

Synthèse de l'article

Global impoverishment of natural vegetation revealed by dark biodiversity

Avril 2026

Référence

Pärtel M., Tamme R., Carmona C.P.,... & Zobel M. (2025). Global impoverishment of natural vegetation revealed by dark diversity. *Nature*, 641, 917.

👉 <https://doi.org/10.1038/s41586-025-08814-5>

La « biodiversité fantôme » révèle un appauvrissement mondial de la végétation naturelle.



Cette transcription synthétique s'appuie sur l'article scientifique « *Global impoverishment of natural vegetation revealed by dark biodiversity* » publié dans la revue *Nature* en 2025. Dirigé par Meelis Pärtel, ce travail est le fruit de la collaboration de 130 scientifiques à travers le monde. L'étude montre que la diversité végétale locale est affectée par les activités humaines, y compris lorsqu'elles sont éloignées. Elle s'appuie pour cela sur le concept de « biodiversité fantôme », c'est-à-dire les taxons qui devraient être présents sur un site mais ne le sont pas ou plus. Les résultats de ces travaux fournissent de précieuses orientations pour, d'une part effectuer la surveillance de l'état de la biodiversité et, d'autre part, concevoir des stratégies de conservation et de restauration. Ces sujets résonnent tout particulièrement avec le Règlement européen pour la restauration de la nature et l'évaluation Ipbes en cours sur le *monitoring* de la biodiversité.

La « diversité fantôme » : des espèces absentes d'un site où elles pourraient être présentes

Les activités humaines ont des effets négatifs directs sur la biodiversité des écosystèmes naturels, largement documentés à travers les cinq pressions identifiées par l'Ipbes (voir [le livret décryptant les messages clés](#)). Citons par exemple : la transformation des terres (conversion de forêts naturelles en zones urbaines, transformation de prairies en terres cultivées...) et la fragmentation des habitats ou encore les pollutions diffuses. Si de nombreuses études montrent les effets de ces pressions sur la végétation naturelle environnante, à une échelle plus régionale au-delà des zones directement impactées, la question inverse reste peu explorée : comment des pressions anthropiques exercées à une échelle régionale influent-elles sur la diversité végétale naturelle à l'échelle locale ?

Les scientifiques formulent l'hypothèse qu'étudier des espèces absentes d'un site, pourtant approprié à leur écologie, et alors qu'elles sont bien présentes dans la région environnante, permet de mettre en évidence des effets anthropiques sur les écosystèmes naturels. Pour cela, ils s'intéressent à la « diversité fantôme », concept qui désigne les espèces écologiquement adaptées à un site donné et présentes dans les alentours, et pourtant... absentes de ce site.

Cette « diversité fantôme » permet d'estimer la complétude d'une communauté écologique (voir Encadré 1) : les espèces potentiellement attendues sur un site, qui leur est écologiquement adapté, sont-elles bien présentes ou en manque-t-il au regard de la diversité régionale ?

Encadré 1

Communauté d'espèces et complétude d'une communauté d'espèces

On définit une communauté écologique comme l'assemblage de populations d'au moins deux espèces différentes qui coexistent et interagissent dans une même zone géographique et à un moment donné.

La complétude d'une communauté est désignée ici comme la proportion de toutes les espèces présentes dans une région donnée et adaptées à un site qui sont effectivement présentes sur ce site, le degré d'exhaustivité du site par rapport au pool régional d'espèces. C'est un indicateur de biodiversité relatif qui permet des comparaisons entre sites (Lewis & Pärtel, 2016). Pour estimer cette complétude, il faut connaître le nombre d'espèces recensées sur un site et la « diversité fantôme », c'est-à-dire les espèces présentes dans la région environnante et écologiquement adaptées pourtant absentes d'un site (voir Figure 1, p.6).

Les liens entre la biodiversité d'un site et celle de la région alentour

Sur un site particulier, on peut recenser des espèces présentes : c'est la diversité dite *alpha*. Celle-ci est influencée à la fois par des processus naturels de long terme et par les effets des activités humaines :

- Même dans les écosystèmes naturels, certains taxons, appropriés aux conditions écologiques d'un site, peuvent être absents pour plusieurs raisons : des processus naturels provoquant une extinction locale ou limitant la recolonisation ; une forte géodiversité ou mosaïque de types de végétations favorisant l'isolement de fragments d'habitats naturels et augmentant la probabilité d'extinction locale ; des conditions climatiques et événements extrêmes, tels que les incendies naturels, entraînant la disparition d'espèces à l'échelle locale.
- Par ailleurs, les activités humaines peuvent fortement influencer la diversité *alpha* et la complétude des communautés écologiques : en affectant le maintien des populations locales ; en favorisant les taxons hautement compétitifs (par l'eutrophisation par exemple) ; en limitant les interactions mutualistes (en réduisant le nombre de pollinisateurs par exemple). Les activités humaines peuvent aussi limiter la recolonisation de sites (par exemple en fragmentant les habitats et/ou en réduisant la dispersion des graines par les animaux (zoochorie)).

