



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

# Mesurer la Biodiversité

Eric Marcon

17 November 2025



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Théorie



# Entropie

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Expérience à plusieurs résultats possibles : espèce à laquelle appartient un individu :  $\{r_1, r_2, \dots, r_s, \dots, r_S\}$

Probabilités associées  $\{p_1, p_2, \dots, p_s, \dots, p_S\}$

Information  $I(p_s)$ , décroissante,  $I(1) = 0$

Entropie = Information moyenne apportée par un individu:  
$$\sum_s p_s I(p_s)$$



# Exemples

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Le fondateur : [Shannon \(1948\)](#)

- $I(p_s) = \ln \frac{1}{p_s}$
- $H = \sum_s p_s \ln \frac{1}{p_s}$

Les généralisations :

- [Rényi \(1961\)](#) :

- ${}^\alpha R = \frac{1}{1-\alpha} \ln \sum_s p_s^\alpha$

- [Tsallis \(1998\)](#) :

- ${}^q H = \frac{1}{q-1} (1 - \sum_s p_s^q)$ .

- Appelée aussi HCDT ([Havrdá and Charvát, 1967](#); [Daróczy, 1970](#); [Tsallis, 1998](#))



# Axiomatique

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Les trois entropies respectent ([Patil and Tailie, 1982](#); [Grabchak et al., 2017](#)) :

- Symétrie
- Continuité par rapport aux probabilités
- Principe des transferts, qui contient:
  - L'ajout d'une espèce augmente la diversité
  - Maximisation si toutes les probabilités sont égales



# Propriétés

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

${}^0H$  est le nombre d'espèces -1

${}^1H$  est l'entropie de Shannon

${}^2H$  est l'entropie de Simpson :  $1 - \sum_s p_s^2$

$q$  paramétrise l'importance des espèces rares.

Application à la relation diversité-productivité en forêt [Liang et al. \(2016\)](#) :  $q = 2$ .



# Logarithmes déformés

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Tsallis (1994):

- $\ln_q x = \frac{x^{1-q} - 1}{1-q}$
- $e_q^x = [1 + (1-q)x]^{\frac{1}{q-1}}$

Simplifie l'écriture de l'entropie HCDT ([Marcon et al., 2014](#)) :

$${}^qH = \sum_s p_s \ln_q \frac{1}{p_s}$$



# Logarithmes déformés

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

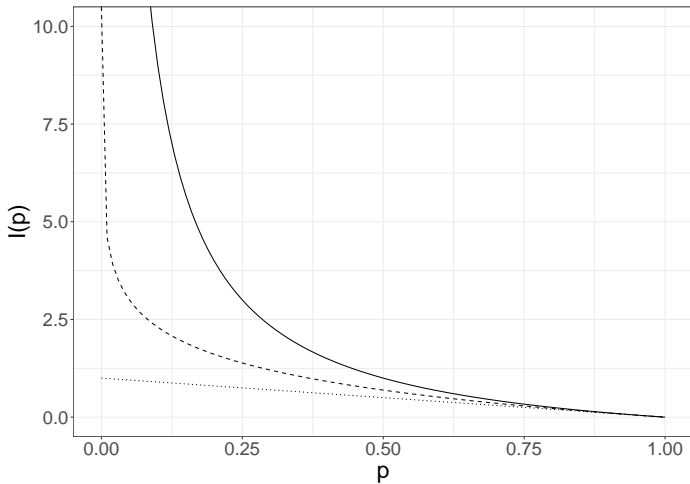
Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References







# Résumé / Définitions

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

La rareté est l'inverse de la probabilité :  $\frac{1}{p_s}$

L'information est le logarithme (déformé) de la rareté :  $\ln_q \frac{1}{p_s}$

L'entropie est l'espérance de l'information :

$${}^qH = \sum_s p_s \ln_q \frac{1}{p_s}$$



# Nombres de Hill

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Hill (1973) : Nombre d'espèces équiprobables ayant l'entropie des données. Nombre effectif ([Wright, 1931](#), ; [Gregorius, 1991](#)).

