Université catholique de Louvain
École de biologie

Université de Namur
Département de biologie

Caractérisation des peuplements de Carabes dans le bois de Lauzelle

Vincent Baptiste

Mémoire en vue de l'obtention du diplôme de Master en Biologie des organismes et écologie

Promoteur : Monsieur Thierry Hance (Université catholique de Louvain)

Année académique : 2022 – 2023

Remerciements

Je tiens avant toute chose à remercier toutes les personnes qui m'ont aidé durant ce travail de mémoire.

Premièrement, je remercie mon promoteur Monsieur Thierry Hance pour son aide précieuse, l'attention et le suivi qu'il a apporté à mon travail ainsi que ses judicieux conseils qui m'ont beaucoup apporté.

Je remercie Monsieur Yannick Agnan, membre du jury, pour avoir apporté son expertise et ses conseils qui ont guidé ma réflexion et mon approche du travail avec un enthousiasme exemplaire.

Une reconnaissance particulière s'adresse à Germain Agazzi, camarade de promotion qui m'a beaucoup aidé dans le travail des statistiques.

Un immense merci à François Boucher, camarade de promotion qui était mon compagnon de route et mon conseiller tout au long de ce mémoire. Pour cette belle collaboration que je n'oublierai pas.

J'adresse de chaleureux remerciements à Jardin Célia qui aura été d'une aide précieuse lors des sessions de terrains et d'indentification ainsi qu'un soutien moral de grande importance.

Pour finir, je souhaite exprimer ma gratitude envers les organismes vivants qui ont involontairement contribué à cette étude : les carabes ayant rendu l'âme au cours de ce mémoire. En souhaitant que ce travail contribue à leur être favorable à l'avenir et à encourager la gestion raisonnée en faveur de la biodiversité dans le bois de Lauzelle.

Résumé

Depuis plusieurs siècles, l'Homme exploite les ressources de la forêt, engendrant un impact significatif sur son équilibre. Cette exploitation se manifeste par des pratiques telles que la déforestation pure et les vastes plantations monospécifiques, entraînant l'appauvrissement des écosystèmes forestiers. Ces perturbations favorisent la prolifération d'espèces généralistes et invasives, au détriment des espèces forestières autochtones. Afin de comprendre le fonctionnement des forêts et de préserver durablement ces écosystèmes, exploitants et scientifiques collaborent en réalisant des études sur le terrain, sélectionnant des organismes spécifiques en tant qu'espèces bioindicatrices. Dans cette étude portant sur les Carabidae, une famille étendue de coléoptères, leur grande diversité en termes d'habitats, de nourriture et de climat en fait d'excellents indicateurs biologiques. Étant donné que l'écologie de ces insectes est déjà bien documentée, ils constituent des sujets d'étude idéaux pour évaluer la qualité de l'environnement lorsqu'ils sont prélevés. L'étude se déroule dans le bois de Lauzelle en Belgique, au nord de Louvain-la-Neuve, un site caractérisé par son héritage sylvicole et sa gestion actuelle, offrant une diversité d'essences végétales et une topographie variée, allant des fonds de vallée aux plateaux sableux.

Ce mémoire vise à étudier la distribution des communautés de carabes dans le bois en caractérisant les sites échantillonnés à l'aide d'un score de complexité de l'habitat, basé sur des variables environnementales telles que la végétation, l'humidité du sol et la présence de bois mort. En mettant l'accent sur la diversité importante d'espèces arborées présentes dans la forêt, le mémoire révèle également comment les espèces de carabes se répartissent en fonction du type de végétation en place. Un total de 23 stations a été sélectionné dans le bois de Lauzelle en se basant sur le peuplement arboré principal, et la capture des individus s’est faite par pitfall traps. Les résultats indiquent que le type d'habitat, déterminé par le type de végétation prédominant (feuillu, résineux, lisière ou lande), influence la distribution des communautés de carabes dans la forêt. Cependant, la complexité de l'habitat n'a pas été retenue dans l'analyse, car les résultats ne permettent pas de confirmer avec certitude ses effets. Les carabes du bois semblent être plus fortement liés à des variables spécifiques telles que l'humidité du sol et la végétation, qui ont un impact réel sur leur distribution. Une perspective importante consiste à enrichir le processus de création du score de complexité de l'habitat en utilisant des variables pertinentes pour les carabes, afin de mieux comprendre leur impact et d'orienter la gestion forestière en conséquence.

