



HAL
open science

Une typologie théorique des indices d'hétérogénéité paysagère pour la biodiversité

Fabien Laroche

► To cite this version:

Fabien Laroche. Une typologie théorique des indices d'hétérogénéité paysagère pour la biodiversité. École thématique. Séminaire inter-département INRAE ECODIV-AgroEcoSystem " Dynamique spatio-temporelle des systèmes hétérogènes et biodiversifiés : de la compréhension à l'action ", Paris, France. 2024. ⟨hal-04797232⟩

HAL Id: hal-04797232

<https://hal.science/hal-04797232v1>

Submitted on 22 Nov 2024

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.



Distributed under a Creative Commons CC BY-NC 4.0 - Attribution - Non-commercial use - International License

Une typologie théorique des indices d'hétérogénéité paysagère pour la biodiversité

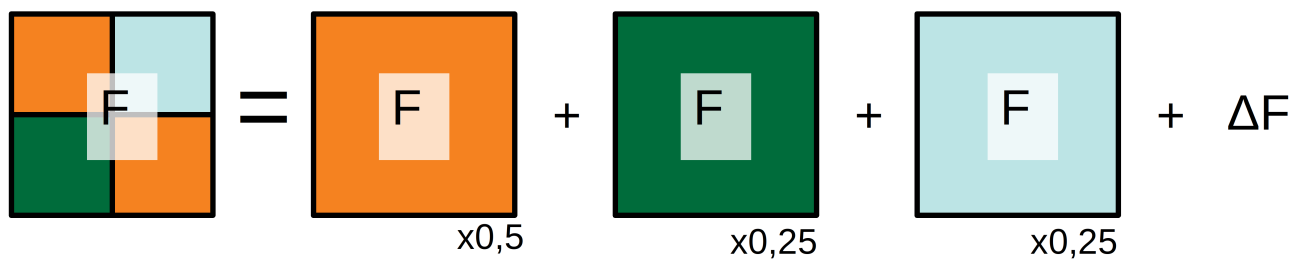
F. Laroche, UMR Dynafor — Le 21/11/2024

Séminaire inter-département ECODIV-AgroEcoSystem

« Dynamique spatio-temporelle des systèmes hétérogènes et biodiversifiés : de la compréhension à l'action »

Dans cet exposé on adopte le parti-pris de considérer les indices d'hétérogénéité en tant que source d'information et de compréhension sur le fonctionnement des systèmes hétérogènes, avec un tropisme fortement marqué par les théories écologiques des (méta-) populations. Il s'agit donc de dépasser une ambition purement descriptive des variations internes des paysages.

Effet de l'hétérogénéité *per se*



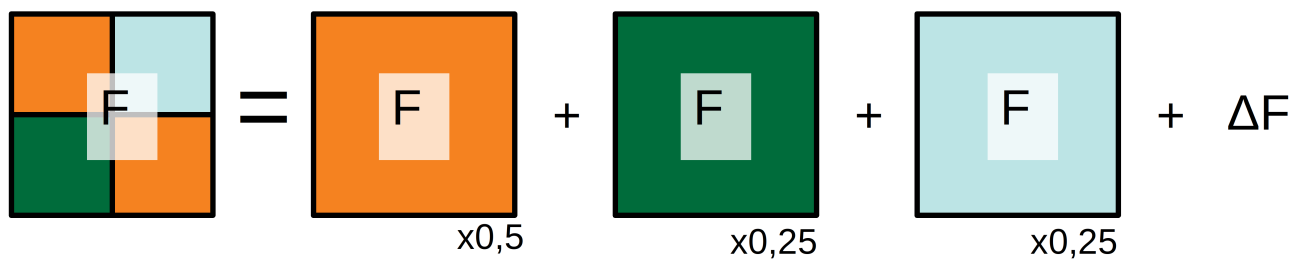
On propose une définition de l'effet de l'hétérogénéité paysagère sur une fonction écologique F du paysage par analogie avec l'analyse de Loreau et Hector (2001) du lien biodiversité-fonction. Les partitions de diversité α - β - γ procèdent de la même idée.

L'effet de l'hétérogénéité sur F peut se définir comme un écart entre la fonction réalisée et une moyenne pondérée des fonctions attendues sur des paysages homogènes représentatifs des différents types de composantes.

ΔF peut être évalué expérimentalement, voir par ex. Ben-Hur & Kadmon, 2020. Question plus ouverte en contexte observationnel.

Quels indices d'hétérogénéité peuvent apporter une information sur ΔF ?

