dans les ensembles de production, c'est-à-dire des objets mathématiques d'utilisation délicate. Quoi qu'il en soit, l'identification de ces seuils et leurs implications en matière de choix de conservation est un enjeu majeur, et son étude gagnera probablement en pertinence si elle intègre les compétences des sciences de la nature et des sciences sociales.²⁵ Elle gagnera aussi à développer

25. Pour une telle tentative d'intégration, le lecteur pourra consulter le numéro spécial « The economics of non convex ecosystems » de la revue *Environmental and Resource Economics* (vol. 26, 2003).

les connaissances pour la prise de décision en situation d'incertitude et d'irréversibilité. Sur ce dernier point, on aimerait en savoir plus sur les fondements du fameux *Principe de précaution*, qui stipule que lorsqu'une activité présente une menace grave et irréversible pour l'Homme et l'environnement, des mesures préventives doivent être adoptées, même si les connaissances scientifiques actuelles ne permettent pas d'établir avec certitude les causes et l'ampleur des risques.

Actions au niveau des espèces ou des sites naturels ?

Au lieu d'ancre la réflexion sur les espèces, on peut retenir comme base d'analyse les sites naturels ou les écosystèmes. Nous rejoignons ici la suggestion de Weikard (2002). Souvenons-nous que selon sa démarche, la diversité d'un écosystème est égale au nombre d'espèces différentes qu'il contient. Sans nier les difficultés que l'on peut rencontrer dans une opération de comptage, elles sont évidemment sans commune mesure avec celles attachées à l'estimation de distances génétiques, qui supposent d'ailleurs que le comptage soit possible. Par ailleurs, puisqu'un écosystème, dans l'optique de Weikard, se définit comme une région biogéographique identifiable et viable sans échanges biologiques avec d'autres écosystèmes, la question de l'interdépendance des probabilités de survie (des écosystèmes) est trivialement réglée. Un dernier avantage réside dans la présomption qu'il est moins coûteux de préserver des habitats afin d'éviter que des espèces ne deviennent menacées d'extinction, que de les restaurer lorsque les espèces sont effectivement déclarées menacées. De toutes façons, la protection *in situ* des espèces est illusoire si on ne protège pas leur habitat.

La méthode de calcul développée pour l'arche de Noé peut fort bien s'employer à sélectionner les écosystèmes qui bénéficieront de moyens de préservation²⁶. Lorsque $P_i \in \{0, 1\}$, $U_i = 0$ et $D(X^i) = \text{card}(X^i)$, le problème de Noé rejoint d'ailleurs plusieurs autres analyses élaborées par les efforts conjoints des biologistes, des écologues et des économistes, et qui s'efforcent de maximiser un objectif environnemental, c'est-à-dire un indice de biodiversité comme le critère cardinal, compte tenu de certaines contraintes, par exemple, budgétaires.

L'ambition est de répondre à la question « où conserver ? » dans un réseau de sites. La question est délicate car certaines espèces ont leur habitat à cheval sur plusieurs sites²⁷. L'intérêt marginal d'un site dépend donc du réseau de sites auxquels il vient s'ajouter. Un exemple type de *problème de sélection de sites* peut se formuler comme suit. Soit deux variables dichotomiques : $y_i = 1$ si l'espèce i est contenue dans au moins un des sites sélectionnés (0 sinon), et $x_j = 1$ si le site j est sélectionné (0 sinon). Soit encore N_j le sous-ensemble des sites dans lequel on

26. Weitzman (1998) mentionne cette possibilité mais il ne la développe pas.

27. C'est clairement le cas pour les espèces migratoires.

peut trouver l'espèce i , et B le budget total. L'ensemble J des sites qui peuvent faire l'objet d'une protection particulière est donné, ainsi que les espèces que chaque site contient. Ces sites, indicés par $j = 1, \dots, n$, ont des valeurs foncières hétérogènes c_j . Il faut choisir le sous-ensemble de sites qui maximise le critère cardinal :

$$\sum_{i \in S^0} y_i ,$$

sous les contraintes

$$\sum_{j \in N_i} x_j \geq y_i \quad \text{pour tout } i \in S^0 , \quad \text{et} \quad \sum_{j \in J} c_j x_j \leq B .$$