Mots clés : Carabidae, communauté, forêt, habitat, complexité, distribution, gestion.

Abstract

For several centuries, humans have exploited the resources of the forest, causing a significant impact on its balance. This exploitation manifests itself in practices such as pure deforestation and large single-species plantations, leading to the impoverishment of forest ecosystems. These disturbances encourage the proliferation of generalist and invasive species, to the detriment of native forest species. In order to understand how forests function and sustainably preserve these ecosystems, operators and scientists collaborate by carrying out field studies, selecting specific organisms as bioindicator species. In this study focusing on the Carabidae, an extended family of beetles, their great diversity in terms of habitats, food and climate makes them excellent biological indicators. Since the ecology of these insects is already well documented, they are ideal study subjects for assessing environmental quality when collected. The study takes place in the Lauzelle woods in Belgium, north of Louvain-la-Neuve, a site characterized by its silvicultural heritage and its current management, offering a diversity of plant species and a varied topography, ranging from bottoms of valley with sandy plateaus.

This master thesis aims to study the distribution of carabid communities in wood by characterizing sampled sites using a habitat complexity score, based on environmental variables such as vegetation, soil moisture and the presence of dead wood. By emphasizing the significant diversity of tree species present in the forest, the dissertation also reveals how carabid species are distributed depending on the type of vegetation in place. A total of 23 stations were selected in the Lauzelle woods based on the main tree population, and individuals were captured by pitfall traps. The results indicate that the habitat type, determined by the predominant vegetation type (deciduous, coniferous, edge or heath), influences the distribution of carabid communities in the forest. However, habitat complexity was not included in the analysis, because the results do not allow its effects to be confirmed with certainty. Wood beetles appear to be most strongly linked to specific variables such as soil moisture and vegetation, which have a real impact on their distribution. An important perspective is to enrich the process of creating the habitat complexity score using variables relevant to carabids, in order to better understand their impact and guide forest management accordingly.

Keywords : Carabidae, community, forest, habitat, complexity, distribution, management.

Table des matières

1. Introduction 1
1.1. Contexte général du mémoire 2
1.2.1 Généralité sur les Carabidés 5
1.2.2. Morphologie et cycle de vie 7
1.2.2.1. Les œufs 9
1.2.2.2. La larve 10
1.2.2.3. La nymphe 10
1.2.2.4. Passage au stade imago et chromatogénèse 11
1.2. Le bois de Lauzelle 13
1.2.1. Le bois de Lauzelle et son environnement 14
1.3. Objectifs et hypothèses 17
2. Matériel et méthode 18
2.1. Choix des stations au sein du bois de Lauzelle 18
2.1.1. Description des stations 18
2.2. Méthode de piégeage 22
2.3. Identification des carabes et conservation 24
2.4. Score de complexité de l'habitat 25
2.5. Analyses statistiques 25
3. Résultats 27
3.1. Courbes de raréfaction 27
3.2. La NMDS 29
3.3. L'analyse factorielle des correspondances 32
3.4. L'analyse canonique des correspondances 35
3.5. Modèle linéaire généralisé 37
4. Discussion 38
4.1. Les effets des habitats sur la distribution 38
4.2. Complexité de l'habitat et généralité 42
4.3. Limites de l'étude et perspectives 43
5. Conclusion 44
Annexe 46
Bibliographie 50

