



**HAL**  
open science

# Indicateurs de biodiversité forestière utilisant la richesse, l'abondance, et la composition en essences : réflexions méthodologiques à propos de leur mise à l'épreuve

Frédéric Gosselin

## ► To cite this version:

Frédéric Gosselin. Indicateurs de biodiversité forestière utilisant la richesse, l'abondance, et la composition en essences : réflexions méthodologiques à propos de leur mise à l'épreuve. *Revue forestière française*, 2012, 64 (5), p. 733 - p. 739. 10.4267/2042/50660 . hal-00934140

**HAL Id: hal-00934140**

**<https://hal.science/hal-00934140v1>**

Submitted on 21 Jan 2014

**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.

1 **Indicateurs de biodiversité forestière utilisant la richesse, l'abondance, et**  
2 **composition en essences : réflexions méthodologiques à propos de leur mise**  
3 **à l'épreuve**  
4

5  
6 Frédéric Gosselin <sup>1</sup>

7  
8 <sup>1</sup> IRSTEA Nogent, UR EFNO, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France  
9

10  
11 **RÉSUMÉ :**

12 La richesse et la pureté en essences sont les deux premiers indicateurs du critère 4 de gestion  
13 forestière durable, relatif à la biodiversité. Nous proposons ici quelques réflexions sur l'étape  
14 consistant à tester le caractère indicateur de ces deux indicateurs – ainsi que d'autres  
15 indicateurs proches. Nous insistons notamment sur l'intérêt potentiel d'indicateurs incluant  
16 l'abondance – ici la surface terrière - des essences et sur l'importance d'une approche à la fois  
17 écologique (mécanismes, domaine de validité) et quantitative (importance de la relation entre  
18 indicateur et biodiversité) pour tester ces indicateurs.

19 Mots-clés : modèle statistique ; domaine de validité  
20

21 **ABSTRACT :**

22 Tree species richness and dominance are the first two indicators of the biodiversity criterion  
23 of sustainable forest management in France. We here propose some methodological  
24 considerations on the testing of the relationship between these indicators – and related ones –  
25 and biodiversity. We in particular insist on the potential interest of indicators that would  
26 include tree species abundance – here basal area – and on the importance of an approach that  
27 would be both ecological and quantitative.  
28  
29  
30  
31

32 Les indicateurs de biodiversité utilisés pour évaluer le critère 4 de gestion durable des forêts  
33 en France et en Europe – critère qui concerne la biodiversité – ont été choisis sur la base d'un  
34 consensus d'experts (cf. article Barthod), très souvent fondé sur leur calculabilité à partir des  
35 données dendro-écologiques disponibles, et leur caractère intuitif. Ces mêmes critères  
36 expliquent en grande partie pourquoi les forestiers appréhendent souvent la biodiversité à  
37 travers la diversité des essences d'arbres et parfois de la flore vasculaire. En parallèle, le  
38 thème du lien entre diversité en essences et biodiversité est un thème assez ancien en  
39 écologie : en ornithologie forestière par exemple, la diversité en essences est étudiée –  
40 souvent en comparaison de la diversité structurale depuis au moins les années 1960  
41 (MacArthur et al., 1962; MacArthur and MacArthur, 1961). Il n'est donc pas étonnant que la  
42 richesse en essences et la pureté du peuplement en essences (indicateurs 4.1 et 4.1.1 de  
43 Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2011) aient été retenus comme indicateurs de  
44 biodiversité.