Plusieurs variantes de ce problème existent. On peut remplacer le critère cardinal par la diversité phylogénétique (Polasky *et alii*, 2001) ; dans le cas des États-Unis, le réseau optimal de sites en est assez peu affecté, probablement parce que richesse et diversité phylogénétique y sont fortement corrélées ; Arthur *et alii* (2004) objectent qu'on ne connaît pas avec certitude les espèces qui vivent sur un site donné. Ils proposent d'abord de maximiser la richesse espérée, qu'ils comparent ensuite avec la solution qui protégerait certaines espèces en danger en élevant leur niveau de protection jusqu'à un certain seuil. Cette fois, les solutions peuvent être très différentes lorsque les seuils de protection sont bas. De façon générale, dans une perspective efficacité-coût l'objectif à optimiser est relativement arbitraire, ce qui pose la question de savoir si les solutions de protection sont fortement sensibles au choix du critère. La réponse est en général affirmative (Polasky, 2005).

Les dimensions spatiales de la diversité

La protection de la biodiversité doit s'envisager comme un problème qui possède de nombreuses caractéristiques spatiales. On peut en citer au moins cinq :

1. la biodiversité n'est pas répartie de manière homogène sur la surface de la planète (Gaston, 2000). Une grande part des espèces végétales et animales est concentrée dans les forêts tropicales situées, souvent, dans les pays en voie de développement ; *a contrario* les pays développés sont relativement pauvres en biodiversité mais ils en bénéficient. Cela signifie que si certains bienfaits de la biodiversité sont universels, les coûts d'opportunité de sa protection ne le sont pas. En conséquence, la conversion des espaces naturels en surfaces agricoles ou urbaines peut être localement optimale, même si au niveau mondial l'optimalité recommanderait le contraire. En d'autres termes, il y a une importante asymétrie entre pays quant aux bénéfices nets qu'ils peuvent attendre de la biodiversité, sauf à envisager des mesures pour en modifier la répartition avec, par exemple, des compensations financières en provenance des pays développés de sorte qu'aucun pays n'oppose son veto à

la coopération. (Voir par exemple Barrett, 1994, Aulong, Figuières et Lifran, 2005.) Même à de plus petites échelles géographiques, à l'intérieur d'un pays ou une région, les bénéfiques nets de la biodiversité sont sujets à de fortes variations spatiales : l'efficacité allocative commande donc d'offrir des fonds de conservation différenciés. D'un autre côté, il est moins coûteux (administrativement et politiquement) de gérer des fonds uniformes. La forme idéale de ces fonds doit donc traduire un arbitrage optimal entre différenciation et uniformité (Wu et Bogess, 1999, Johst et alii, 2002, Drechsler et Wätzold, 2001).

2. Le développement des activités humaines se traduit non seulement par l'érosion des habitats mais aussi par leur fragmentation. Les conséquences de ce phénomène sur la richesse en espèces et sur les mesures de protection font débat (Kingsland, 2002). D'un côté, la fragmentation peut nuire notamment au maintien d'interactions essentielles entre espèces. D'un autre côté, plusieurs petites réserves minimisent davantage certains risques, d'incendie ou d'épidémie par exemple, qu'une seule grande réserve. A suivre le premier argument, augmenter la surface naturelle ne suffit pas ; il faut aussi privilégier une logique d'agglomération. Si le second argument prévaut, il vaut mieux, à surface totale donnée, multiplier les sites naturels.
3. Certaines espèces se trouvent actuellement sur des terres dont la valeur foncière est très élevée, d'autres sur des terres peu coûteuses. Puisque les espèces sont inégalement réparties géographiquement, la sélection des réserves pour leur protection peut gagner à prendre en compte le prix du foncier. Ando et alii (1998), par exemple, comparent les coûts de deux formulations du problème de sélection de sites. La première formulation consiste à minimiser le nombre de sites qui permet de protéger un nombre donné d'espèces. Dans la seconde formulation, il s'agit de minimiser le coût total associé à la protection du même nombre d'espèces. Les deux solutions ne coïncident pas. En effet, il peut être optimal de choisir un réseau constitué d'un plus grand nombre de sites, moins riches en espèces, mais surtout moins coûteux. Ce qui signifie que le nombre d'espèces protégées peut être augmenté tout en réduisant les coûts. En fait, minimiser la dépense foncière permet de réaliser des économies de coûts qui vont jusqu'à 70 % de ceux obtenus lorsqu'on cherche à minimiser le nombre de sites.
4. Il faut se garder d'envisager l'organisation spatiale de la préservation indépendamment de l'allocation spatiale des activités économiques. Les mesures de protection de sites évoquées ci-dessus vont inmanquablement avoir des répercussions sur le prix du foncier qui, par suite, produira un effet sur la localisation des activités économiques qui, à leur tour, peuvent avoir un effet aussi sur le prix du foncier, etc. Cela signifie qu'idéalement le problème de sélection de site d'Ando et alii (1998) devrait incorporer des ef-

