

# Comment prédire le retour de la biodiversité sur un habitat restauré à partir des habitats environnants : la spatialisation des règles d'assemblage

## *How to predict biodiversity recovery in a restored habitat from neighbouring habitats: spatialization of assembly rules*

André EVETTE, Alain BEDECARRATS, Julien POTTIER

Cemagref 2 Rue de la papeterie, BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex  
Tél. : 04 76 76 27 27 - Fax : 04 76 51 38 03 - [andre.evette@cemagref.fr](mailto:andre.evette@cemagref.fr)

### **Résumé**

On suppose que les règles d'assemblages des végétaux ne sont pas seulement déterminées par le pool d'espèce disponible et les conditions de milieu, mais qu'elles résultent également de la taille des taches d'habitat et de la dynamique des échanges depuis des habitats similaires dans le paysage. Afin de tester cette hypothèse, on a construit un modèle qui suppose que pour une espèce donnée, la dynamique de son abondance dans une tache dépend :

- De processus généraux neutres (égalité des probabilités d'immigration, naissance et mortalité pour tous les individus de toutes les espèces), en accord avec la théorie neutraliste ;
- De son abondance sur la tache et dans le paysage.

On a confronté ce modèle à des données de terrain. Le site choisi est constitué par une zone restaurée des berges du Rhône, constituée de communautés herbacées fortement fragmentées. Ces caractéristiques permettent de donner une limite explicite et rigoureuse aux assemblages.

Les résultats montrent de fortes similarités entre les valeurs prédites et observées. Ce premier modèle permet d'expliquer les processus qui déterminent la diversité spécifique et l'abondance relative des espèces en fonction de la taille des taches. Ce modèle présente un fort intérêt pour prédire le retour de la biodiversité après une perturbation.

### **Abstract**

*We assume that vegetal assembly rules do not result only from the available species pool combined with the environmental factors, but also from patch size and dynamic plant exchanges with similar habitats in the landscape. In order to test this hypothesis, we built a model based on the idea that dynamic of abundance of a given species in a patch depends:*

- *On general neutral processes (identity in probability of immigration, birth and mortality for all the individuals of all the species) in accordance with the neutral theory and*
- *Its abundance in the patch and in the landscape.*

*We confronted this model with empirical field data. In order to give an explicit and rigorous outline to the assemblies, we chose an area of Rhone riverbank with highly fragmented restored herbaceous communities as field site. Results show strong similarities between predicted and observed values. This preliminary model explains processes that rule species diversity and relative abundance as a function of patch size. This model could be of major interest for predicting the recovery of biodiversity after disturbance events.*

**Mots-clés** : Paysage, assemblage, métacommunauté, dissémination, modèle neutre, écologie fonctionnelle et biodiversité.

**Keywords**: *Landscape, assembly, metacommunity, dispersal, neutral model, functional ecology and biodiversity.*

## Introduction

Le maintien de la diversité spécifique fait maintenant partie des objectifs de gestion de nombreux organismes gestionnaires. Qu'il s'agisse de milieux semi-naturels ou restaurés, cette contrainte apparaît de plus en plus comme une fonction assignée au système au même titre que ses usages. Ainsi après une forte perturbation induite par des aménagements, cette question va se poser à la fois sur les successions primaires qui suivent cette perturbation et sur les successions secondaires issues des sites qui ont été restaurés.

Keddy (1992) propose un modèle théorique dans lequel les espèces observées dans l'assemblage (niveau local) sont celles qui sont présentes dans le pool régional et qui ont passé le filtre environnemental lié aux conditions de l'habitat. Ainsi pour prédire la composition d'une communauté il est nécessaire de connaître le pool régional et les traits des espèces qui vont être filtrés par l'habitat.

On propose ici un modèle conceptuel qui vise à donner une dimension spatiale à cette théorie des filtres. On pose l'hypothèse que les règles d'assemblage ne résultent pas seulement du pool d'espèces disponibles et des conditions de milieu de l'habitat, mais qu'elles dépendent également de la taille de l'habitat et des échanges dynamiques avec les mêmes habitats dans le paysage. Ainsi une fois le pool paysager filtré par le milieu, la surface de l'habitat va constituer une nouvelle dimension du filtre.