Résume la diversité à un seul nombre : diversité au sens strict ([Jost, 2006](#))

La diversité est l'exponentielle de l'entropie ([Marcon et al., 2014](#)) :

$${}^qD = e_q^H$$



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Pratique



# Barro Colorado Island

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

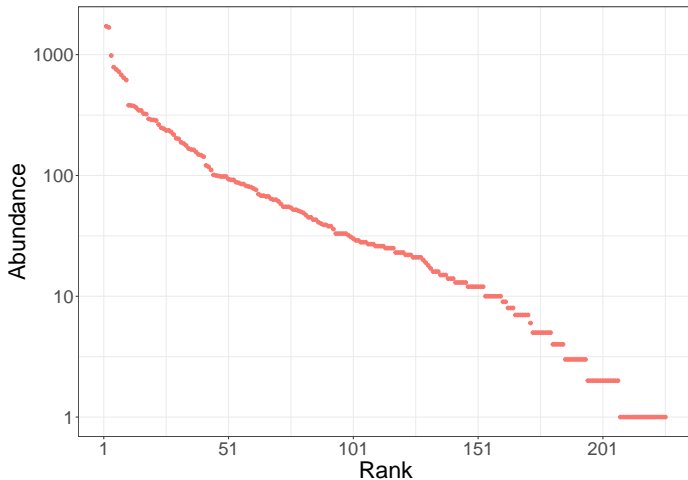
Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

## Diagramme rang-abondance ([Whittaker, 1965](#))





# Courbe d'accumulation

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

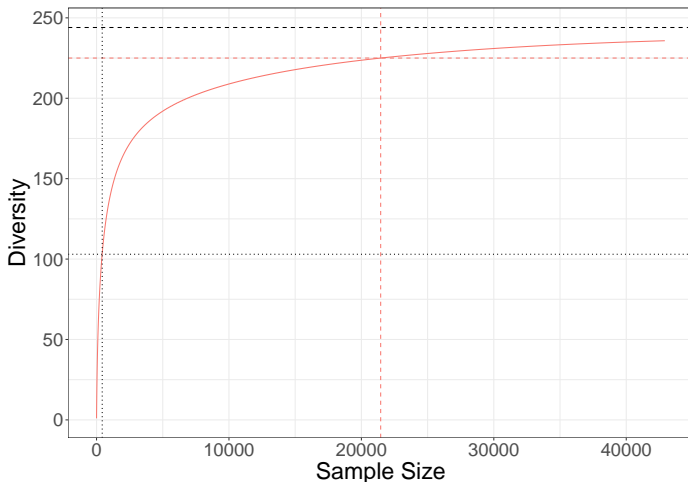
Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

## Diversité de l'échantillon, asymptotique ou standardisée





# Diversité asymptotique

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Il existe des estimateurs :

- Richesse : Chao ([Chao, 1984](#)) ou Jackknife ([Burnham and Overton, 1978](#))

```
library("divent")  
div_richness(BCI_50ha)
```

estimator	order	diversity
Jackknife 1	0	244

- Entropie HCDT :
  - Réduction du biais d'estimation ([Chao and Jost, 2015](#))
  - Estimation de la distribution réelle ([Chao et al., 2015](#))

```
div_hill(BCI_50ha, q = 1)
```

estimator	order	diversity
UnveilJ	1	71.95748



# Profil de diversité

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

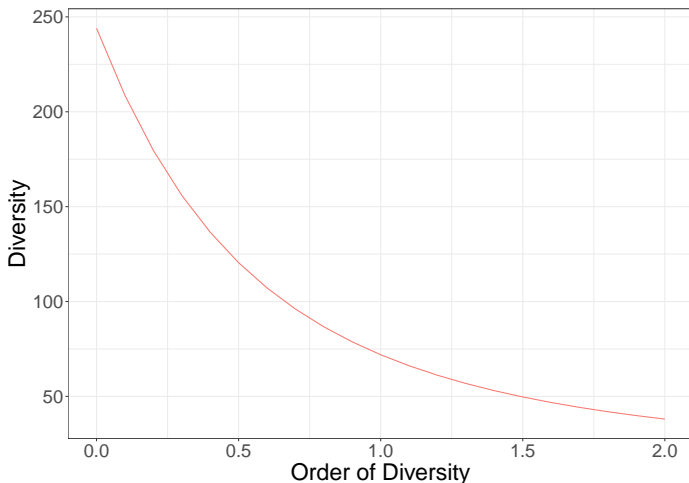
Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Diversité en fonction de son ordre ([Tothmeresz, 1995](#))





Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

# Diversité phylogénétique





# Dendrogramme

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

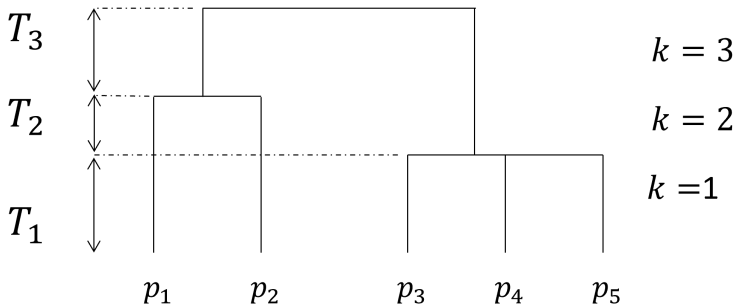
Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Phylogénie dans l'idéal, taxonomie possible ([Ricotta et al., 2012](#)).





# Définition

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

L'entropie est l'information moyenne au cours du temps  
([Pavoine and Bonsall, 2011](#)).

$${}^q\bar{H}(T) = \sum_k \frac{T_k}{T} {}^qH_k$$

La diversité est son exponentielle ([Marcon and Hérault, 2015](#)).



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

# Décomposition de la diversité



# Définitions

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

[Whittaker \(1960\)](#) : plusieurs communautés regroupées dans une métacommunauté dont les communautés sont des échantillons. La diversité est la richesse (entropie et diversité).

- Diversité  $\alpha$  : diversité moyenne des communautés (nombre moyen d'espèces)
- Diversité  $\gamma$  : de la métacommunauté (nombre total d'espèces)
- Diversité  $\beta$  : entre les communautés. Ratio  $\gamma/\alpha$  ou différence  $\gamma - \alpha$  ([Lande, 1996](#))



# Définitions

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Précisément :

- L'entropie  $\alpha$  est la moyenne des entropies locales : quantité d'information
- La diversité est l'exponentielle de l'entropie
- La diversité  $\beta$  est le rapport des diversités, l'entropie  $\beta$  la différence des entropies
- La diversité  $\beta$  est un nombre effectif de communautés : communautés de même poids, sans aucune espèce commune ([Jost, 2007](#))



# Exemple simple

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

3 Communautés avec respectivement 6, 4 et 5 espèces ; 10 espèces au total :

- Diversité  $\alpha$  : 5 espèces par communauté
- Diversité  $\gamma$  : 10 espèces
- Diversité  $\beta$  : 2 communautés effectives

10 espèces = 5 espèces par communauté X 2 communautés



# BCI

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

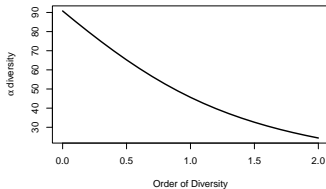
Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

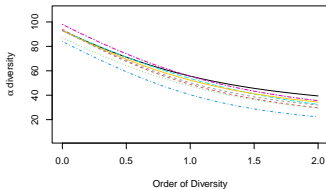
Conclusion

References

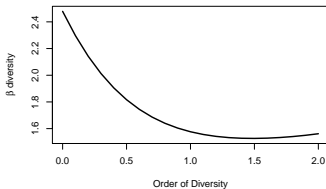
**Total Alpha Diversity**



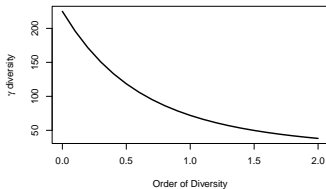
**Alpha Diversity of Communities**



**Beta Diversity**



**Gamma Diversity**





Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

# Conclusion





# Messages à emporter

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

L'entropie permet de caractériser la diversité : c'est l'espérance de l'information apportée par un individu

L'entropie est une quantité d'information

La diversité au sens strict est un nombre effectif (d'espèces, de communautés...)