Effet de l'hétérogénéité *per se*



Ben-Hur & Kadmon, 2020 <https://doi.org/10.1073/pnas.1911540117>

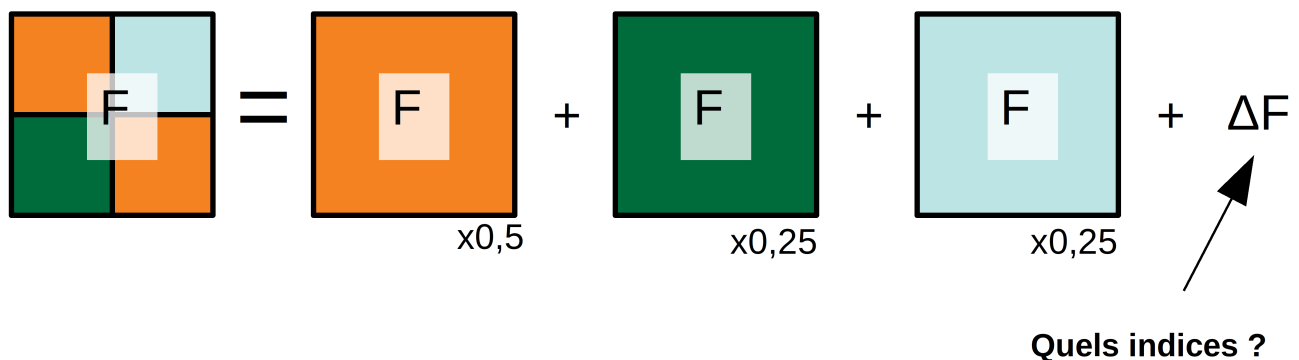
On propose une définition de l'effet de l'hétérogénéité paysagère sur une fonction écologique F du paysage par analogie avec l'analyse de Loreau et Hector (2001) du lien biodiversité-fonction.

L'effet de l'hétérogénéité sur F peut se définir comme un écart entre la fonction réalisée et une moyenne pondérée des fonctions attendues sur des paysages homogènes représentatifs des différents types de composantes.

ΔF peut être évalué expérimentalement, voir par ex. Ben-Hur & Kadmon, 2020. Question plus ouverte en contexte observationnel.

Quels indices d'hétérogénéité peuvent apporter une information sur ΔF ?

Effet de l'hétérogénéité *per se*



Ben-Hur & Kadmon, 2020 <https://doi.org/10.1073/pnas.1911540117>

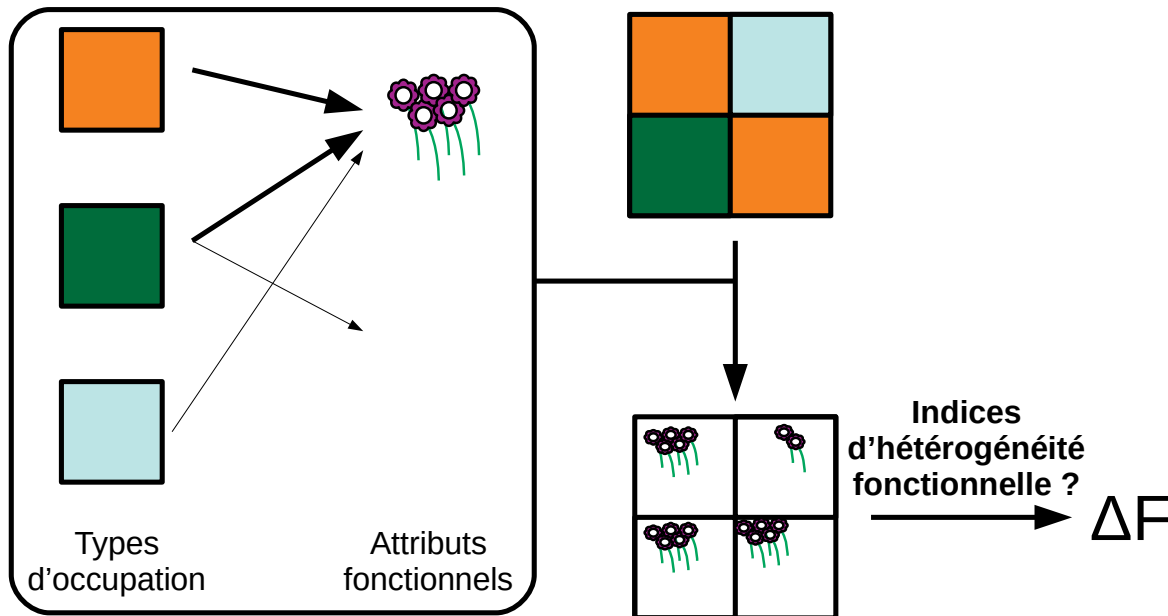
On propose une définition de l'effet de l'hétérogénéité paysagère sur une fonction écologique F du paysage par analogie avec l'analyse de Loreau et Hector (2001) du lien biodiversité-fonction.

L'effet de l'hétérogénéité sur F peut se définir comme un écart entre la fonction réalisée et une moyenne pondérée des fonctions attendues sur des paysages homogènes représentatifs des différents types de composantes.

ΔF peut être évalué expérimentalement, voir par ex. Ben-Hur & Kadmon, 2020. Question plus ouverte en contexte observationnel.

Quels indices d'hétérogénéité peuvent apporter une information sur ΔF ?