Elle ne sélectionne pas directement les espèces mais plutôt le nombre d'individus qui peuvent s'installer. On a pu vérifier que sur ces habitats la courbe aire-espèce suivait la loi puissance ( $S = c A^z$  Arrhenius, 1921). La surface limite ainsi le nombre d'individus et le nombre d'espèces selon cette loi. Les échanges qui se produisent entre les habitats sont donc contraints par la surface des habitats de provenance (espèce disponible) et de destination (place disponible) (figure 1).

---

<sup>1</sup> S est le nombre d'espèces, A la surface et c et z sont des constantes.

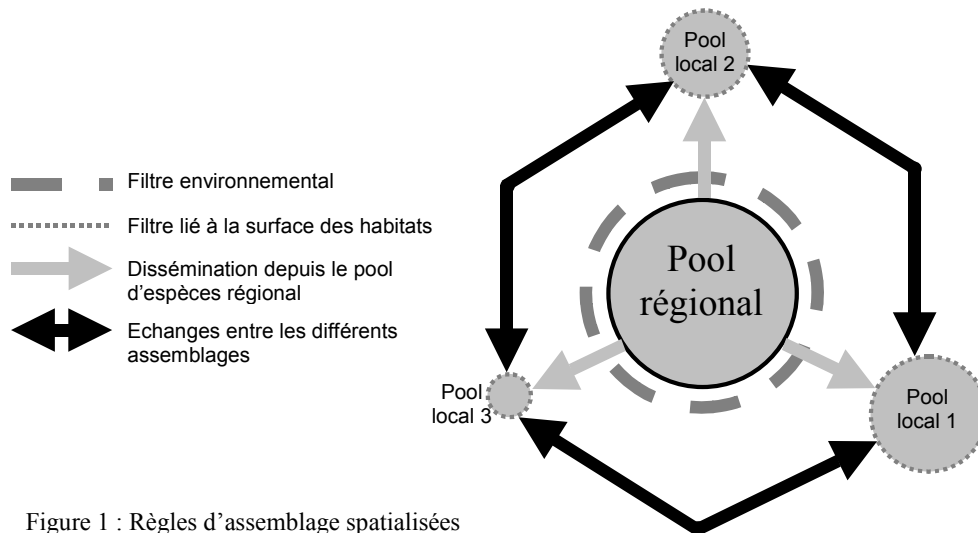


Figure 1 : Règles d'assemblage spatialisées

Une fois ces règles fixées, on suppose que les dimensions du filtre relatives aux facteurs de milieu ont déterminé la hiérarchie compétitive en terme de présence et d'abondance des espèces sur ce type d'habitat à l'échelle du paysage. On estime alors que les processus démographiques ne répondent plus qu'à des mécanismes neutres. Neutre s'entend ici comme l'équivalence écologique de tous les individus de toutes les espèces dans une communauté à niveau trophique déterminé, ou comme la probabilité identique que chaque individu se reproduise, migre ou meurt (Hubbell, 2001).

On a construit un premier modèle mathématique simple et dynamique s'appuyant sur ces hypothèses théoriques. Puis on a confronté ce modèle à la réalité en choisissant un site où l'on peut donner un contour spatialement explicite et rigoureux aux assemblages. Ce modèle donne une assez bonne prédiction de la distribution des individus parmi les espèces que l'on peut observer sur le terrain.

Enfin, on s'assure par des approches statistiques multidimensionnelles que certaines espèces ou groupes fonctionnels ne se trouvent pas préférentiellement dans certaines gammes de taille d'habitats. On montre ainsi que la taille des taches ne peut être considérée ici comme un facteur environnemental.

Il s'agit d'un premier modèle qui a un intérêt pratique prédictif et qui permet par ailleurs d'étudier les processus à l'œuvre dans la dynamique des communautés.

## 1. Eléments de méthodologie

### 1.1 Site d'étude

Le site d'étude se situe en bord du Rhône à une trentaine de kilomètres au sud de Vienne. Il s'agit de l'extrémité méridionale de l'île de la Platière. C'est un milieu dont l'histoire végétale commence il y a une trentaine d'années avec la destruction de la totalité des habitats lors de travaux.