fets d'équilibre général complexes avec mobilité des facteurs de production, c'est-à-dire avec certains concepts de l'économie géographique, sous peine de conduire à des conclusions erronées. On trouve très peu d'études à ce jour qui envisagent la problématique de la biodiversité sous cet angle (Eppink et Withagen, 2005).

5. Enfin, beaucoup d'espèces menacées ont un habitat localisé sur des propriétés privées (la majorité aux États-Unis, Parkhurst *et alii*, 2002). Si le rachat de ces terres n'est pas possible, il faut envisager d'autres moyens pour la préservation, par exemple, des incitations financières pour les propriétaires qui adoptent des pratiques agricoles respectueuses de l'environnement. De telles incitations existent déjà, par exemple, dans certains volets des politiques européennes (Natura 2000, conférences interministérielles sur les politiques forestières durables) ou dans la loi américaine sur les espèces en danger.

Les défaillances institutionnelles

Une multitude d'agents affectent la biodiversité au quotidien. Même si tous les exploitants agricoles se conformaient à un calcul coûts-bénéfices à la Weitzman (1998) pour la protection des écosystèmes sur leurs domaines, ils n'aboutiraient généralement pas à une protection de la diversité socialement optimale. Il eût fallu pour cela incorporer aussi dans leur analyse la valeur que la diversité présente pour autrui. Mais comment connaître cette valeur et quel intérêt l'exploitant trouverait-il à la prendre en compte ? C'est le problème habituel des externalités ; des droits de propriétés bien définis, offerts, par exemple, à ceux qui produisent ces effets externes, pourraient s'échanger avec, comme conséquence, une plus forte incitation à préserver la biodiversité. Mais comment définir des droits de propriétés sur des services dont nous bénéficions mais qui restent mal identifiés ? L'absence ou l'incomplétude des marchés, la nature « bien public » de certains services rendus par la biodiversité, mettent en défaut la logique libérale. Nous sous-évaluons la valeur sociale de la biodiversité car il n'y a pas de signaux « prix » qui puissent correctement orienter nos choix vers un usage de la nature conforme à l'intérêt général.

Si ces difficultés semblent disqualifier le marché comme solution pour une plus grande protection de la biodiversité, elles ne valident pas nécessairement le recours aux initiatives caritatives ou à l'intervention étatique. Les contributions volontaires à la protection de la biodiversité se heurtent au problème du passager clandestin car beaucoup de ses services sont non rivaux dans la consommation. Et le secteur public présente ses propres défaillances : les préférences des décideurs politiques ne se confondent pas nécessairement avec les préférences de la société et ils peuvent, en outre, succomber aux sirènes des groupes de pression.

Le besoin d'une coopération spatialisée

Une première façon de surmonter ces défaillances, dans une perspective libérale, consiste à exploiter autant que possible la logique des marchés. Il faut ainsi s'efforcer d'identifier les services rendus par la biodiversité et, chaque fois que c'est possible, créer des droits de propriété qui permettront de les incorporer dans le circuit économique. Cette suggestion, très courante, doit pourtant être prise avec précaution ; si tous les marchés nécessaires à la réalisation d'un optimum social ne peuvent être créés, on reste dans un contexte de second rang. Quand des distortions persistent dans certains domaines, il n'est pas forcément souhaitable d'établir les conditions de premier rang dans les secteurs où cela paraît possible (voir le chapitre 7 de Laffont, 1988).