1. Introduction

Du plus loin que l'on s'en souvienne, l'Homme a toujours eu une relation étroite avec la forêt et les ressources qu'elle peut lui offrir. Que cela soit en termes de nourriture via la chasse et la cueillette, ou encore avec l'apport de matériaux de construction, de fabrication d'outils ou encore de matières combustibles avec le bois surtout depuis que nous nous sommes sédentarisés. Ainsi, l'exploitation forestière a pris une place importante dans notre mode de vie actuel et rentre dans une longue liste d'activités humaines qui apportent avec elles leur lot de perturbations sur la biodiversité. En effet, les forêts, quelles qu'elles soient, sont de véritables oasis de vie et nous les modifions, fragmentons et détruisons à grande échelle à raison d'environ 10 millions d'hectares qui disparaissent chaque année selon la FAO (site de la FAO 2022). Ces écosystèmes forestiers, et l'ensemble des écosystèmes en règle générale, sont totalement déréglés et cela se traduit notamment par une distribution spécifique anormale où les espèces généralistes et envahissantes y trouvent souvent un avantage au détriment d'espèces plus spécifiques à cause d'une « simplification » et d'une homogénéisation du milieu (Peipoch *et al.*, 2015 et Western *et al*., 2001). Ce problème de distribution s'observe sur tous les niveaux trophiques, ce qui peut rapidement engendrer des problèmes en cascades sur l'ensemble d'un réseau, mais aussi à toutes les échelles du vivant, et notamment les insectes. De nos jours les insectes prennent de plus en plus d'importance dans les études de suivi de biodiversité et à juste titre. Beaucoup sont vecteurs de maladies graves, de nombreux ravageurs posent de sérieux problèmes dans l'agriculture, et certains font d'excellent bioindicateurs du milieu dans lequel ils évoluent et ce, notamment dû aux nombreux services écosystémiques qu'ils rendent (Harvey *et al*., 2023). En effet, une part de 5% à 8% de la production agricole mondiale est directement attribuable aux insectes pollinisateurs tels que les abeilles, les syrphes, papillons diurnes et nocturnes pour ne citer qu'eux. Ainsi la valeur économique de la pollinisation via les insectes peut s'estimer entre 235 et 577$ (Requier *et al*., 2020). Certaines espèces vont également avoir un rôle important à jouer dans la fertilisation des sols et la décomposition et le cycle des nutriments. Nous pouvons citer les bousiers qui, aux États-Unis, jouent un rôle si important dans la décomposition des déjections d'animaux, l'amélioration de la structure du sol et par extension le stockage de carbone et d'eau dans celui-ci, que les services écosystémiques qu'ils rendent sont estimés à 380 millions de dollars par an (Requier *et al*., 2020). Enfin l'un des autres services écosystémiques majeurs rendus par les insectes, et ce notamment avec l'explosion des

ravageurs depuis ces dernières années, c'est la lutte biologique via des espèces régulatrices de ravageurs. Les coccinelles contre les pucerons en sont un exemple bien connu. Mais les pratiques de luttes biologiques s'orientent de plus en plus vers l'utilisation d'espèces parasitoïdes pour faire face aux pertes agricoles mais aussi pour arrêter l'utilisation de pesticides (Boivin *et al.*, 2012). C'est le cas des micro-hyménoptères comme *Cotesia flavipes* qui a été importée en Afrique de l'Est et australe pour lutter contre un lépidoptère foreur de maïs : *Chilo partellus*. Dans les années 90, cela a permis à plus de 130 000 agriculteurs ruraux de sauver leurs moyens de subsistance et de réaliser au Kenya des avantages économiques de 183 millions de dollars (Requier *et al*., 2020). Nous avons donc pu brièvement résumer l'importance de certaines espèces d'insectes dans le bon fonctionnement des écosystèmes via les services qu'ils rendent selon leurs différents traits biologiques. C'est également le cas pour une vaste famille de coléoptères : les Carabidae, qui sont fréquemment utilisés comme modèle d'étude lorsque nous sommes confrontés à des problèmes d'altération de l'habitat (Rainio *et al*., 2003). Dans un contexte actuel de destruction et de fragmentation de l'habitat comme évoqué plus tôt dans les forêts à travers le monde, l'étude de ces organismes bioindicateurs peut permettre de rendre compte des impacts réels de nos activités forestières que nous ne serions sans doute pas forcément capables d'observer sans y prêter vraiment attention. Ce mémoire prend ainsi place dans le bois de Lauzelle, un site de grand intérêt biologique propriété de l'Université de Louvain, où son héritage sylvicole et sa gestion actuelle en font un bois riche d'essences végétales et hétérogène.