La somme de la diversité *alpha* et de la « diversité fantôme » constitue ainsi le

potentiel de biodiversité de ce site local : la communauté écologique attendue. La « diversité fantôme » représente la part manquante, potentiellement à restaurer, pour atteindre ce potentiel (voir Figure 1).

Si la diversité *alpha* recense les espèces présentes à l'échelle locale, sur un site, la diversité dite *gamma* comprend, quant à elle l'ensemble des espèces présentes dans la région environnante, même si celles-ci ne se trouvent pas sur tous les sites de la région. En effet, certains sites peuvent-être inadaptés aux conditions écologiques requises par certaines espèces.

Outre les processus naturels et les activités humaines, la diversité *alpha* et influencée par la diversité *gamma* : le pool local d'espèces est très lié au pool régional d'espèces, il y a une forte dépendance de la richesse spécifique locale à l'égard de la richesse spécifique régionale. Pour bien connaître l'état de la biodiversité d'un site, cela implique donc d'étudier les deux (voir Encadré 2).

Dans l'étude, l'hypothèse selon laquelle l'appauvrissement de la végétation naturelle à l'échelle d'un site (zone de 100 m²) est lié à l'influence anthropique dans la région environnante (zone d'environ 300 km²) a été testée en construisant une série de modèles intégrant diverses mesures de la biodiversité. Les mesures étudiées comprenaient la diversité *alpha* et *gamma*, la complétude attendue de la communauté écologique d'un site, ainsi que la « diversité fantôme ».

Une « diversité fantôme » élevée, généralisée et liée aux activités humaines parfois géographiquement éloignées

Les résultats de l'étude ont mis en évidence, à l'échelle mondiale, l'existence d'une « diversité fantôme » végétale relativement élevée et généralisée, c'est-à-dire l'absence fréquente d'espèces sur des sites pourtant écologiquement appropriés et ce malgré leur présence dans les régions voisines. Cependant, cette diversité varie fortement : certains sites présentent beaucoup moins d'espèces que ce qui pourrait être attendu au regard de leurs conditions écologiques.

L'analyse des données a également montré une relation linéaire négative significative entre l'indice d'empreinte humaine et la complétude des communautés écologiques végétales, cela dans un rayon de 50 km autour d'un site étudié, et parfois jusqu'à un rayon de 300 km ! Dans les régions présentant des valeurs d'indice d'empreinte humaine proches de zéro, 35 % en moyenne des espèces écologiquement appropriées ont été trouvées dans les sites étudiés. Cette proportion est tombée à moins de 20 % dans les régions où l'indice d'empreinte humaine était élevé.

Cette constatation est, pour les auteurs et autrices de l'étude, alarmante car les plantes constituent la base de tous les écosystèmes terrestres et la présence d'une proportion plus importante de taxons écologiquement appropriés à un site augmente les possibilités d'assurer les fonctions écologiques associées.

Notons que les scientifiques ont également observé des variations dans la complétude des communautés écologiques végétales aux extrêmes (basse et haute) de l'indice d'empreinte humaine, mettant ainsi en exergue que les sites ne réagissent pas de manière uniforme aux activités humaines.

Toujours selon les auteurs et autrices de l'article, l'effet négatif des activités humaines sur la complétude des communautés écologiques végétales pourrait être associé à plusieurs phénomènes :

- Fragmentation ou réduction des habitats écologiquement appropriés conduisant à de plus petites populations d'espèces étant donc plus sensibles à l'extinction aléatoire ; réduction de la connectivité entre les fragments relictuels de végétation naturelle, rendant difficile le déplacement des espèces ; défaunation perturbant les réseaux de dispersion des graines
- Coupes forestières, cueillette illégale, incendies d'origine humaine... pouvant

provoquer des extinctions locales d'espèces de la végétation naturelle.

- Pollutions ; eutrophisation (menace avérée pour la diversité végétale car favorisant quelques espèces plus compétitives au détriment d'un grand nombre d'autres espèces).