Hétérogénéités fonctionnelle et structurelle



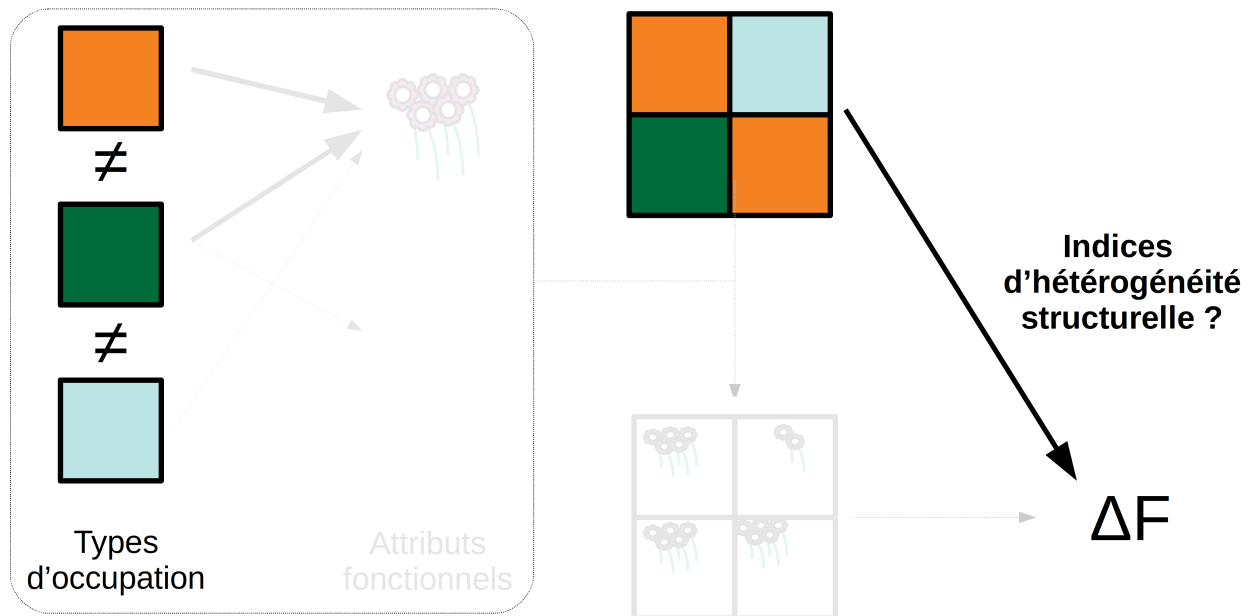
Fahrig et al. 2011 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

La distinction entre hétérogénéité structurelle et fonctionnelle s'applique au problème de la construction d'indices pour ΔF .

Dans une perspective fonctionnelle, telle qu'introduite par Fahrig et al. 2011, les types d'occupations sont traduits en termes d'attributs fonctionnels pertinents pour la fonction F d'intérêt.

On peut par exemple traduire le paysage en termes de disponibilité de ressources florales et de sites de nidifications pour des pollinisateurs, en vue d'étudier l'effet d'hétérogénéité (ΔF) sur la fonction écosystémique de pollinisation à l'échelle du paysage (F).

Hétérogénéités fonctionnelle et structurelle



Fahrig et al. 2011 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

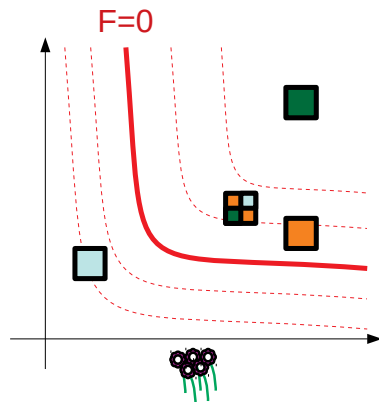
Cette information fonctionnelle (identification des attributs et quantification par type d'occupation) n'est pas toujours disponible pour une fonction d'intérêt.

On peut être amené à fonctionner sur un mode qu'on peut résolument qualifier de « dégradé », où l'on sait distinguer des types d'occupation différents sans pour autant les qualifier clairement en termes fonctionnels.

On parle d'hétérogénéité structurelle.

Indices d'hétérogénéité de composition

Quand $F(\text{paysage}) = F(\text{quantité totale des attributs fonctionnels})$



On se concentre en premier lieu sur les fonctions écosystémiques F qui ne dépendent que de la quantité globale des attributs fonctionnels au sein du paysage. Ces fonctions ne répondent qu'à la composition surfacique du paysage.

On peut par exemple penser à la survie ou reproduction d'organismes dont le domaine vital est de taille comparable au paysage, si bien qu'ils se meuvent librement en tous points et que la spatialisation interne importe peu.

Les effets d'hétérogénéité ΔF observés dans ces situations sont des effets d'hétérogénéité de composition.

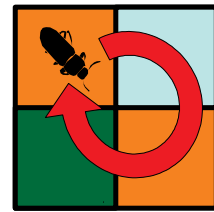
Si on connaît la contribution de chaque type d'occupation du sol aux attributs fonctionnels (représentation fonctionnelle du paysage), les indices qui décrivent la dispersion des composantes dans l'espace des attributs fonctionnels (en pondérant par leurs surfaces effectives) sont des bons candidats pour appréhender la magnitude de l'effet d'hétérogénéité.

Néanmoins le sens et la magnitude de l'effet sont également modulés par la courbure de F , sur laquelle il convient d'avoir des informations a priori, théorique expérimentale, etc.

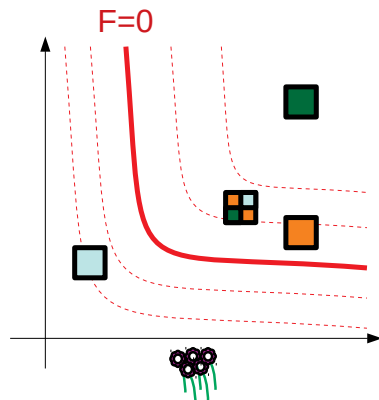
Indices d'hétérogénéité de composition

Quand $F(\text{paysage}) = F(\text{quantité totale des attributs fonctionnels})$

Par ex. $F =$ survie ou reproduction d'un individu ou d'une population mobile à l'échelle du paysage, ...



Domaine vital



On se concentre en premier lieux sur les fonctions écosystémiques F qui ne dépendent que de la quantité globale des attributs fonctionnels au sein du paysage. Ces fonctions ne répondent qu'à la composition surfacique du paysage.