Lorsque l'appropriation est techniquement impossible, il existe peut-être malgré tout un rôle pour le marché. G. Heal (2004) attire ainsi l'attention sur une possibilité négligée qui s'inspire de la littérature sur les prix hédoniques. Sa suggestion est de coupler les services de la biodiversité avec un bien foncier ou immobilier. La présence de biens publics locaux affecte la valeur de ces biens. Il mentionne l'exemple de l'État de Caroline du Sud qui souhaitait racheter Spring Island pour en faire une réserve naturelle. L'enchère fut remportée par un promoteur immobilier qui, en définitive, ne s'est pas livré à une urbanisation intensive : il était davantage profitable de construire de grandes propriétés dont la valeur de marché était d'autant plus grande qu'elles étaient assorties d'aménités environnementales, plutôt que de construire de nombreuses petites maisons, au détriment du paysage et à plus faibles prix unitaires. Ce résultat suppose néanmoins chez le monopoleur qui produira le couple maison - biodiversité, la capacité de pratiquer une discrimination en prix au premier degré, c'est-à-dire qu'il doit être suffisamment informé sur les préférences de ses acheteurs. Mais, dans les cas où cette solution est possible, elle favorise la protection de la biodiversité *in situ*, dans le respect de ses propriétés spatiales.

Une autre possibilité consiste à faire intervenir l'État pour corriger les incitations des agents dans le sens favorable au bien-être. C'est, plus généralement, le programme de recherche que poursuit la littérature sur les mécanismes incitatifs. Clairement, la cause de la biodiversité peut bénéficier des connaissances développées notamment pour contrer les comportements de passager clandestin dans l'approvisionnement en bien public. Ces connaissances gagneront toutefois en pertinence si elles sont adaptées, en particulier pour envisager la biodiversité comme un bien complexe dont les bénéfices publics sont à la fois locaux, *via* les services rendus par les écosystèmes, et globaux, lorsqu'on l'envisage comme un patrimoine génétique (voir Perrings et Gadgil, 2002, Trometter et Weber, 2003). De plus, un enjeu pour l'économiste sera d'imaginer des mécanismes Pareto améliorants qui prennent en compte la dimension spatiale de la biodiversité. Smith

et Shogren (2002), et Parkhurst *et alii* (2002) offrent un exemple intéressant d'un tel mécanisme : le régulateur offre aux exploitants agricoles un transfert monétaire pour tout effort de préservation, avec un bonus si les surfaces préservées s'agglomèrent en une seule grande zone naturelle.

5. Conclusion

La protection de la biodiversité pose deux défis conceptuels, au moins : *i*) il s'agit d'abord de définir ce que c'est, *ii*) pour pouvoir étudier ensuite comment la protéger.

A l'échelon des espèces, il existe plusieurs façons de concevoir la biodiversité. Les indices proposés pour la définir et la mesurer mettent l'accent sur une ou plusieurs des informations suivantes offertes par un échantillon :

- sa richesse en espèces,
- l'abondance relative de ses éléments,
- les dissimilitudes génétiques ou phylogénétiques qu'il contient,
- les caractéristiques offertes par les espèces, dans un sens très général.

Dans l'ensemble, il est possible de préciser certains principes auxquels ces indices obéissent et certaines propriétés qui leur sont attachées ; ce sont des éléments d'information précieux dans la mesure où les politiques de protection sont sensibles à l'indice retenu. Néanmoins, dans la plupart des cas on peut regretter l'absence d'une caractérisation axiomatique, c'est-à-dire une description complète des propriétés qui sont en relation bi-univoque avec chaque indice (sauf pour le critère cardinal et pour la procédure de Weitzman, 1992, quand l'échantillon étudié est assez riche). De plus, l'utilisation de ces indices pour la mesure de la diversité au niveau des espèces se heurte à des difficultés pratiques importantes, voire rédhibitoires, par exemple pour l'indice de diversité phylogénétique. Même si ces difficultés semblent amoindries lorsqu'on raisonne au niveau des écosystèmes, il ne se dégage à ce jour aucun consensus en faveur d'un échelon d'analyse particulier.

En tout état de cause, ces indices sont indispensables pour déterminer une politique de protection optimale, que ce soit sous la forme d'une analyse coûts-bénéfices (la parabole de l'Arche de Noé) ou d'une analyse efficacité-coût (le problème de sélection de sites).

En complément de cette approche normative, les efforts de recherche permettent aussi de mieux cerner les enjeux et les difficultés de la coordination des activités dans un sens plus favorable à la biodiversité. Certaines de ces difficultés, comme l'absence ou l'incomplétude des marchés, les comportements de passager

clandestin, la dispersion de l'information, ne sont pas l'apanage de la biodiversité. Mais d'autres difficultés, comme l'analyse des effets de seuil dans la dynamique des populations et aussi la prise en compte de divers attributs spatiaux, lui sont propres et en font un défi intellectuel adressé à la fois aux sciences du vivant et aux sciences sociales, l'économie en particulier. Dans la collaboration pluridisciplinaire qui s'annonce, l'expérience des économistes en matière d'implémentation et de géographie économique sera précieuse.