D'autres processus importants, non pris en compte dans cette étude, affectent aussi la biodiversité – particulièrement les pools régionaux et locaux d'espèces :

- La perturbation des réseaux d'interaction biotique,
- Les extrêmes climatiques de plus en plus fréquents,
- La destruction et fragmentation des habitats par les conflits...

En outre, et même si un test utilisant une répartition inégale des régions étudiées a montré que cela n'avait pas eu d'effet sur les modèles statistiques, la sous-représentation de plusieurs parties de l'Afrique, des Amériques et de l'Asie dans les sites et régions pourrait induire une sous-représentation de certains impacts humains sur la biodiversité.

Concevoir des stratégies de conservation et de restauration à l'échelle régionale avec des zones naturelles bien préservées

Les chercheurs et chercheuses ont aussi mis en évidence que, contrairement à la complétude des communautés écologiques (voir point 3), la diversité *alpha* – fortement influencée par la grande variation naturelle du potentiel de diversité, déterminée par l'histoire biogéographique spécifique de chaque région – n'apparaît pas fortement liée à l'indice d'empreinte humaine. Pour l'équipe de recherche, ces résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle la biodiversité locale de la végétation naturelle est plus faible dans les régions où l'activité humaine est plus importante mais cet effet n'est évident que lorsqu'on prend en compte la complétude de la communauté d'espèces et qu'on se rend compte que la « diversité fantôme » y est élevée.

Les chercheurs et chercheuses ont également constaté que l'influence négative des activités humaines était plus évidente lorsqu'elle était considérée à l'échelle de plusieurs centaines de kilomètres. En d'autres termes, l'érosion de biodiversité dans les écosystèmes naturels se produit non seulement à l'endroit des activités, mais s'étend également au-delà de celles-ci et des infrastructures humaines. Travailler à large échelle spatiale permettrait donc de mieux saisir l'influence humaine cumulée dans une région donnée et sur de longues périodes.

L'équipe de recherche a également testé comment la distribution spatiale de l'indice d'empreinte humaine influençait la complétude des communautés écologiques. En effet, utiliser une valeur moyenne de l'indice d'empreinte humaine comme variable explicative de la complétude des communautés écologiques peut masquer des différences entre les régions. En effet, certaines régions combinent des zones fortement modifiées, comme des villes, avec des réserves naturelles, tandis que d'autres présentent une influence humaine modérée, comme des espaces agricoles peu peuplés. En utilisant la moyenne, toutes ces régions peuvent être représentées par un niveau intermédiaire d'influence humaine. Les chercheurs ont alors montré que la complétude des communautés d'espèces est principalement déterminée par le fait que les zones les plus naturelles d'une région subissent une influence humaine diffuse.

Ces résultats réaffirment l'importance de concevoir des stratégies de conservation à l'échelle régionale et avec le maintien de zones naturelles bien préservées.

- Les mesures de conservation et l'aménagement du territoire devraient tenir compte non seulement de la diversité *alpha* observée sur un site mais aussi du contexte régional plus large.
- Cela corrobore également l'hypothèse selon laquelle une couverture de 30 % de végétation naturelle dans un paysage peut favoriser la persistance

de nombreux taxons spécialisés et résonne également avec l'objectif de la Convention sur la diversité biologique (CDB) de protéger 30 % des terres d'ici à 2030.

- En outre, si les pools d'espèces spécifiques à un site ne sont pas épuisés, la « diversité fantôme » offre une fenêtre d'opportunité étroite pour la restauration, car elle indique quelles espèces manquantes sont encore présentes au niveau régional. En effet, les espèces de la « diversité fantôme » identifiées par la méthode développée dans l'étude restent présentes au niveau régional : leurs populations locales pourraient être restaurées, en améliorant la connectivité entre les fragments de végétation naturelle par exemple ou encore en réduisant les menaces qui affectent le maintien des populations.

Des activités humaines peuvent aussi promouvoir la biodiversité indigène

En analysant plus finement les liens entre les huit composantes de l'indice d'empreinte humaine et la complétude des communautés écologiques, les chercheurs ont mis en évidence une exception : la surface de prairie. Contrairement aux autres, celle-ci n'est pas liée négativement à la complétude de la communauté d'espèces. Cela pourrait être dû à l'effet des prairies semi-naturelles dans lesquelles une influence humaine modérée à long terme (notamment le pâturage domestique, l'écobuage et la fenaïson) a donné lieu à des écosystèmes très diversifiés et fonctionnels – illustrant la façon dont certaines activités humaines peuvent ne pas obérer la biodiversité indigène.