Sur les talus de la digue un apport de substrat limono-argileux et des semis de plantes herbacées ont été réalisés, ils ont engendré une succession secondaire.

## 1.2 Etude de la structure spatiale du paysage

Afin de connaître les modalités de répartition des espèces en fonction de la taille des habitats, il est d'abord nécessaire de donner un contour spatial explicite à chacun d'eux. Puis il s'agit d'y étudier l'abondance de chaque espèce.

Grâce au traitement par système d'information géographique des photographies aériennes orthorectifiées, (pixel de 50 centimètres), on a pu découper l'espace en 5 classes de polygones, chaque classe est caractéristique d'une certaine quantité de biomasse. Ces 5 classes mettent en évidence les formations végétales suivantes : sol nu, végétation prairiale à faible densité, prairie à végétation dense, arbres et arbustes et ligneux à forte densité. On a choisi de travailler sur la classe de végétation prairiale à faible densité car elle possède une structure simple sans stratification verticale. Sur ce milieu on définit 3 classes de tailles de taches (de 1 à 6 m<sup>2</sup>, de 6 à 50 m<sup>2</sup> et supérieure à 50 m<sup>2</sup>) de morphologie différente et de nombre d'individus homogène.

Dans chacune de ces classes on tire aléatoirement 10 taches. Les surfaces de ces échantillons se répartissent de 1 à 500 m<sup>2</sup>. Chacune de ces taches a été échantillonnée totalement en présence abondance d'espèces végétales en mai et juin 2002.

## 2. Modèle mathématique

Les modèles neutres montrent un fort pouvoir prédictif notamment en ce qui concerne la prédiction des distributions des individus parmi les espèces (Hubbell, 2001). Bell (2000) a ainsi construit un modèle probabiliste dans lequel un assemblage est constitué par tirage aléatoire depuis un pool régional. Les espèces sont toutes écologiquement équivalentes et n'interagissent pas. Les paramètres du modèle sont ainsi le taux d'immigration  $m$ , la probabilité de donner naissance à un individu  $b$ , la probabilité de mortalité  $d$  et la capacité d'accueil de l'assemblage  $K$ . En faisant varier les paramètres il retrouve les distributions observées dans la littérature pour différentes conditions. Il ramène ainsi la forme de ces distributions à des processus écologiques : immigration, croissance interne et taux de mortalité.

Plusieurs auteurs ont développé des modèles de métacommunauté, représentant un réseau de communautés reliées par la dissémination et permettant de connecter l'assemblage au paysage. L'idée est de reprendre ce type de modèle de métacommunauté mais de lui donner une dimension spatiale (surface des habitats), pour pouvoir y intégrer une partie de la structure spatiale de notre site d'étude.

Par ailleurs il s'agit d'inclure dans notre modèle les paramètres développés par Bell (2000), à savoir  $m$ ,  $b$ ,  $d$  et  $K_i$  la capacité d'accueil de chaque assemblage, c'est-à-dire le nombre de sites disponibles sur la tache.

Le nombre de sites disponibles sur une tache a été défini de la façon suivante : on suppose que tous les individus (ramets) occupent la même surface unitaire. Une

tache contient ainsi un nombre de sites unitaires proportionnel à sa surface. La surface unitaire a été déterminée par des mesures sur le site.

Alors, soit  $N_{ij}$ , le nombre d'individus de l'espèce  $i$  dans la tache  $j$ . Soit  $S_j$  le nombre de sites disponibles dans la tache  $j$ ,  $S_j$  est alors égal au nombre total de site moins ceux qui sont occupés :

$$S_j(t) = K_j - \sum_i N_{ij}(t)$$

Au temps  $t+1$ ,  $N_{ij}$  est égal à  $N_{ij}$  au temps  $t$  moins la mortalité ( $d$ ) et les sites vides vont être colonisés soit par l'immigration  $M$ , soit par la croissance interne  $B$ .