Références

- Ando A., J. D. Camm, S. Polasky et A. R. Solow. 1998. Species distributions, land values, and efficient conservation, *Science*, p. 2126-2128.
- Armsworth P. R., B. E. Kendall et F. W. Davis. 2004. An introduction to biodiversity concepts for environmental economists, *Resource and Energy Economics*, 26(6), p. 115-136.
- Arthur, J.L., J.D. Camm, R.G. Haight, C.A. Montgomery et S. Polasky. 2004. Weighing conservation objectives: maximum expected coverage versus endangered species protection, *Ecological Applications*, 14(6), p. 1936-1945.
- Aulong, S., C. Figuières et R. Lifran. 2005. Negotiation processes for the protection of biodiversity, DT LAMETA 2005-6.
- Barrett, S. 1994. The biodiversity supergame, *Environmental and Resource Economics*, 4(1), p. 111-122.
- Baumgärtner, S. 2004. Measuring the Diversity of What? And for What Purpose? A Conceptual Comparison of Ecological and Economic Measures of Biodiversity, IIEE Heidelberg, working paper, p. 1-22.
- Baumgärtner, S., C. Becker, M. Faber et R. Manstetten. 2004. Relative and absolute scarcity of nature, IIEE Heidelberg, working paper, p. 412.
- Bervoets, S. et N. Gravel. 2004. Appraising diversity with an ordinal notion of similarity : an axiomatic approach, *Fondazione Eni Enrico Mattei*, w.p. n° 45.2004.
- Bossert, W., Pattanaik P.K. et Y. Xu. 2003. Similarity of options and the measurement of diversity, *Journal of Theoretical Politics*, p. 405-421.
- Crozier, R.H. 1992. Genetic diversity and the agony of choice, *Biological Conservation*, 61, p. 11-15.

- Drechsler, M. et F. Wätzold. 2001. The importance of economic costs in the development of guidelines for spatial conservation management. *Biological Conservation*, 97, p. 51-59.
- Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity, *Biological Conservation*, 61, p. 1-10.
- Gaston K. J. 2000. Global patterns in biodiversity, *Nature*, 405, p. 220-227.
- Gravel N. 2005. Une analyse économique de la liberté de choix, dans *Leçons de philosophie économique*, vol. 2, édité par A. Leroux, Parsi, Economica. Disponible à <http://www.csh-delhi.com/team/downloads/publiperso/revLibdivLerouxweb.pdf>.
- Hillis D.M. et C. Morritz éd. 1990. Molecular systematics (Sunderland, MA : Sinauer Associates).
- Hill M.O. 1973. Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences, *Ecology*, 54(2), p. 427-432.
- Johst, K., M. Drechsler et F. Wätzold. 2002. An ecological-economic modelling procedure to design effective and efficient compensation payments for the protection of species, *Ecological Economics*, 41, p. 37-49.
- Kingsland, S.E. 2002. Creating a science of nature reserve design : perspectives from history, *Environmental Modeling and Assessment*, 7, p. 61-69.
- Klemisch-Ahlert. 1993. Freedom of choice : a comparison of different rankings of opportunity sets, *Social Choice and Welfare*, 10, p. 189-207.
- Krajewski C. 1989. Phylogenetic relationships among cranes (gruiformes : gruidae) based on DNA hybridization, *The Auk*, CVI, p. 603-618.
- Jones P. et Sugden R. 1982. Evaluating choices, *International Journal of Law and Economics*, 2, p. 47-65.
- Laffont, J.-J. 1988. Fundamentals of public economics, The Massachusetts Institute of Technology.
- Li W.-H. et D. Grauer. 1991. Fundamentals of molecular evolutions (Sunderland, MA : Sinauer Associates).
- Loomis, J.B. et D.S. White. 1996. Economic benefits of rare and endangered species : summary and meta-analysis, *Ecological Economics*, 18, p. 197-206.
- Mann C. et M. Plummer. 1995. Noah's choice. A. Knopf, NY.
- McCann K.S. 2000. The diversity-stability debate, *Nature*, 405, p. 228-233.

Mayr E. 1982. The growth of biological thought : diversity, evolution and inheritance, Belknap Press, Cambridge, MA.