Focus méthodologique : comment estimer la « diversité fantôme » ?

Un réseau collaboratif de recherche

Pour analyser la diminution d'origine anthropique de la végétation naturelle et la quantifier, les auteurs ont développé [DarkDiv-Net](#), un réseau mondial collaboratif de recherche qui explore la « biodiversité fantôme » des communautés végétales.

Un échantillonnage mondial

Les chercheurs ont évalué la diversité *alpha* et la « diversité fantôme » de plantes vasculaires de 5 415 sites présentant une végétation naturelle ou semi-naturelle relativement intacte, cela pour 119 régions mondiales de continents végétalisés, couvrant ainsi une large gamme de types de végétation et la plupart des conditions climatiques du monde. Dans l'étude, un « site » désigne une zone de 100 m² dans laquelle la végétation a été échantillonnée, et une « région » représente la zone environnante, d'environ 300 km². Chaque région comprend au moins 30 sites qui représentent la végétation naturelle et semi-naturelle typique de la région.

Des données d'activités et de pressions humaines

Pour estimer l'effet et l'intensité des activités humaines sur la « diversité fantôme » et la complétude des communautés, les chercheurs ont utilisé « l'indice d'empreinte humaine », une mesure cumulative de l'influence humaine établie à travers huit composantes incluant la densité de population humaine ; l'usage des terres (terres agricoles, prairies, environnement bâtis, infrastructures énergétiques...) ; les voies d'accès (routes, voies ferrées, voies navigables...) et sa moyenne dans un rayon de 10 km jusqu'à 400 km. Pour tenir compte des effets des processus naturels sur la biodiversité, les chercheurs ont inclus dans leurs modèles statistiques des variables décrivant les conditions climatiques, pédologiques et topographiques.

La détermination de « co-occurrence d'espèces », du degré d'appropriation écologique d'un site et l'estimation de la « diversité fantôme »

Le concept de « diversité fantôme », axé sur les taxons, tient compte de l'adéquation de chaque espèce absente à un site donné. Lorsque, pour un site donné, on agrège la diversité *alpha* et la « diversité fantôme », on obtient le pool d'espèces spécifique au site. Ce pool comprend uniquement les espèces que l'on retrouve plus largement à l'échelle régionale (diversité *gamma*) et qui sont appropriées à ce site donné compte tenu de ses conditions écologiques.

Les auteurs et autrice ont donc d'abord évalué la diversité *alpha* (nombre de toutes les espèces de plantes vasculaires trouvées sur chaque site). Puis, pour estimer la « diversité fantôme » (espèces écologiquement adaptées qui sont absentes d'un site mais présentes dans la région environnante), les auteurs ont utilisé l'approche mathématique dite « des ensembles flous » (*fuzzy set*). Chaque espèce présente dans la région mais absente du site se voit attribuer une probabilité de faire partie de la « diversité fantôme », calculée à partir de la « co-occurrence d'espèces » : le degré avec lequel une espèce absente du site est concomitamment présente avec les espèces effectivement observées sur ce site (voir Figure 1).