Pas d'indices de diversité ici : seulement des mesures



# Messages à emporter

Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

La rareté est l'inverse de la probabilité :  $\frac{1}{p_s}$

L'information est le logarithme (déformé) de la rareté :  $\ln_q \frac{1}{p_s}$

L'entropie est l'espérance de l'information :

$${}^qH = \sum_s p_s \ln_q \frac{1}{p_s}$$

La diversité est son exponentielle :

$${}^qD = e_q^{{}^qH}$$

En pratique : package [divent](#) et de la lecture ([écran](#) ou [PDF](#)).



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Burnham, K. P. and W. S. Overton (1978). Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65(3), 625–633.

Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11(4), 265–270.

Chao, A., T. C. Hsieh, R. L. Chazdon, R. K. Colwell, and N. J. Gotelli (2015). Unveiling the species-rank abundance distribution by generalizing good-turing sample coverage theory. *Ecology* 96(5), 1189–1201.

Chao, A. and L. Jost (2015). Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution* 6(8), 873–882.



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Daróczy, Z. (1970). Generalized information functions.  
*Information and Control* 16(1), 36–51.

Grabchak, M., E. Marcon, G. Lang, and Z. Zhang (2017). The  
generalized simpson's entropy is a measure of biodiversity.  
*Plos One* 12(3), e0173305.

Gregorius, H.-R. (1991). On the concept of effective number.  
*Theoretical population biology* 40(2), 269–83.

Havrda, J. and F. Charvát (1967). Quantification method of  
classification processes. concept of structural alpha-entropy.  
*Kybernetika* 3(1), 30–35.

Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: A unifying notation  
and its consequences. *Ecology* 54(2), 427–432.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos* 113(2), 363–375.



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88(10), 2427–2439.

Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76(1), 5–13.

Liang, J., T. W. Crowther, N. Picard, S. Wiser, M. Zhou, G. Alberti, E.-D. Schulze, A. D. McGuire, F. Bozzato, H. Pretzsch, and et al. (2016, Oct). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354(6309), aaf8957.

Marcon, E. and B. Hérault (2015). Decomposing phylodiversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6(3), 333–339.



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Marcon, E., I. Scotti, B. Hérault, V. Rossi, and G. Lang (2014). Generalization of the partitioning of shannon diversity. *Plos One* 9(3), e90289.

Patil, G. P. and C. Taillie (1982). Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association* 77(379), 548–561.

Pavoine, S. and M. B. Bonsall (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews* 86(4), 792–812.

Ricotta, C., G. Bacaro, M. Marignani, S. Godefroid, and S. Mazzoleni (2012). Computing diversity from dated phylogenies and taxonomic hierarchies: Does it make a difference to the conclusions? *Oecologia* 170(2), 501–506.



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Rényi, A. (1961). On measures of entropy and information. In J. Neyman (Ed.), *4th berkeley symposium on mathematical statistics and probability*, Volume 1, pp. 547–561. University of California Press.

Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27(3), 379–423, 623–656.

Tothmeresz, B. (1995). Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science* 6(2), 283–290.

Tsallis, C. (1994). What are the numbers that experiments provide? *Química Nova* 17(6), 468–471.

Tsallis, C. (1998). Generalized entropy-based criterion for consistent testing. *Physical Review E* 58(2), 1442–1445.



Mesurer la  
Biodiversité

Eric Marcon

Théorie

Pratique

Diversité phy-  
logénétique

Décomposition  
de la diversité

Conclusion

References

Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the siskiyou mountains, oregon and california. *Ecological Monographs* 30(3), 279–338.

Whittaker, R. H. (1965). Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147(3655), 250–260.

Wright, S. (1931). Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16(2), 97–159.