1.1. Contexte général du mémoire

L'étude des peuplements de carabes de ce mémoire s'intègre dans cette continuité de suivi de la biodiversité en relation aux différents modes de gestion existant dans le bois de Lauzelle : un habitat forestier. Ces mêmes modes de gestion se traduisent directement par des peuplements sylvicoles variés pouvant aller d'un peuplement monospécifique de feuillus ou de résineux ou de peuplements mixtes. Une parcelle de bois mixte va se caractériser par la présence d'au moins deux essences d'arbres différents (Bravo-Oviedo *et al.*, 2014 Wehnert *et al.*, 2021). Une telle mixité dans le bois va apporter des impacts positifs en termes de stabilité et de résilience de l'écosystème forestier (Jactel *et al*., 2007, Konke *et al*., 2008, Szmyt *et al*., 2018 et Wehnert *et al*., 2021). En effet, les traits biologiques propres à chaque espèce d'arbres vont favoriser l'apparition de nouvelles niches écologiques potentielles pour d'autre type de flore et pour la

faune (Gamfeldt *et al*., 2013 et Wehnert *et al*., 2021). Bien sûr, ces effets vont varier selon la proportion des espèces présentes, la façon dont elles se mélangent, la qualité d'assemblage, mais également de la distribution spatiale du mélange, (Oxbrough *et al*., 2012, Bravo-Oviedo *et al.*, 2018 et Wehnert *et al*., 2021). Des éléments fondamentaux tels que l'âge des arbres, leurs dimensions, critères qui se basent sur le tronc ou la cime, les proportions relatives des différentes espèces d'arbres et leur disposition spatiale, comme évoqué un peu plus tôt, semblent être des éléments de fort intérêt pour étudier des populations de carabes sur une zone relativement réduite. En effet, ces paramètres forestiers aident à mieux comprendre les conditions qui prévalent à des échelles plus petites, comme sur un seul individu ou sur un petit groupe seulement (Barsoum *et al*., 2014). Des recherches ont démontré que dans le cas de mélanges d'essences, les interactions écologiques spatiales sont principalement influencées par des caractéristiques telles que l'âge de l'arbre, son diamètre à hauteur de poitrine et les dimensions de sa cime (Pretzsch *et al*., 2014). Les différentes espèces d'arbres ont un impact sur la disponibilité de la lumière, le microclimat et les conditions du sol dans leur environnement, des facteurs tous pertinents pour la flore et la faune. Ces effets se limitent à des zones spécifiques et se manifestent sous forme de gradients ou de zones dépendant de la distance. Les gradients et les zones qui en résultent donnent lieu à des effets de bord à petite échelle. Par conséquent, la capacité des forêts mixtes à fournir un habitat propice aux carabes dépend de la manière dont les effets des arbres individuels se manifestent dans l'espace. Les effets de la zone située au niveau du sol sont particulièrement importants pour les carabes, notamment les caractéristiques de la litière, la répartition des feuilles mortes, le pH du sol, l'humidité de la couche arable due à l'interception de la cime des arbres et la couverture végétale du sol (Wehnert *et al*., 2021). Une étude fort intéressante de Ings *et al*., 1999 montre qu'en forêt, les différences dans les habitats des assemblages de carabes dans les stades de régénération de la forêt indigène ont été principalement influencées par la composition de la végétation, notamment la quantité de mousse et la couverture de *Calluna* et *Erica*, la structure de la végétation avec la densité et la hauteur des arbres, ainsi que la teneur en matière organique du sol. Ces facteurs environnementaux ont conduit à la formation de deux communautés distinctes de carabes : celle associée aux habitats boisés et ombragés à végétation dense et celle associée aux habitats ouverts et plus secs. L'ajout de jeunes pins dans les landes semble avoir un impact limité sur la richesse spécifique, mais avec la croissance des arbres, la richesse spécifique des carabes diminue. Les captures d'abondance au sein d'une espèce augmentent avec la taille des arbres. La pression de pâturage des cerfs semble avoir un effet surprenant, conduisant à une augmentation de l'abondance des carabes dans les environnements forestiers.