On peut par exemple penser à la survie ou reproduction d'organismes dont le domaine vital est de taille comparable au paysage, si bien qu'ils se meuvent librement en tous points et que la spatialisation interne importe peu.

Les effets d'hétérogénéité ΔF observés dans ces situations sont des effets d'hétérogénéité de composition.

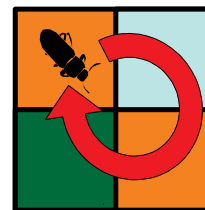
Si on connaît la contribution de chaque type d'occupation du sol aux attributs fonctionnels (représentation fonctionnelle du paysage), les indices qui décrivent la dispersion des composantes dans l'espace des attributs fonctionnels (en pondérant par leurs surfaces effectives) sont des bons candidats pour appréhender la magnitude de l'effet d'hétérogénéité.

Néanmoins le sens et la magnitude de l'effet sont également modulé par la courbure de F , sur laquelle il convient d'avoir des informations a priori, théorique expérimentale, etc.

Indices d'hétérogénéité de composition

Quand $F(\text{paysage}) = F(\text{quantité totale des attributs fonctionnels})$

Par ex. $F =$ survie ou reproduction d'un individu ou d'une population mobile à l'échelle du paysage, ...



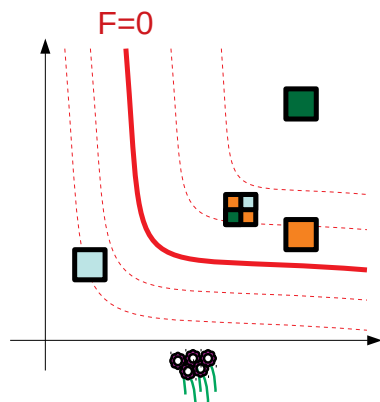
Domaine vital

Hétérogénéité fonctionnelle

Indices de **divergence fonctionnelle**

- **Inertie**
- **Entropie quadratique de Rao**

$$FD_{\text{Rao}} = \sum_{i,j} (S_i/S_{\text{tot}})(S_j/S_{\text{tot}})\text{dist}(i,j)$$



Schleuter et al. (2010) <https://doi.org/10.1890/08-2225.1>

On se concentre en premier lieux sur les fonctions écosystémiques F qui ne dépendent que de la quantité globale des attributs fonctionnels au sein du paysage. Ces fonctions ne répondent qu'à la composition surfacique du paysage.

On peut par exemple penser à la survie ou reproduction d'organismes dont le domaine vital est de taille comparable au paysage, si bien qu'ils se meuvent librement en tous points et que la spatialisation interne importe peu.

Les effets d'hétérogénéité ΔF observés dans ces situations sont des effets d'hétérogénéité de composition.

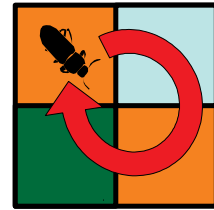
Si on connaît la contribution de chaque type d'occupation du sol aux attributs fonctionnels (représentation fonctionnelle du paysage), les indices qui décrivent la dispersion des composantes dans l'espace des attributs fonctionnels (en pondérant par leurs surfaces effectives) sont des bons candidats pour appréhender la magnitude de l'effet d'hétérogénéité.

Néanmoins le sens et la magnitude de l'effet sont également modulé par la courbure de F , sur laquelle il convient d'avoir des informations a priori, théorique expérimentale, etc.

Indices d'hétérogénéité de composition

Quand $F(\text{paysage}) = F(\text{quantité totale des attributs fonctionnels})$

Par ex. $F =$ survie ou reproduction d'un individu ou d'une population mobile à l'échelle du paysage, ...



Domaine vital

Hétérogénéité fonctionnelle

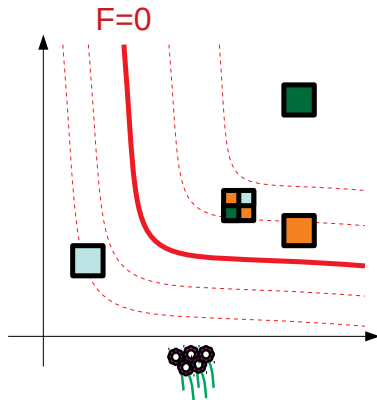
Indices de **divergence fonctionnelle**

- **Inertie**
- **Entropie quadratique de Rao**

$$FD_{\text{Rao}} = \sum_{i,j} (S_i/S_{\text{tot}})(S_j/S_{\text{tot}})\text{dist}(i,j)$$

Attendus :

- $|\Delta F|$ croît avec la divergence fonctionnelle.
- La courbure de F donne le sens de ΔF
- Le choix de la distance fonctionnelle est difficile



Schleuter et al. (2010) <https://doi.org/10.1890/08-2225.1>

On se concentre en premier lieux sur les fonctions écosystémiques F qui ne dépendent que de la quantité globale des attributs fonctionnels au sein du paysage. Ces fonctions ne répondent qu'à la composition surfacique du paysage.

On peut par exemple penser à la survie ou reproduction d'organismes dont le domaine vital est de taille comparable au paysage, si bien qu'ils se meuvent librement en tous points et que la spatialisation interne importe peu.

Les effets d'hétérogénéité ΔF observés dans ces situations sont des effets d'hétérogénéité de composition.