Metrick A. et M.L. Weitzman. 1998. Conflicts and choices in biodiversity preservation, *Journal of Economic Perspectives*, 12, 3, p. 21-34.

Nehring K. et C. Puppe. 2002. A theory of diversity, *Econometrica*, 70, 3, p. 1155-1198.

Parkhurst G., J. Shogren, C. Bastian, P. Kivi, J. Donner, et R. Smith. 2002. Agglomeration Bonus : A Voluntary Mechanism to Reunite Fragmented Habitat for Biodiversity Conservation, *Ecological Economics*, 41(2), p. 305-328.

Pattanaik P.K. et Y. Xu. 2000a. On diversity and freedom of choice, *Mathematical Social Science*, 40, p. 123-130.

Pattanaik P.K. et Y. Xu. 2000b. On ranking opportunity sets in economic environments, *Journal of Economic Theory*, 93, p. 48-71.

Pearce, D. 2005. Economics and biodiversity conservation : what can we contribute ?, communication en session plénière de la conférence annuelle de l'*European Association of Environmental and Resource Economists*, Brême, Allemagne, juin 2005.

Perrings C. et M. Gadgil. 2002. Pour une protection efficace et équitable de la biodiversité. Conférence donnée dans le cadre du séminaire Economie de l'environnement et du développement durable, co-organisé par l'Iddri et le Medd, Paris, 11 avril 2002. Article présenté à IDDRI, MEDD.

Polasky S., J.D. Camm, A.R. Solow, B. Csuti, D. White et R. Ding. 2000. Choosing reserve networks with incomplete species information, *Biological Conservation*, 94, 1, p. 1-10.

Polasky, S., C. Costello et A. Solow. 2005. The economics of biodiversity conservation, dans *The Handbook of Environmental Economics*, J. Vincents and K.-G. Mäler (eds.).

Polasky S., B. Csuti, C.A. Vossler et M.S. Meyers. 2001. A Comparison of taxonomic distinctness versus richness as criteria for setting conservation priorities for north american birds, *Biological Conservation*, 97, 1, p. 99-105.

Purvis A. et A. Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity, *Nature*, 405, p. 212-219.

Rényi, A. 1961. On measures of entropy and information, in : J.Neyman (ed.), *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, Vol. I, University of California Press, Berkeley, p. 547-561.

- Smith R. et J. Shogren. 2002. Voluntary incentive design for endangered species protection, *Journal of Environmental Economics and Management*, 43, p. 169-187.
- Solow A.R., S. Polasky et J. Broadus. 1993. On the measurement of biological diversity, *Journal of Environmental Economics and Management*, 24, p. 60-68.
- Suppes P. 1987. Maximizing freedom of decision : an axiomatic approach, dans G. Feiwel, éditeur, *Arrow and the foundations of the theory of economic policy*, New York University Press, p. 243-254.
- Trommetter M. et J. Weber. 2003. Biodiversité et mondialisation : défi global, réponses globales, *Politique Etrangère* 2.
- Van Kooten G. C. 1998. Economics of conservation biology : a critical review, *Environmental Science and Policy*, 1, p. 13-25.
- Vane-Wright R. I. et C.J. Humphries. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice, *Biological Conservation* 55, p. 235-254.
- Warrick, J. 1998. Mass extinction underway, majority of biologists say. *Washington Post*, April 21.
- Weikard H.-P., 2002, Diversity functions and the value of biodiversity, *Land Economics*, 78(1), p. 20-27.
- Weitzman M.L. 1992. On diversity, *The Quarterly Journal of Economics*, 107, 2, p. 363-405.
- Weitzman M.L. 1993. What to preserve? An application of diversity theory to crane conservation, *The Quarterly Journal of Economics*, 108, p. 157-183.
- Weitzman M.L. 1998. The Noah's ark problem, *Econometrica*, 66, 6, p. 1279-1298.
- Weitzman M.L. 2000. Economic profitability versus ecological entropy, *The Quarterly Journal of Economics*, p. 237-263.
- Whittaker R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity, *Taxon*, 21, p. 213-251.
- Wilson E. O. 1988. *Biodiversity*, Washington DC, National Academy Press.
- Wu, J. et W.G. Bogess. 1999. The optimal allocation of conservation funds. *Journal of Environmental Economics and Management*, 38, p. 302-321.