45 Pourtant, le lien entre ces indicateurs et la biodiversité, dans le cadre de l'évaluation de la  
46 gestion forestière durable, n'est pas si évident. L'hypothèse implicite qui est faite en utilisant  
47 ces indicateurs est soit qu'on s'intéresse à une toute petite partie de la biodiversité – celle des  
48 arbres – soit que les variations de cette petite partie de biodiversité est un bon modèle de la  
49 variation d'autres parties de la biodiversité. En adoptant cette dernière optique – qui sera celle  
50 de cet article – de multiples questions apparaissent rapidement lorsqu'on souhaite interpréter  
51 les variations de ces indicateurs – et donc éventuellement prendre une décision sur cette base.  
52 Pour cela, au moins les caractéristiques suivantes sont à préciser (Gosselin et al., 2008,  
53 Gosselin & Gosselin, 2008) :

- 54 (C1) les publications, hypothèses, et théories qui justifient cet indicateur ;
- 55 (C2) les pans de biodiversité représentés– par exemple les groupes taxinomiques ;
- 56 (C3) les conditions écologiques de validité– est-ce un indicateur valable dans tous les  
57 types de stations ? Dans tous les stades successionnels ?...
- 58 (C4) la direction et la force de la relation avec la biodiversité – en prenant bien  
59 soin de ne pas confondre force et significativité statistique (Barbier et al., 2009) ;
- 60 (C5) la nature de la relation avec la biodiversité : s'agit-il d'un indicateur à  
61 raisonner en moyenne, en variance, voire en équitabilité (Bergès et al., 2002,  
62 Gosselin & Gosselin, 2008) ? La relation est-elle linéaire, non-linéaire, à seuil ?

63  
64 Dans cet article, nous souhaiterions développer certaines de ces caractéristiques en insistant  
65 sur quatre points de méthode qu'il nous semble important de mettre en œuvre pour tester le

66 caractère indicateur d'indicateurs de biodiversité. Comme nous le discuterons en fin d'article,  
67 la réflexion menée ici a une valeur plus générale et concerne bien d'autres indicateurs mais  
68 aussi bien d'autres domaines que l'écologie ; elle fait par exemple écho aux réflexions faites  
69 par Hill (1965) dans le domaine médical sur les critères qui permettent de distinguer une  
70 simple corrélation d'une relation causale. Nous reviendrons sur ce point en discussion.

71  
72  
73

## 74 **1. Faire le tour de la littérature scientifique et de l'expertise disponible**

75 Un état de la littérature permet déjà de se faire une première idée sur les connaissances  
76 relatives au lien entre un indicateur et la biodiversité (cf. caractéristique C1 de  
77 l'introduction). Cela permet aussi de mieux savoir s'il existe des théories ou des idées de  
78 mécanismes rendant compte de cette relation.

79 La richesse locale en essences est une caractéristique du peuplement arboré reliée à de  
80 nombreux gradients écologiques : à l'échelle mondiale, à la latitude (Hillebrand, 2004) ; au  
81 niveau plus local, au type de station et au stade successional (voir notamment Bergès,  
82 2004). Dans la majorité des forêts, la richesse locale en essences est par ailleurs façonnée  
83 directement par l'action des sylviculteurs (dégagements, nettoiemnts, éclaircies, essence  
84 objectif, normes sylvicoles...).

85 Les publications scientifiques et techniques rapportant une corrélation significative et  
86 positive entre la richesse locale en essences et les différentes composantes de la "biodiversité"  
87 – abondance totale, richesse spécifique, abondance ou fréquence d'espèces – sont relativement  
88 peu nombreuses (quelques dizaines; Gosselin, 2004). Elles concernent principalement les  
89 oiseaux (par exemple Poulsen, 2002) et la flore vasculaire (par exemple Hicks, 1980), mais  
90 aussi les champignons. D'autres études rapportent l'absence de relation entre richesse locale  
91 en essences et biodiversité, pour les oiseaux (Moss, 1979), les insectes saproxyliques (Okland  
92 et al., 1996) ou la flore vasculaire (Barbier et al., 2009).