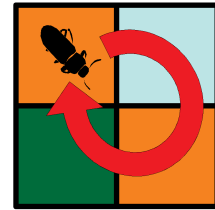
Si on connaît la contribution de chaque type d'occupation du sol aux attributs fonctionnels (représentation fonctionnelle du paysage), les indices qui décrivent la dispersion des composantes dans l'espace des attributs fonctionnels (en pondérant par leurs surfaces effectives) sont des bons candidats pour appréhender la magnitude de l'effet d'hétérogénéité.

Néanmoins le sens et la magnitude de l'effet sont également modulés par la courbure de F , sur laquelle il convient d'avoir des informations a priori, théorique expérimentale, etc.

Indices d'hétérogénéité de composition

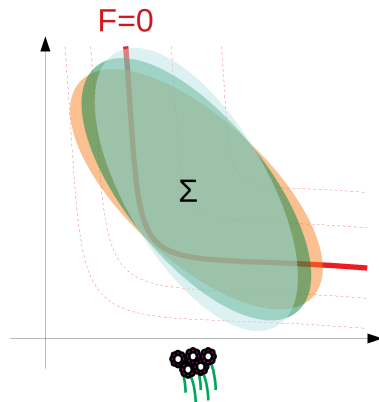
Quand $F(\text{paysage}) = F(\text{quantité totale des attributs fonctionnels})$

Par ex. $F =$ survie ou reproduction d'un individu ou d'une population mobile à l'échelle du paysage, ...



Domaine vital

Hétérogénéité structurelle



Lande 1996 <https://doi.org/10.2307/3545743>

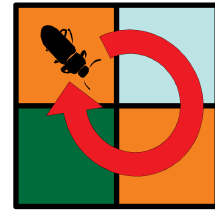
Dans une perspective structurelle, on ne connaît pas la disponibilité des attributs fonctionnels dans chaque type d'occupation du sol (représentée ici par des variables aléatoires entachée d'une incertitude Σ).

Alors l'indice de diversité de Simpson est un prédicteur du niveau de divergence fonctionnelle à l'intérieur du paysage, et donc de ΔF .

Indices d'hétérogénéité de composition

Quand $F(\text{paysage}) = F(\text{quantité totale des attributs fonctionnels})$

Par ex. $F =$ survie ou reproduction d'un individu ou d'une population mobile à l'échelle du paysage, ...



Domaine vital

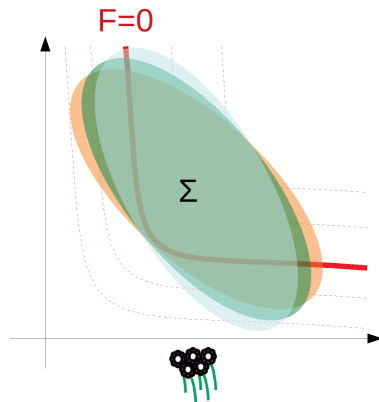
Hétérogénéité structurelle

Indices de **diversité de Simpson**

$$D = 1 - \sum_i (S_i/S_{\text{tot}})^2$$

Attendus :

- $|\Delta F|$ croît linéairement avec la diversité de Simpson D .
- $|\Delta F|$ croît également avec la variance de Σ
- La courbure de F donne le sens de ΔF



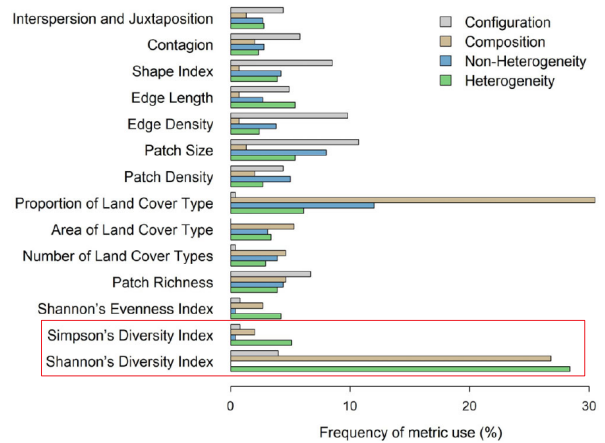
Lande 1996 <https://doi.org/10.2307/3545743>

Dans une perspective structurelle, on ne connaît pas la disponibilité des attributs fonctionnels dans chaque type d'occupation du sol (représentée ici par des variables aléatoires entachée d'une incertitude Σ).

Alors l'indice de diversité de Simpson est un prédicteur du niveau de divergence fonctionnelle à l'intérieur du paysage, et donc de ΔF .

Quid de l'entropie de Boltzmann (ou Shannon) ?

$$H = - \sum_i (S_i/S_{tot}) \ln(S_i/S_{tot})$$



Tonetti et al. 2023 <https://doi.org/10.1017/S0376892923000097>

Difficile de parler d'indice d'hétérogénéité de composition sans évoquer l'entropie de Boltzmann, qui est l'indice le plus utilisé aujourd'hui.

Il n'y a pas de motivation biologique à l'usage de cette indice. Une interprétation par analogie avec la définition de l'entropie en thermodynamique statistique mène à l'interpréter comme une position dans une distribution issue d'un modèle nul paysager naïf.

Une raison pour laquelle cet indice est plus utilisé que la diversité de Simpson est peut-être qu'il est plus sensible aux variations de proportion surfaciques parmi les types globalement rares dans le paysage.