On peut ainsi proposer un modèle dans lequel les pas de temps sont discrétisés:

$$N_{ij}(t+1) = (1-d)N_{ij}(t) + S_j(t)(M_{ij}(t) + B_{ij}(t))$$

Par hypothèse on considère que les caractéristiques démographiques (immigration, croissance interne et mortalité) de tous les individus quelle que soit l'espèce sont égales, en accord avec la théorie neutre de Hubbell (2001). En conséquence :

- Le nombre d'individus de l'espèce  $i$  pouvant migrer dans le patch dépend directement de la fréquence relative ou proportion de cette espèce dans le paysage ;
- La croissance interne d'une espèce est d'autant plus forte que sa fréquence relative est importante sur la parcelle. Enfin, plus le rapport périmètre sur surface est petit, moins l'intensité d'immigration est important (Bell, 2000).

On pondère ainsi le facteur immigration par le rapport périmètre sur surface :

$$M_{ij}(t) = \frac{m}{\sqrt{K_j}} \left( \frac{\sum_{k \neq j} N_{ik}(t)}{\sum_i \sum_{k \neq j} N_{ik}(t)} \right) \text{ et } B_{ij}(t) = b \left( \frac{N_{ij}(t)}{\sum_i N_{ij}(t)} \right)$$

## 2.1 Etude de la composition spécifique et fonctionnelle en fonction de la surface

La bibliographie et l'ajustement des différents modèles liant aire et espèce disponibles dans la bibliographie ont montré que dans notre cas, c'est la loi puissance qu'il convient d'appliquer à la courbe aire espèce ( $S = c A^z$  Arrhenius, 1921).

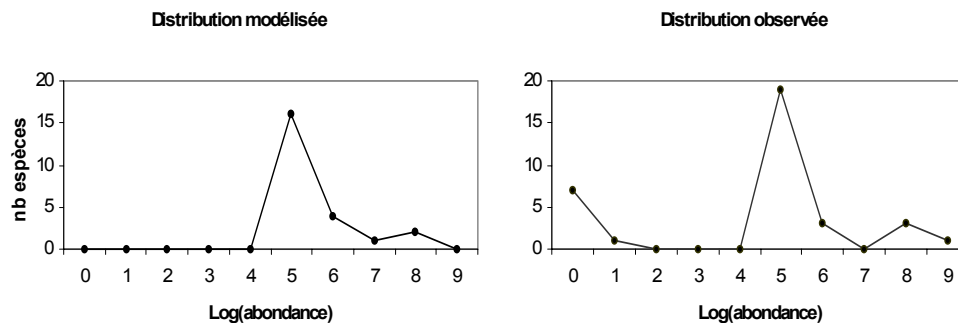
Pour chacune des 126 espèces recensées on choisit 11 traits biologiques pertinents( Grime *et al.* (1988) et Ellenberg (1979). L'étude de la composition spécifique en fonction de la taille des habitats est réalisée grâce à une ordination sous contrainte (Chessel, 1995). La recherche de la répartition des groupes fonctionnels en fonction de la surface des habitats repose sur la méthode RLQ (Chessel *et al.*, 1997).

### 3. Résultats

#### 3.1. Modèle

Dans chaque tache la structure de l'assemblage est résumée par une distribution qui relie le logarithme du nombre d'individus par espèce en abscisse au nombre d'espèces en ordonnées. Cette distribution rend compte de la structure des effectifs des espèces (figure 2). La simulation que nous avons réalisée vise à représenter l'évolution de la structure des effectifs des différentes espèces dans une tache initialement vide et entourée par 4 taches dont les tailles et les distributions correspondent à 4 taches observées sur le terrain et qui comprennent au total 78 espèces. On fait varier la taille de la tache vide et on compte le nombre d'espèces présentes à l'équilibre. On vérifie ainsi d'une part que le nombre d'espèces en fonction de la surface de la tache suit la loi puissance  $S = c A^z$  (forte significativité). Et d'autre part, pour certaines valeurs des paramètres, on obtient par simulation et de façon dynamique des structures d'effectifs proches de celles observées sur le terrain. On observe sur les distributions relevées et celles modélisées la présence des mêmes espèces dans les mêmes classes d'abondance (figure 2). De plus, les distributions obtenues lorsque l'on fait varier ces deux paramètres sont cohérentes avec les résultats obtenus par Bell (2000).

Figure 2 : Exemple de comparaison entre la distribution d'une parcelle modélisée et observée



Toutefois le modèle ne prédit que les espèces abondantes. En effet, les espèces rares, présentes sur la gauche de la distribution, n'apparaissent pas sur le modèle.