93 Au total, l'indicateur 4.1 de richesse en essences est un indicateur au domaine  
94 d'application (taxinomique, écologique) mal défini : il est possible que pour certains groupes  
95 taxinomiques il soit davantage pertinent en peuplement "adulte" que dans les autres types de  
96 peuplements (Bersier & Meyer, 1994) ; nous ne savons pas très bien non plus si les effets sont  
97 forts. C'est un indicateur non fortement contredit par la bibliographie, aux effets en général  
98 positifs, et qui peut donc être gardé comme indicateur à augmenter "en valeur moyenne", mais

99 avec un niveau de priorité (ou de poids) par rapport aux autres indicateurs de biodiversité  
100 assez faible.

101  
102 Pour résumer les tendances trouvées dans la bibliographie entre degré de mélange (indicateur  
103 4.1.1) ou diversité en essences du peuplement et biodiversité, nous retiendrons que (cf.  
104 Gosselin, 2004) :

105 1– les mélanges feuillus-conifères sont plus favorables à la biodiversité (Bryophytes  
106 exceptées) que les peuplements purs résineux (il y a néanmoins des contre-exemples pour la  
107 flore vasculaire ; cf. Barbier et al., 2008) ;

108 2– pour les mélanges entre feuillus, les résultats sont moins tranchés et peuvent varier.  
109 Différentes publications indiquent néanmoins un effet négatif du mélange entre une essence  
110 dominante feuillue et un sous-étage d'une essence tolérant mieux l'ombre sur la biodiversité  
111 floristique, un phénomène baptisé "mésification" outre-atlantique (Barbier et al., 2009) ;

112 3– à l'échelle locale, les essences exotiques sont souvent défavorables à la diversité des  
113 taxons associés étroitement aux arbres par rapport aux essences autochtones (ex : insectes  
114 phytophages ; Kennedy & Southwood, 1984; Southwood & Kennedy, 1983). Il en va  
115 différemment à l'échelle du paysage, par exemple du massif forestier – le mélange d'une  
116 essence exotique à des essences autochtones au niveau du paysage pouvant entraîner une  
117 augmentation de la richesse en espèces à l'échelle du paysage, par exemple pour les oiseaux  
118 (Gjerde & Saetersdal, 1997). Ce phénomène global cache néanmoins des dynamiques  
119 contrastées car s'il existe quelques espèces visiblement liées aux peuplements mélangés,  
120 d'autres nécessitent des peuplements purs – le plus souvent d'essences autochtones – de taille  
121 suffisante (Gosselin, 2004).

122 Au vu de ces premiers résultats, il nous semble donc prudent de promouvoir (Gosselin, 2004,  
123 Gosselin et al., 2006) :

124 (i) l'accroissement du degré de mélange et de richesse en essences dans les peuplements  
125 dominés par des essences exotiques ou des résineux : dans ce cas l'indicateur 4.1.1 de pureté  
126 du peuplement serait donc un indicateur négatif de biodiversité, à diminuer « en moyenne » ;  
127 et (ii) le maintien ou le développement de peuplements relativement purs et celui de  
128 peuplement plus mélangés dans les peuplements constitués d'essences autochtones ou  
129 feuillues : pour les essences autochtones ou feuillues, l'indicateur de pureté de peuplement  
130 serait plutôt à interpréter en variance, c'est à dire qu'il faudrait chercher à augmenter sa  
131 variance à l'échelle du paysage.

132 Si cette analyse est juste, nous avons donc affaire à un indicateur qui s'interpréterait  
133 différemment suivant le contexte écologique, faisant écho aux caractéristiques (C3) et (C4)  
134 mentionnées dans l'introduction.