L'influence de la composition de la végétation, de la structure de la végétation et des facteurs du sol sur la taille des captures de carabes est cohérente avec d'autres études sur différents habitats, bien que l'importance relative des facteurs puisse varier. Dans les habitats de landes et de prairies, les carabes sont directement liés à des facteurs pédologiques, tandis que dans les habitats forestiers, bien qu'il y ait une certaine association, d'autres facteurs comme la structure de la végétation semblent jouer un rôle plus important. Ainsi les résultats de Ings *et al*., 1999 suggèrent que la conversion des landes en forêt indigène n'a initialement qu'un impact limité sur la richesse spécifique des carabes, mais à mesure que les arbres gagnent en maturité, des changements dans le microclimat peuvent entraîner une diminution de la richesse spécifique. La conservation des carabes rares peut être affectée par le reboisement des landes, mais cela peut être compensé par la colonisation d'autres insectes spécialisés dans les forêts anciennes. Il est dès lors vivement recommandé de diriger les méthodes de gestion vers la régénération naturelle et la plantation d'arbres indigènes pour maintenir une mosaïque d'habitats, avec des zones de landes ouvertes pour préserver les carabes rares, et de favoriser la colonisation par des spécialistes des forêts anciennes. Karen *et al*., 2008 montrent encore d'autres aspects de la distribution des carabes en forêts. Cette étude examinait la composition et les schémas d'assemblage des carabes à différentes phases du cycle forestier, ainsi que dans les habitats intensifs de prairies, qui sont susceptibles d'être remplacés par la forêt de plantation. Les clairières affichaient une richesse médiane en espèces élevée, tandis que les prairies présentaient une diversité d'espèces maximale, bien que leur dominance soit minimale. Leurs résultats montraient une séparation nette des assemblages d'espèces entre tous les stades du cycle forestier et l'habitat des prairies, avec des variations observées également entre les stades forestiers. Le pourcentage de couverture végétale au sol, la couverture de mousses et le pourcentage d'humidité du sol ont été identifiés comme les principaux facteurs influençant la composition des communautés de carabes. Des différences entre les espèces, caractérisées par des traits physiques et des préférences de micro-habitat variables, ont également observées, les espèces brachyptères plus grandes étant associées positivement à une couverture croissante de la canopée, tandis que les espèces macroptères plus petites présentent un schéma opposé. La présence et l'abondance des espèces associées à la forêt augmentaient avec l'âge des plantations, tandis que celles liées aux habitats ouverts et généralistes diminuaient. Ces résultats suggèrent qu'à l'échelle du paysage, une diversité d'âges de peuplements forestiers pourrait maximiser le potentiel de biodiversité de la plantation envisagée. Une perspective qui complète et rejoint celle de Ings *et al*., 1999. Enfin, une méthode de mesure de la complexité de l'habitat peut être analysée au travers du couvert végétal des strates arborées, arbustives et herbacées, la quantité

de feuilles mortes, de bois mort, de roches ou autre débris ainsi que l'humidité du sol. Une meilleure disponibilité en ressource peut donc découler d'une telle complexité et expliquer des distributions de carabes différentes selon les traits biologiques espèces-dépendants (Catling *et al*., 1997 et Lassau *et al*., 2005). Les zones d'échantillonnage du bois de Lauzelle, possèdent aussi des peuplements d'arbres monospécifiques et les variables décrites ci-dessus y sont également applicables.