#### 3.2 Structure spécifique et fonctionnelle en fonction de la surface

Afin de vérifier que le modèle neutre peut être appliqué à nos données, il s'agit de s'assurer que la présence de certaines espèces ou certains types fonctionnels n'est pas corrélée avec la taille des taches. Les résultats d'une ordination sous contrainte (facteur de contrainte : la taille) nous ont permis de vérifier l'absence de

corrélation entre la taille des habitats et la répartition des espèces. Les résultats d'une analyse RLQ montrent qu'il n'y a pas de corrélation entre la taille des parcelles et les différents groupes de traits biologiques.

## 4. Discussion

On considère ici que, pour un ensemble de taches qui correspondent à un même type d'habitat, le dynamisme de la biodiversité au niveau de chaque assemblage est déterminé par :

- La structure de la distribution des effectifs des espèces dans chaque tache ;
- La taille de ces taches ;
- La valeur des paramètres relatifs à l'immigration, la croissance interne et la mortalité.

Ce modèle montre que l'on peut considérer la structure de la biodiversité et son dynamisme au niveau d'un assemblage comme une manifestation événementielle et locale de l'évolution d'une structure de la biodiversité à un niveau plus large, celui d'une mosaïque d'assemblage. On propose ainsi un modèle qui permet de lier les deux niveaux de biodiversité.

Le modèle neutre est limité parce qu'il ne prend pas en compte les mécanismes d'interaction entre les espèces. Il permet cependant d'évaluer dans quelle mesure les structures observées peuvent être générées par des processus démographiques simples et identiques pour toutes les espèces et qui dépendent des structures spatiales des métacommunautés. Ce modèle permet ainsi d'étudier différents mécanismes qui sont à l'origine de la dynamique des assemblages, qu'il s'agisse du taux d'immigration ou du taux de croissance interne. Mais il va également permettre de travailler sur la structure du paysage, puisqu'il prend en compte l'extension spatiale des assemblages. Il permet également d'intégrer d'éventuelles modifications anthropiques dans la structure du paysage.

Enfin ce modèle présuppose que toutes les parcelles du paysage sont également connectées, or on peut penser que les parcelles éloignées ont moins d'influence que celles qui sont proches. On peut proposer de reprendre la quantification de la connectivité proposée par (Hanski, 1997) en l'élargissant à l'ensemble des populations du méta-assemblage.

Ainsi pour étudier la pertinence de cette approche, il serait nécessaire d'affecter l'immigration d'un assemblage  $i$  vers un autre  $j$  d'un coefficient  $D_{ij}$ . La valeur de ce coefficient pouvant être considérée en première approche comme l'exponentielle de l'opposé de la distance reliant les deux centroïdes. Un facteur de modulation peut être introduit pour rendre compte de la plus ou moins grande perméabilité des milieux séparant les centroïdes.

## Conclusion

Le modèle prospectif que nous avons mis en place permet d'estimer le retour de la biodiversité sur une parcelle perturbée en connaissant les caractéristiques du paysage. Ce modèle permet également de montrer que la théorie neutraliste initialement élaborée pour des forêts subtropicales peut être généralisée à la prédiction de communautés herbacées en voie de restauration dans les zones tempérées.

## Bibliographie

- Arrhenius O., 1921. Species and area, *Journal of Ecology*, 9 : 95-99.
- Bell G., 2000. The distribution of abundance in neutral communities, *American Naturalist*, 155 : 606-617.
- Chessel D., 1995. Ordination sous contraintes, *ADE-4, Fiche thématique*, 1-40.
- Chessel D., Doledec S., Champely S., 1997. Triplet d'analyses des correspondances, *ADE-4, Fiche thématique*, 1-64.
- Ellenberg H., 1979. *Indicator values of vascular plants in Central Europe*, Göttingen, 39-122.
- Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R., 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*, London, 742 p.
- Hanski I., 1997. *Predictive and practical metapopulation models*, Princeton, Princeton University Press, 21-45.
- Hubbell S. P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, Princeton, Princeton University Press, 375 p.
- Keddy P. A., 1992. Assembly and Response Rules - 2 Goals for Predictive Community Ecology, *Journal of Vegetation Science*, 3 : 157-164.