135

## 136 **2. Etudier la relation entre indicateur et biodiversité sur plusieurs jeux** 137 **de données**

138

139 L'analyse de la littérature scientifique – qu'elle soit qualitative comme ci-dessus ou qu'elle  
140 prenne la forme plus standardisée de méta-analyse– peut être utilement complétée par l'étude  
141 de la relation entre indicateur et biodiversité sur de multiples jeux de données, et notamment  
142 des jeux de données collectés dans le contexte d'utilisation de l'indicateur. On peut pour cela  
143 utiliser des jeux de données issus de la recherche. On peut aussi mobiliser – quand ils existent  
144 – des jeux de données fournissant à la fois des données de biodiversité et les données  
145 nécessaires pour calculer l'indicateur. C'est ce que Stéphane Barbier a fait dans sa thèse  
146 (Barbier, 2007), en analysant des données récoltées par le Cemagref de Nogent-sur-Vernisson  
147 en Brie Francilienne, et des jeux de données de l'IFN, les deux jeux de données incluant à la  
148 fois la flore, les données dendrométriques et les relevés écologiques, dans des régions proches  
149 de la Brie Francilienne. Les résultats trouvés dans le projet mené par notre équipe en Brie  
150 montraient une absence d'effet pour ce qui est de l'indicateur de richesse spécifique et de  
151 pureté en essence sur la diversité floristique. Par contre, nous avons trouvé un résultat déjà  
152 bien connu des gestionnaires et des scientifiques, à savoir l'effet négatif de la surface terrière –  
153 et particulièrement de la surface terrière des essences d'ombre – sur la richesse spécifique et  
154 surtout sur l'abondance de la plupart des groupes écologiques de la flore (Barbier et al., 2009).  
155 Les résultats de l'analyse des données de l'IFN étaient qualitativement similaires à ceux de la  
156 Brie – pas de lien significatif ou moins bon lien de la biodiversité floristique avec la richesse  
157 en essences ou la pureté du peuplement, que dans des modèles incluant la surface terrière des  
158 différentes essences. Par contre, d'un point de vue plus quantitatif, les relations trouvées dans  
159 le jeu de données IFN étaient plus faibles que les relations trouvées dans notre jeu de données  
160 Brie.

161

### 3. Analyser la relation en magnitude et pas seulement en significativité statistique

Cela nous amène à aborder notre troisième point de méthode : c'est qu'il faut autant que possible ne pas se contenter de la sacro-sainte significativité statistique pour résumer la relation entre indicateur et biodiversité. Il faut aussi porter une attention particulière à la magnitude de l'effet (cf. (C4) de l'introduction). C'est ce que nous avons fait dans Barbier et al., (2009), ce qui nous a conduits par exemple à distinguer parmi les résultats statistiquement non-significatifs :

– ceux qui correspondaient à des estimations suffisamment précises pour conclure à une relation négligeable entre richesse en essences et la richesse des groupes écologiques forestiers de la flore;

– ceux qui correspondaient à des estimations peu précises – cas de la relation entre richesse en essences et richesse des groupes floristiques non forestiers ou abondance des divers groupes écologiques – auquel cas les données disponibles ne nous permettent pas de conclure en faveur d'une relation négligeable ou non-négligeable.

Quant à la différence de magnitude des effets entre l'étude du Cemagref en Brie et l'analyse des données IFN, nous avons identifié deux pistes sur lesquelles nous travaillons actuellement (Biggs et al., 2009) :

(i) une variation de la relation entre biodiversité et indicateurs en fonction des conditions stationnelles ;

(ii) une explication par l'échelle des relevés dendrométriques – plus petits dans le cas de l'IFN – pouvant impliquer des estimateurs dendrométriques locaux très bruités – ce que l'on résume de manière imagée par le terme d'effet pépite – et par là même des estimateurs des effets des variables dendrométriques sur la biodiversité plus faibles (Biggs et al., 2009).