L'objectif principal de cette étude est de déterminer la relation entre la distribution des Carabidae et les caractéristiques des peuplements forestiers prospectés dans le bois de Lauzelle, en utilisant une échelle de complexité de l'habitat liée au peuplement et au mode de gestion en vigueur sur les parcelles échantillonnées. Les captures se sont déroulées tout au long de la bonne saison, d'avril à septembre pour un total de quatre sessions de captures. Cela permet d'échantillonner une plus grande diversité d'espèces selon leurs périodes d'activité. Nous émettons l'hypothèse que plus un habitat se montrera complexe, plus il sera en mesure d'accueillir une biodiversité riche, et par extension, une diversité plus étendue de carabes.

1.2.1 Généralité sur les Carabidés

Les carabes sont des arthropodes de la famille des Carabidae appartenant au sous-ordre des Adephaga et à l'ordre des Coléoptères. C'est sans doute l'un des taxons les plus connu dans le secteur de l'entomologie. Ils sont facilement reconnaissables par rapport aux autres Coléoptères grâce à leurs stries élytrales parallèles caractéristiques. Dans le monde, pas moins de 40 000 espèces sont recensées, dont 406 en Belgique et 366 plus précisément en Wallonie (Desender *et al*., 2006). La connaissance dans le domaine s'est largement agrandie durant ces quarante dernières années (Kotze *et al*., 2011). Les carabidés représentent famille importante d'insectes généralement considérés comme polyphages mais comptant environ deux tiers d'espèces prédatrices avec un gradient de spécialisation dans le choix des proies et un dernier tier exclusivement phytophage très peu représenté (Kromp *et al*., 1999). La présence de ces prédateurs sur le terrain est donc fortement dépendante de la richesse de proies dans l'environnement dans lequel ils évoluent. Ces proies sont elles-mêmes fortement liées à la richesse de la végétation du milieu. Enfin le dernier tiers des carabes sont phytophages avec, là encore, un degré de spécialisation de l'alimentation. Ces derniers se retrouveront plus généralement dans des environnements plus ouverts (Desender *et al.*, 2006). Les carabes ont donc un impact significatif sur les écosystèmes terrestres dans lesquels ils évoluent par le biais