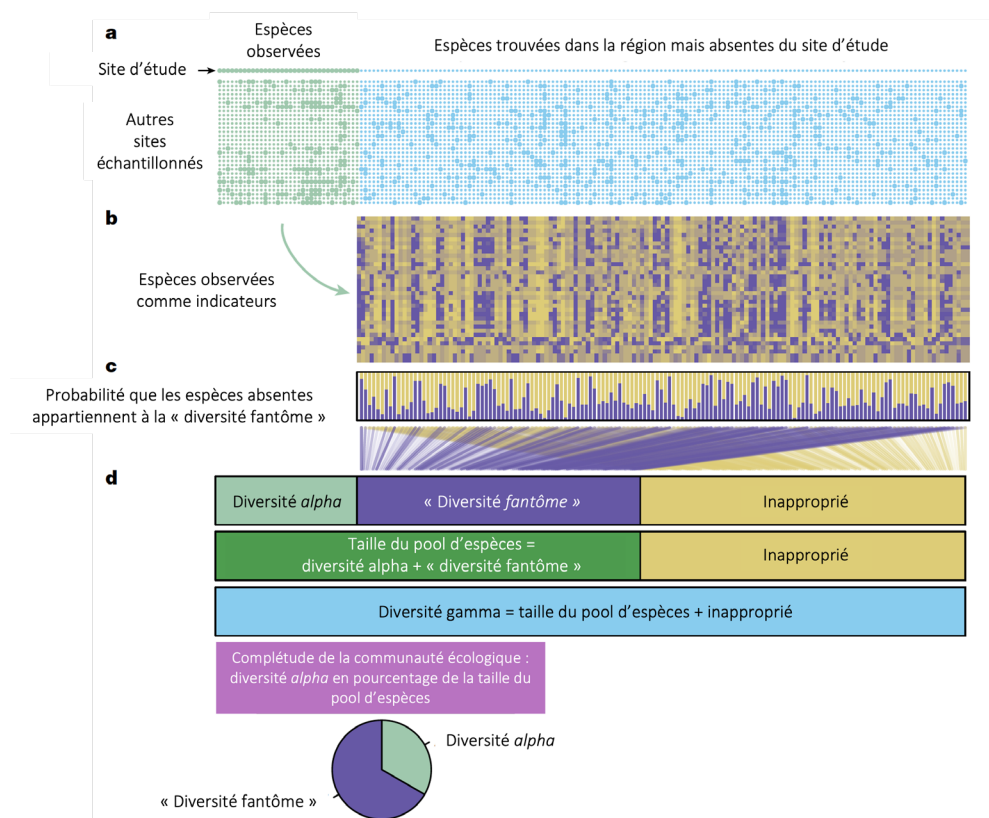


Figure 1 – Estimer la « diversité fantôme » et des indicateurs connexes de biodiversité dans les communautés écologiques.

Les cooccurrences ont été établies sur la composition en espèces de 30 sites sélectionnés au hasard dans une région (Fig. 1a). Pour un site étudié, les chercheurs ont estimé le degré avec lequel chaque espèce, présente dans la région mais absente du site, coexiste, est concomitamment présente avec les espèces trouvées sur le site. Les chercheurs ont ensuite comparé les résultats avec l'espérance mathématique d'une variable aléatoire suivant une loi hypergéométrique (Fig. 1b). Si une espèce absente du site coexiste avec une espèce présente plus souvent que ce qui est attendu de façon aléatoire, alors les deux espèces partagent probablement des exigences écologiques et l'espèce présente fournit une indication positive sur l'adéquation, la pertinence écologique du site à l'espèce absente. La moyenne des indications positives d'adéquation écologique du site, fournies par toutes les espèces présentes sur le site, permet d'obtenir une estimation de l'adéquation écologique globale du site pour l'espèce absente (Fig. 1c). La magnitude, l'ampleur de la « diversité fantôme » d'un site a ensuite été estimée comme la somme de ces

estimations d'adéquation écologiques pour toutes les espèces absentes. La probabilité que les espèces absentes appartiennent à la « diversité fantôme » du site est comprise entre 0 et 1.

La part de la diversité *gamma*, comprenant toutes les espèces présentes dans la région, ne présentant pas d'adéquation écologique reflète quant à elle les espèces appartenant à des pools différents d'espèces spécifiques à un site dans la même région.

Dans une région donnée, à partir de la diversité *alpha*, de la « diversité fantôme » et de la diversité ne présentant pas d'adéquation écologique, les chercheurs ont calculé d'autres paramètres de biodiversité pour chaque site afin d'obtenir une description complète de la biodiversité (Fig. 1d) : la taille du pool d'espèces spécifique au site (somme de la diversité *alpha* et de la « diversité fantôme ») ; la diversité *gamma* (ensemble des espèces trouvées dans la région, cette valeur étant la même pour chaque site de la région) ; la complétude de la communauté d'espèces (proportion de la taille du pool d'espèces spécifique au site représentée par la diversité *alpha*, c'est-à-dire le nombre d'espèces trouvées sur le site) ; la diversité *bêta* en analysant dans quelle mesure la diversité *gamma* dépasse la taille du pool d'espèces spécifique au site (la proportion de la diversité *gamma* inadéquate pour le site étudié et qui est donc plus susceptible d'être associée à d'autres pools d'espèces spécifiques à un site dans la région).

Une approche qui améliore les métriques classiques de biodiversité

L'écologie a une riche histoire de cadres conceptuels pour la biodiversité à travers les échelles, tels que les relations aire-espèces, la diversité *alpha-bêta-gamma*, l'assemblage des communautés, le concept de méta-communauté... Le concept de « diversité fantôme » se positionne dans le cadre classique de l'estimation des diversités *alpha-bêta-gamma* établi par Whittaker (1960) (voir Encadré 1 et Figure 1). En s'appuyant sur ces connaissances collectives, ce concept offre une boîte à outils axée sur les espèces pour évaluer les patrons de communautés écologiques et expliquer les processus sous-jacents. En permettant d'estimer le potentiel de biodiversité d'un site (pool d'espèces spécifique au site) et sa réalisation (complétude de la communauté), il favorise l'étude comparative de la biodiversité entre les régions, les types d'écosystèmes et les groupes taxonomiques.