### 4. Promouvoir une vision plurielle de la biodiversité

Les résultats de la thèse de Stéphane Barbier résumés ci-dessus concernent la flore vasculaire – et pour les données de la Brie les bryophytes terricoles. Ces résultats tendraient à prouver que la richesse en essence et la pureté en essences ne sont pas de bons indicateurs de

194 biodiversité. Mais il faut tout de suite préciser : de biodiversité floristique. De fait, ces  
195 indicateurs pourraient être des très bons indicateurs de la biodiversité d'autres groupes  
196 taxonomiques. Il faut donc intégrer ces premiers résultats dans une interprétation incluant un  
197 point de vue taxonomique plus large, comme nous y incitent avec justesse Bunnell &  
198 Huggard (1999). Or, :

199 – pour d'autres groupes taxonomiques, plus directement liés aux arbres (insectes par  
200 exemple comme les phytophages ou les xylophages primaires), il est possible que la richesse  
201 en essences soit un bon indicateur (Branquart & Liégeois, 2005) ; c'est pourquoi nous ne  
202 pensons pas que les éléments ci-dessus remettent en question l'utilité de cet indicateur ;

203 – l'indicateur de surface terrière est aussi un bon indicateur pour les Coléoptère  
204 carabiques de la litière (Delcher, 2005) ; mais pour ce groupe, l'effet de la surface terrière n'est  
205 plus uniquement négatif, puisqu'il est positif pour la richesse des Coléoptère carabiques  
206 connus pour être forestiers. Toujours est-il que la surface terrière du peuplement ou la surface  
207 terrière des principales essences sont des candidats intéressants pour le critère 4 des gestion  
208 durable. Un jeu de données indépendant indique des résultats similaires pour les Coléoptères  
209 forestiers (Toigo et al., Accepté), et illustre là encore l'utilité d'analyser plusieurs jeux de  
210 données pour tester un indicateur.

211 D'autres groupes taxonomiques amènent donc à voir le même indicateur différemment. C'est  
212 en accumulant des informations de ce type qu'on pourra mieux appréhender le caractère  
213 indicateur des descripteurs de biodiversité. Cet enrichissement de l'information ne remet pas  
214 en cause l'interprétation – et les choix sous-jacents – qui devra être faite de l'indicateur,  
215 suivant une vision stratégique.

216

217

## 218 **Conclusion**

219 Nous avons évoqué dans cet article quelques points de méthode du test des indicateurs de  
220 biodiversité associés à la gestion forestière. Il faut bien sûr compléter les points sur lesquels  
221 nous avons insisté par un point de vue plus classique en science écologique : il nous reste  
222 ainsi à comprendre beaucoup de choses derrière ces relations entre indicateurs – existant ou  
223 nouveaux – et biodiversité. On pourrait par exemple mieux comprendre les mécanismes sous-  
224 jacents à cette relation ou mettre en place des expérimentations pour tester l'existence et la  
225 force de ce lien. Ces différents éléments de méthode rejoignent tout à fait – comme annoncé  
226 dans l'introduction – l'analyse faite par Hill (1965) dans le domaine de la médecine



227 environnementale des qualités nécessaires pour qu'une relation entre environnement et santé  
228 soit jugée causale plutôt que simplement corrélative : à côté des classiques mobilisations de  
229 l'expérience et de mécanismes pouvant expliquer la relation, Hill insiste sur les points  
230 suivants qui résument notre propos :

- 231 – La force de la relation (cf. partie 3 et caractéristique (C4))
- 232 – La consistance du résultat : le résultat est-il observé de manière répétée ? (cf. partie  
233 2)
- 234 – La spécificité du phénomène : le phénomène est-il général ou est-il lié à un  
235 domaine de validité qu'on peut définir ? (cf. caractéristique (C3)) ;
- 236 – La cohérence avec l'état de l'art (cf. caractéristique (C1) et partie 1).

237 Cette pluralité des approches à mobiliser pour le test des indicateurs de biodiversité est ce  
238 dont nous voudrions avoir convaincu le lecteur au terme de ce court article.

239

240

241 **Remerciements.** Je tiens à remercier les membres de l'équipe Biodiversité à Irstea Nogent,  
242 notamment ceux qui ont été impliqués dans le projet mené en Brie, ainsi que les étudiants  
243 dont les travaux ont été cités (Stéphane Barbier, Julien Delcher et Maude Toigo). Mes plus  
244 vifs remerciements aussi à deux relecteurs anonymes qui ont grandement aidé à améliorer la  
245 version initiale de cet article.