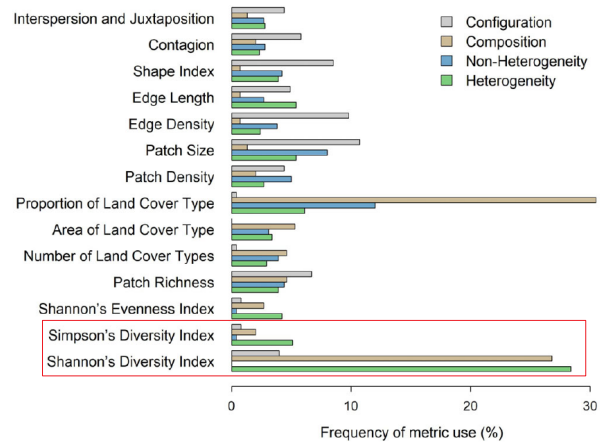
Dans l'usage courant et néanmoins contestable des indices H ou D comme prédicteurs statistique de la fonction écosystémique F (plutôt que de l'effet d'hétérogénéité ΔF), on peut s'attendre à ce que H capte des parts de variance plus forte que D quand ce sont les types paysagers rares qui contribuent le plus à F.

Quid de l'entropie de Boltzmann (ou Shannon) ?

$$H = - \sum_i (S_i/S_{tot}) \ln(S_i/S_{tot})$$

Pas de motivation théorique pour les applications en biologie

~ Probabilité d'obtenir des surfaces identiques avec un **modèle nul de paysage** « affectation équiprobable d'un type à chaque pixel élémentaire »



Tonetti et al. 2023 <https://doi.org/10.1017/S0376892923000097>

Difficile de parler d'indice d'hétérogénéité de composition sans évoquer l'entropie de Boltzmann, qui est l'indice le plus utilisé aujourd'hui.

Il n'y a pas de motivation biologique à l'usage de cette indice. Une interprétation par analogie avec la définition de l'entropie en thermodynamique statistique mène à l'interpréter comme une position dans une distribution issue d'un modèle nul paysager naïf.

Une raison pour laquelle cet indice est plus utilisé que la diversité de Simpson est peut-être qu'il est plus sensible aux variations de proportion surfaciques parmi les types globalement rares dans le paysage.

Dans l'usage courant et néanmoins contestable des indices H ou D comme prédicteurs statistique de la fonction écosystémique F (plutôt que de l'effet d'hétérogénéité ΔF), on peut s'attendre à ce que H capte des parts de variance plus forte que D quand ce sont les types paysagers rares qui contribuent le plus à F.

Quid de l'entropie de Boltzmann (ou Shannon) ?

$$H = - \sum_i (S_i/S_{tot}) \ln(S_i/S_{tot})$$

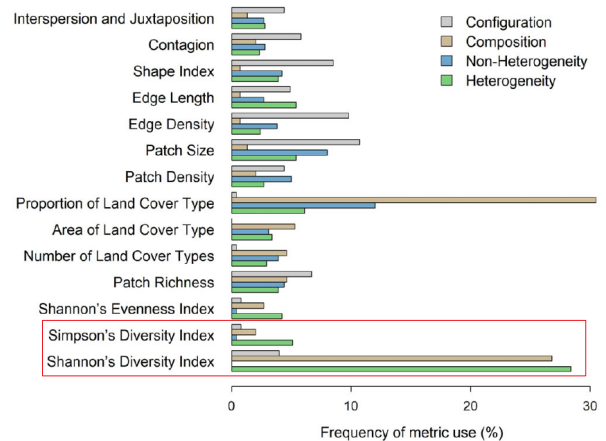
Pas de motivation théorique pour les applications en biologie

~ Probabilité d'obtenir des surfaces identiques avec un **modèle nul de paysage** « affectation équiprobable d'un type à chaque pixel élémentaire »

H est plus sensible aux types rares que D
→ plus souvent sélectionnée dans les modèles :

F ~ Indice d'hétérogénéité

pour des fonctions F sensibles à des types rares ?



Tonetti et al. 2023 <https://doi.org/10.1017/S0376892923000097>

Difficile de parler d'indice d'hétérogénéité de composition sans évoquer l'entropie de Boltzmann, qui est l'indice le plus utilisé aujourd'hui.

Il n'y a pas de motivation biologique à l'usage de cette indice. Une interprétation par analogie avec la définition de l'entropie en thermodynamique statistique mène à l'interpréter comme une position dans une distribution issue d'un modèle nul paysager naïf.

Une raison pour laquelle cet indice est plus utilisé que la diversité de Simpson est peut-être qu'il est plus sensible aux variations de proportion surfaciques parmi les types globalement rares dans le paysage.

Dans l'usage courant et néanmoins contestable des indices H ou D comme prédicteurs statistique de la fonction écosystémique F (plutôt que de l'effet d'hétérogénéité ΔF), on peut s'attendre à ce que H capte des parts de variance plus forte que D quand ce sont les types paysagers rares qui contribuent le plus à F.

Indices d'hétérogénéité de configuration

F ne dépend pas que des quantités totales des attributs fonctionnels, mais aussi de leur configuration spatiale

Certaines fonctions écosystémiques à l'échelle du paysage ne dépendent pas seulement des quantités totales d'attributs fonctionnels mais également de la configuration spatiale de ces derniers.

On peut par exemple penser à la persistance ou capacité d'invasion un organisme qui suit une dynamique métapopulationnelle à l'échelle du paysage (des populations se forme à une échelle comparable ou infra-grain) tandis qu'un processus de dispersion permet une redistribution partielle de ces populations à l'échelle du paysage.