de la régulation d'autres espèces d'insectes ou de mollusques. Les représentants les plus connus du grand public appartiennent sans doute aux espèces du genre *Carabus*, notamment le carabe doré (*Carabus auratus*), également surnommé la jardinière tant il est utile en maraichage (Diwo *et al*., 2004) (Annexe 1). Dans les paysages agricoles, les carabes contribuent parfois à la pollinisation et sont reconnus comme régulateurs de ravageurs de cultures ainsi que de mauvaises herbes pour les espèces granivores (Kromp *et al*., 1999 et Labruyère *et al*., 2014). Ils possèdent également des exigences vis-à-vis de l'humidité du sol, sa structure et sa température. Ils réagissent facilement aux variations biotiques et abiotiques. De part ces nombreux aspects, les carabes ont un intérêt écologique fort et un rôle de bioindicateur indéniable car ils sont aujourd'hui bien connus, ont une systématique stable et leur écologie a été grandement étudiée (Kotze *et al*., 2011, Desender *et al*., 2006, Rainio *et al.*, 2003 et Lövei *et al.*, 1996). On les retrouve dans de nombreux habitats tels que, les montagnes, les forêts, les prairies et notamment les paysages agricoles. En pratique, on distingue deux grand groupe en fonction du type d'habitat, les espèces de milieux ouverts comme les plaines et les espèces de milieux fermés comme les forêts. De plus, les carabes montrent des spécialisations d'habitats propre dans ces deux catégories. En forêt par exemple, les espèces vont se répartir en fonction d'un hydro-préférendum qui est un facteur déterminant des communautés étudiées (Shashkov *et al*., 2020). Ce facteur présente des valeurs différentes en fonction de la topographie et la texture du sol qui va grandement influencer sa capacité à retenir ou non l'eau. Dès lors, au sein d'une même forêt, de nombreuses espèces de carabes xérophiles, mésophiles et hygrophiles vont se répartir dans l'ensemble du bois à travers les habitats qui le composent (Shashkov *et al*., 2020). Mais les associations végétales dans leur ensemble ainsi que les peuplements sylvicoles jouent également un rôle important dans la répartition des espèces au sein d'une forêt (Loreau, 1984). De même que pour les forêts, les plaines et autres milieux ouverts vont offrir des habitats variés du fait du climat, la végétation, la texture du sol, l'humidité ou encore le type d'agriculture en place qui vont grandement influencer les communautés de carabes qui y vivent (Kromp *et al*., 1999).

Tableau 1 : Espèces forestières principales de trois peuplements sylvicoles ordonnées selon leur rang de dominance, échantillonnées en Belgique (Lembeek) (Loreau, 1984)

Hêtraie	Pineraie	Prairie
1. *Abax ater*	1. *Abax ater*	1. *Abax ater*
2. *Pterostichus oblongo-punctatus*	2. *Carabus problematicus*	2. *Pterostichus madidus*
3. *Cychrus attenuatus*	3. *Notiophilus biguttatus*	3. *Harpalus latus*
4. *Carabus problematicus*	4. *Leistus rufomarginatus*	4. *Amara lunicollis*
5. *Leistus rufomarginatus*	5. *Lorocera pilicornis*	5. *Bradycellus collaris*
6. *Nebria brevicollis*	6. *Cychrus attenuatus*	6. *Trechus obtusus*
7. *Abax parallelus*		7. *Trichotichnus laevicollis*
8. *Trichotichnus laevicollis*		8. *Carabus problematicus*
9. *Asaphidion flavipes*		9. *Lorocera pilicornis*
10. *Carabus purpurascens*		10. *Bembidion lampros*
11. *Notiophilus biguttatus*		11. *Leistus ferrugineus*
12. *Badister bipustulatus*		
13. *Lorocera pilicornis*		

1.2.2. Morphologie et cycle de vie

Les carabes sont identifiables via six critères morphologiques clés. Ils reposent sur des pièces buccales proéminentes, des antennes filiformes à 11 articles, la position des hanches par rapport aux segments abdominaux, le développement important du trochanter sur les pattes postérieures, des pattes postérieures non-natatoires ainsi que des tarses composés de cinq articles (Figure 1). Les carabes sont également reconnaissables pour beaucoup du fait de leurs élytres très souvent striées parallèlement qui en font un critère de choix pour leur classification. Malgré tout, elles peuvent avoir des aspects granuleux ou lisses et possèdent parfois des enfoncements. Ces insectes possèdent un corps assez allongé et relativement plat. Selon les genres, ils présenteront un aspect terne ou luisant arborant des couleurs très variables allant du noir au vert métallique.