En effet, la spéciation, la dispersion à grande échelle, le « tri » des espèces selon les conditions environnementales et les variations stochastiques ont produit des ensembles d'espèces spécifiques à chaque site, pools très différents les uns des autres. La complétude d'une communauté écologique tient compte de ces variations en quantifiant dans quelle mesure le potentiel de biodiversité (c'est-à-dire le pool d'espèces spécifique au site) est réalisé localement.

De plus, en élargissant l'échelle spatiale d'analyse et en mettant en regard biodiversité d'un site, espèces attendues et biodiversité de la région environnante, l'approche par la « diversité fantôme » permet, par exemple, de creuser les raisons de l'absence de différence perceptible de végétations à l'intérieur et à l'extérieur de zones protégées : les deux zones seraient-elles finalement soumises à une même influence humaine plus large, entraînant un possible déclin de part et d'autre ?

Enfin, en analysant le degré de complétude plutôt que des espèces en particulier, la mesure de « diversité fantôme » peut tenir compte de la variation naturelle de la biodiversité entre des régions et le long des gradients écologiques : elle présente ainsi l'avantage de permettre des comparaisons à l'échelle mondiale.

Encadré 2

Le concept de « diversité fantôme » dans le cadre de l'estimation des diversités *alpha-bêta-gamma*

Que représentent les diversités *alpha-bêta-gamma* ?

Dans les travaux de Whittaker : la diversité *alpha* représente le nombre d'espèces sur un site particulier ; la diversité *gamma* comprend toutes les espèces présentes dans la région environnante ; la diversité *bêta* décrit les changements dans la composition de la communauté d'espèces le long des gradients environnementaux.

La diversité *alpha* : une mesure qui varie entre et au sein de régions écologiques

La mesure de la diversité *alpha* est la plus couramment utilisée, mais elle dépend :

- De la variation du potentiel de biodiversité naturelle entre les régions (par exemple, régions boréales versus régions tempérées ; Amérique du Nord versus Asie de l'Est).
- Des conditions écologiques au sein des régions (par exemple, zones humides versus forêts ; pentes orientées sud versus pentes orientées nord).

La spéciation, la dispersion à grande échelle, le « tri » des espèces selon les conditions environnementales et les variations stochastiques ont produit des pools d'espèces spécifiques à chaque site, de tailles considérablement différentes. La complétude d'une communauté tient compte de ces variations en quantifiant dans quelle mesure le potentiel de biodiversité (c'est-à-dire le pool d'espèces spécifique au site) est réalisé localement.

Le pool d'espèces spécifique au site est formé par les diversités *alpha* et « fantôme » et comprend uniquement les espèces régionales appropriées à un site donné sur la base de ses conditions écologiques. Dans ce contexte, la diversité *bêta* définie par Whittaker peut être formulée comme le « changement dans les pools d'espèces spécifiques à des sites au sein de la diversité *gamma* ». On parle parfois de diversité *bêta* « structurée ».

Un concept qui complète les informations de biodiversité taxonomique au niveau d'un site Le concept de « diversité fantôme », basé sur les taxons, améliore ainsi le cadre *alpha-bêta-gamma* en complétant, au niveau des sites, la diversité *alpha* avec : l'ensemble des espèces appropriées, compatibles, mais absentes (« diversité fantôme »), le potentiel de biodiversité du site (taille du pool d'espèces = diversité *alpha* + « diversité fantôme ») et le degré de réalisation de ce potentiel (complétude de la communauté écologique).

Références supplémentaires

Whittaker, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr. 30, 279–338 (1960).

Lewis, R., & Pärtel, M. (2016, Mai). What is Dark Diversity. Blog of Methods in Ecology and Evolution, a British Ecological Society Journal. <https://methodsblog.com/2016/05/22/dark-diversity/>

synthèse Aurélie Delavaud,
Responsable du pôle Science et communautés de
recherche à la FRB

relecture Violette Silve,
Chargée de mission « Animation et communication
scientifiques » à la FRB

Hélène Soubelet,
Directrice générale de la FRB

Denis Couvet,
Président de la FRB