Comme pointé par Chesson (2000), il y a un effet de l'hétérogénéité ΔF sur cette capacité de persistance F, qui dépend multiplicativement de trois termes : (i) la capacité de l'organisme à hétérogénéiser sa densité spatiale au sein du paysage ; (ii) la présence d'une hétérogénéité fonctionnelle qui module le taux de reproduction et (iii) la capacité de l'organisme à mettre en adéquation sa répartition hétérogène avec cette hétérogénéité fonctionnelle.

Le point (ii) est aspatial et dénote le lien entre hétérogénéité fonctionnelle de composition et ΔF déjà traité précédemment.

Le point (iii) est plus nouveau. Un point susceptible de moduler la capacité du ou des organismes cibles à mettre en adéquation leur répartition avec l'hétérogénéité fonctionnelle est le caractère plus ou moins bien connecté des zones favorables. On s'attend donc à ce que la connectivité des zones favorables accroisse la magnitude de la réaction entre hétérogénéité fonctionnelle de composition et effet de l'hétérogénéité ΔF .

A cette notion de connectivité s'associe un certains nombres d'indices que l'on peut calculer un fois qu'on a un paysage clairement hiérarchiser en termes de favorabilité. Cela va d'indices sur des gradients de favorabilité (par ex. autocorrélation spatiale via Indice de Moran) à des indices après identification de types particulièrement favorables (par ex. probabilité d'adjacence).

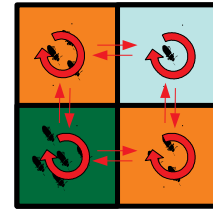
La théorie des graphes offre un panel d'indices de connectivité, applicables sur des patchs préalablement identifiés comme favorables, voire sur des rasters entiers ou chaque pixel est un noeud.

Pour tous ces indices, l'enjeu est de les rendre autant fonctionnels que possibles, c'est à dire calibrés sur des flux attendus d'individus, en regard de leurs capacités de dispersion.

Indices d'hétérogénéité de configuration

F ne dépend pas que des quantités totales des attributs fonctionnels, mais aussi de leur configuration spatiale

Par ex. F = persistance ou invasion (R_0) d'une métapopulation qui disperse à l'échelle du paysage, ...



Métapopulation

$\Delta F =$

Variance spatiale [densité locale]

x Variance spatiale [taux de reproduction local]

x Corrélacion spatiale [densité locale, taux de reproduction local]

Chesson 2000 <https://doi.org/10.1006/tpbi.2000.1486>

Baranyi et al. 2011 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.003>

Certaines fonctions écosystémiques à l'échelle du paysage ne dépendent pas seulement des quantités totales d'attributs fonctionnels mais également de la configuration spatiale de ces derniers.

On peut par exemple penser à la persistance ou capacité d'invasion un organisme qui suit une dynamique métapopulationnelle à l'échelle du paysage (des populations se forme à une échelle comparable ou infra-grain) tandis qu'un processus de dispersion permet une redistribution partielle de ces populations à l'échelle du paysage.

Comme pointé par Chesson (2000), il y a un effet de l'hétérogénéité ΔF sur cette capacité de persistance F, qui dépend multiplicativement de trois termes : (i) la capacité de l'organisme à hétérogénéiser sa densité spatiale au sein du paysage ; (ii) la présence d'une hétérogénéité fonctionnelle qui module le taux de reproduction et (iii) la capacité de l'organisme à mettre en adéquation sa répartition hétérogène avec cette hétérogénéité fonctionnelle.

Le point (ii) est aspatial et dénote le lien entre hétérogénéité fonctionnelle de composition et ΔF déjà traité précédemment.

Le point (iii) est plus nouveau. Un point susceptible de moduler la capacité du ou des organismes cibles à mettre en adéquation leur répartition avec l'hétérogénéité fonctionnelle est le caractère plus ou moins bien connecté des zones favorables. On s'attend donc à ce que la connectivité des zones favorables accroisse la magnitude de la réaction entre hétérogénéité fonctionnelle de composition et effet de l'hétérogénéité ΔF .

A cette notion de connectivité s'associe un certains nombres d'indices que l'on peut calculer un fois qu'on a un paysage clairement hiérarchiser en termes de favorabilité. Cela va d'indices sur des gradients de favorabilité (par ex. autocorrélation spatiale via Indice de Moran) à des indices après identification de types particulièrement favorables (par ex. probabilité d'adjacence).

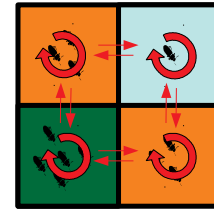
La théorie des graphes offre un panel d'indices de connectivité, applicables sur des patchs préalablement identifiés comme favorables, voire sur des rasters entiers ou chaque pixel est un noeud.

Pour tous ces indices, l'enjeu est de les rendre autant fonctionnels que possibles, c'est à dire calibrés sur des flux attendus d'individus, en regard de leurs capacités de dispersion.

Indices d'hétérogénéité de configuration

F ne dépend pas que des quantités totales des attributs fonctionnels, mais aussi de leur configuration spatiale

Par ex. F = persistance ou invasion (R_0) d'une métapopulation qui disperse à l'échelle du paysage, ...