246 Cet article est le fruit d'un travail effectué dans le cadre de deux conventions de recherche,  
247 l'une pour le ministère français en charge de l'Agriculture (projet GeForHet, convention n°E  
248 23/2010) et l'autre pour l'Union Européenne dans le cadre du FP7-KBBE (projet  
249 « ARANGE », n°289437).

250

251 Références :

252

253 Auclair (A.N.), Goff (F.G.).- Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes  
254 area - *The American Naturalist*, vol. 105, n°946, 1971, p.499-528.

255

256 Barbier (S.). - Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences  
257 forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées – Orléans :Université d'Orléans,  
258 Thèse.

259

- 260 Barbier (S.), Gosselin (F.), Balandier (P.).- Influence of tree species on understory vegetation  
261 diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate & boreal forests - *Forest*  
262 *Ecology & Management*, vol. 254, n°1, 2008, pp.1-15.  
263
- 264 Barbier (S.), Chevalier (R.) , Loussot (P.), Bergès (L.), Gosselin (F.). - Improving  
265 biodiversity indicators of sustainable forest management: tree genus abundance rather than  
266 tree genus richness & dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam  
267 forests - *Forest Ecology and Management*, vol. 258, Supplément, 2009, pp.S176-S186.  
268
- 269 Bergès (L.).- Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la  
270 biodiversité - In *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse*  
271 *bibliographique*, Gosselin (M.), Laroussinie (O.) (Eds) - Antony, Cemagref Editions,  
272 Collection Etudes du Cemagref - Série Gestion des territoires, n°20, 2004 - pp.149-215.  
273
- 274 Bergès (L.), Gosselin (M.), Gosselin (F.), Dumas (Y.), Laroussinie (O.). -Prise en compte de  
275 la biodiversité dans la gestion forestière : éléments de méthode - *Ingénieries -EAT*, n° spécial,  
276 2002, pp.45-55.  
277
- 278 Bersier (L.F.), Meyer (D.R.). - Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of  
279 vegetation structure and floristic composition along the successional gradient - *Acta*  
280 *Oecologica*, vol. 15, n°5, 1994, pp.561-576.  
281
- 282 Biggs (R.), Carpenter (S.R.), Brock (W.A.). - Spurious certainty: How ignoring measurement  
283 error and environmental heterogeneity may contribute to environmental controversies -  
284 *BioScience*, vol. 59, n°1, 2009, pp.65-76.  
285
- 286 Branquart (E) Liégeois (S.) (Eds) - Normes de gestion pour favoriser la biodiversité dans les  
287 bois soumis au régime forestier. Complément à la circulaire n°2619 du 22 septembre 1997  
288 relative aux aménagements dans les bois soumis au régime forestier. Jambes, Belgique,  
289 Ministère de la région wallonne, Direction Générale des Ressources Naturelles et de  
290 l'Environnement.  
291
- 292 Bunnell(F.L.), Huggard (D.J.). - Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and  
293 opportunities - *Forest Ecology and Management*, vol. 115, n°2-3, 1999 pp.113-126.  
294
- 295 Delcher (J.). - Impacts de la taille des coupes et de la composition en essences sur la  
296 biodiversité interspécifique de Coléoptères Carabiques en forêt de Brie (77) - Master 2-  
297 Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie- sp Ecologie, biodiversité, évolution,  
298 Université Pierre et Marie Curie, 2005.  
299

- 300 Gjerde (I.), Saetersdal (M.). - Effects on avian diversity of introducing spruce *Picea* spp  
301 plantations in the native pine *Pinus sylvestris* forests of western Norway - *Biological*  
302 *Conservation*, vol.79, n°2-3, 1997, pp.241-250.  
303
- 304 Gosselin (F.).- Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré  
305 sur la biodiversité - In *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse*  
306 *bibliographique*, Gosselin (M.), Laroussinie (O.) (Eds) - Antony, Cemagref Editions,  
307 Collection Etudes du Cemagref - Série Gestion des territoires, n°20, 2004 - pp.127-148.  
308
- 309
- 310 Gosselin (F.), Archaux (F.), Gosselin (M.). – Suivre la biodiversité en forêt : Pourquoi?  
311 Quoi ? Comment ? - In *De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la*  
312 *forêt*, Landmann (G.), Bonhême (I.) (Eds) - Paris, Quae SympSciences, 2008 - pp.26-32.  
313
- 314 Gosselin (F.), Gosselin (M.). - Pour une amélioration des indicateurs et suivis de biodiversité  
315 forestière - *Ingénieries-EAT*, vol. 55-56, 2008, pp.113-120.  
316
- 317 Gosselin (M.), Valadon (A.), Bergès (L.), Dumas (Y.), Gosselin (F.), Baltzinger (C.),  
318 Archaux (F.). - Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : état des  
319 connaissances et recommandations - Nogent sur Vernisson, Cemagref. Rapport de  
320 convention Cemagref-ONF, 2006 – 161 pp..  
321
- 322 Hicks (D.J.). - Intrastrand distribution patterns of southern Appalachian forest herbaceous  
323 species - *American Midland Naturalist*, vol. 104, n°2, 1980, pp.209-223.  
324
- 325 Hill (A.B.). - The environment and disease: association or causation? - *Proceedings of the*  
326 *Royal Society of Medicine*, vol. 58, 1965, pp.295-300.  
327
- 328 Hillebrand (H.). - On the generality of the latitudinal diversity gradient – *American Naturalist*,  
329 vol. 163, n°2, 2004, pp.192-211.  
330
- 331 Kennedy (C. E. J.), Southwood (T.R.E). - The numbers of insects associated with British  
332 trees: a reanalysis - *Journal of Animal Ecology*, vol. 53, n°2, 1984, pp.455-478.  
333
- 334 MacArthur(R. H.), MacArthur (J.W.), Preer (J.). - On bird species diversity - prediction of  
335 bird census form habitat measurements - *American Naturalist*, vol. 96, n°838, 1962, pp.167-  
336 174.  
337
- 338 MacArthur (R.H.) MacArthur (J.W.). - On bird species diversity – *Ecology*, vol.42, 1961,  
339 pp.594-598.  
340

- 341 Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. - Les indicateurs de gestion durable des forêts  
342 françaises métropolitaines - Edition 2010 – Paris, MAP, 2011 – 200 p..  
343
- 344 Moss (D.). - Even-aged plantations as a habitat for birds - In *The ecology of even-aged forest*  
345 *plantations*, Ford (E.D.), Malcolm (D.C.), Atterson (J.) - , Cambridge, Institute of Terrestrial  
346 Ecology, 1979 – pp.413-428..  
347
- 348 Okland (B.), Bakke (A.), Hagvar (S.), Kvamme (T.). - What factors influence the diversity of  
349 saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway -  
350 *Biodiversity and Conservation*, vol. 5, n°1, 1996, pp.75-100.  
351
- 352 Poulsen (B.O.). - Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables  
353 important to birds and their conservation - *Biodiversity and Conservation*, vol. 11, n°9, 2002,  
354 pp.1551-1566.  
355
- 356 Southwood (T.R.E.), Kennedy (C.E.J.). - Trees as islands – *Oikos*, vol. 41, 1983, pp.359-371.  
357
- 358 Toigo (M.), Paillet (Y.), Noblecourt (Th.), Soldati (F.), Gosselin (F.), Dauffy-Richard (E.). -  
359 *Does setting aside forest reserves matter more than habitat characteristics for ground beetles*  
360 *(Coleoptera: Carabidae)?*- *Biological Conservation* – A paraître.  
361
- 362