Métapopulation

$\Delta F =$

Variance spatiale [densité locale]

x Variance spatiale [taux de reproduction local]

x Corrélacion spatiale [densité locale, taux de reproduction local]

Chesson 2000 <https://doi.org/10.1006/tpbi.2000.1486>

Hétérogénéité fonctionnelle

Connectivité spatiale des zones favorables (connues)

Autocorrélacion spatiale : **Indice de Moran, Proba d'adjacence, ...**

Théorie des graphes : **AWF, PC, ...**

Baranyi et al. 2011 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.003>

Certaines fonctions écosystémiques à l'échelle du paysage ne dépendent pas seulement des quantités totales d'attributs fonctionnels mais également de la configuration spatiale de ces derniers.

On peut par exemple penser à la persistance ou capacité d'invasion un organisme qui suit une dynamique métapopulationnelle à l'échelle du paysage (des populations se forme à une échelle comparable ou infra-grain) tandis qu'un processus de dispersion permet une redistribution partielle de ces populations à l'échelle du paysage.

Comme pointé par Chesson (2000), il y a un effet de l'hétérogénéité ΔF sur cette capacité de persistance F, qui dépend multiplicativement de trois termes : (i) la capacité de l'organisme à hétérogénéiser sa densité spatiale au sein du paysage ; (ii) la présence d'une hétérogénéité fonctionnelle qui module le taux de reproduction et (iii) la capacité de l'organisme à mettre en adéquation sa répartition hétérogène avec cette hétérogénéité fonctionnelle.

Le point (ii) est aspatial et dénote le lien entre hétérogénéité fonctionnelle de composition et ΔF déjà traité précédemment.

Le point (iii) est plus nouveau. Un point susceptible de moduler la capacité du ou des organismes cibles à mettre en adéquation leur répartition avec l'hétérogénéité fonctionnelle est le caractère plus ou moins bien connecté des zones favorables. On s'attend donc à ce que la connectivité des zones favorables accroisse la magnitude de la réaction entre hétérogénéité fonctionnelle de composition et effet de l'hétérogénéité ΔF .

A cette notion de connectivité s'associe un certains nombres d'indices que l'on peut calculer un fois qu'on a un paysage clairement hiérarchiser en termes de favorabilité. Cela va d'indices sur des gradients de favorabilité (par ex. autocorrélacion spatiale via Indice de Moran) à des indices après identification de types particulièrement favorables (par ex. probabilité d'adjacence).

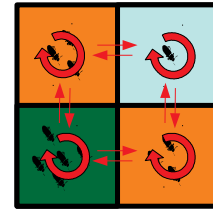
La théorie des graphes offre un panel d'indices de connectivité, applicables sur des patches préalablement identifiés comme favorables, voire sur des rasters entiers ou chaque pixel est un noeud.

Pour tous ces indices, l'enjeu est de les rendre autant fonctionnels que possibles, c'est à dire calibrés sur des flux attendus d'individus, en regard de leurs capacités de dispersion.

Indices d'hétérogénéité de configuration

F ne dépend pas que des quantités totales des attributs fonctionnels, mais aussi de leur configuration spatiale

Par ex. F = persistance ou invasion (R_0) d'une métapopulation qui disperse à l'échelle du paysage, ...



Métapopulation

$\Delta F =$

Variance spatiale [densité locale]

x Variance spatiale [taux de reproduction local]

x Corrélacion spatiale [densité locale, taux de reproduction local]

Chesson 2000 <https://doi.org/10.1006/tpbi.2000.1486>

Hétérogénéité structurelle

Indices de complexité : taille des patches/longueur de bordure, interspersion
Mise à l'échelle par conversion en **entropie conditionnelle de configuration**

Cushman 2016 <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0305-2>

Quand on bascule dans une vision structurelle du paysage, on perd la notion de gradient de favorabilité qui est sous-jacente aux analyses de connectivité évoquée précédemment.

On peut chercher à qualifier les relations de voisinage entre les différents types de patches par des indices de complexité.

On pourra noter que dans le cadre classique des métapopulation, c'est plutôt la concentration des habitats favorables qui est privilégiée (comme supposé précédemment), ce qui peut amener à concentrer les habitats similaires dans l'approche structurelle, menant à des paysages « simples » : gros patches et interspersion faible.

Les indices de complexité sont tributaires de la composition du paysage, et on a vu que hétérogénéité de composition et de configuration interagissent dans leurs effets sur ΔF , on a donc intérêt à minimiser les effets confondants entre complexité et composition. Une façon de faire est de calculer une complexité conditionnelle à la composition.

Une façon de procéder pour obtenir cette complexité conditionnelle est celle portée par la notion d'entropie conditionnelle de configuration. Comme l'entropie de Boltzmann, on a un modèle nul de paysage sous-jacent, mais les compositions surfaciques globales sont contrôlées dans celui-ci. On utilise la probabilité de réalisation de la complexité observée comme mesure d'entropie.

Générer des tailles d'effet standardisée par calcul du quantile ou du nombre d'écarts type à la moyenne dans la distribution d'un modèle nul procède de la même idée.

En résumé

$$F = \bar{F}_{\text{compo}} + \Delta F$$

		F dépend de la configuration spatiale des attributs fonctionnels...	
		Non: $\Delta F \sim I_{\text{Compo}}$	Oui: $\Delta F \sim I_{\text{Compo}} \times I_{\text{ConfCond}}$
Représentation du paysage	Fonctionnelle	I_{Compo} : Divergence fonctionnelle	I_{Compo} : idem I_{ConfCond} : Auto-corrélation spatiale Connectivité*
	Structurelle	I_{Compo} : Diversité de Simpson	I_{Compo} : idem I_{ConfCond} : Complexité*

* conversion en entropie conditionnelle