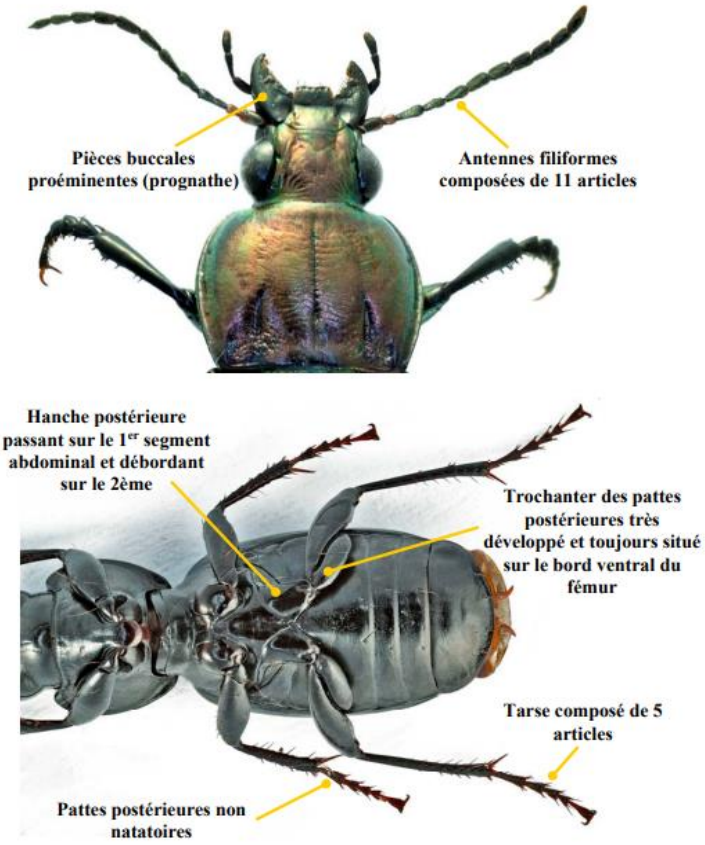


Figure 1 : Critères morphologiques de reconnaissance des Carabidae (Roger et al., 2010)

Les carabes, du fait de leur immense diversité se répartissent en plusieurs groupes selon leur mode de reproduction qui va varier selon la saisonnalité en zone tempérée : les reproducteurs de printemps et les reproducteurs d'été. En règle générale, les carabes d'été présentent une durée de vie plus prolongée que leurs homologues de printemps. Leur période de reproduction s'étend sur l'ensemble de la saison estivale, avec une ponte qui survient pendant l'automne. Les larves de deuxièmes et troisièmes stades de développement, en grande partie, entrent en diapause hivernale, bien que certaines espèces puissent ne pas suivre ce schéma. Ce stade est connu sous le nom de diapause larvaire. L'adulte émerge au début du printemps et se reproduit pendant l'été, immédiatement après une période nécessaire à la maturation de son appareil génital. Les carabes de printemps suivent un cycle de vie plus bref. La reproduction a lieu au cours du printemps, avec la ponte se déroulant généralement dans la première quinzaine d'avril. Le développement larvaire est rapide, s'étalant sur une période de 2 à 3 mois. L'adulte émerge pendant l'été et peut entrer en hibernation. Il se reproduira ensuite à la fin de l'hiver pour finalement décéder au cours du printemps. Ce schéma est observé chez de nombreuses espèces.

Tableau 2 : Période d'activité des différents stades de vie chez les carabes d'été (supagro.fr par ROUX Mathieu consulté 15.12.23)

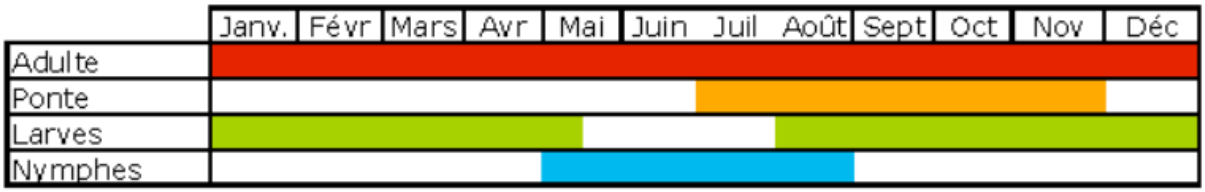
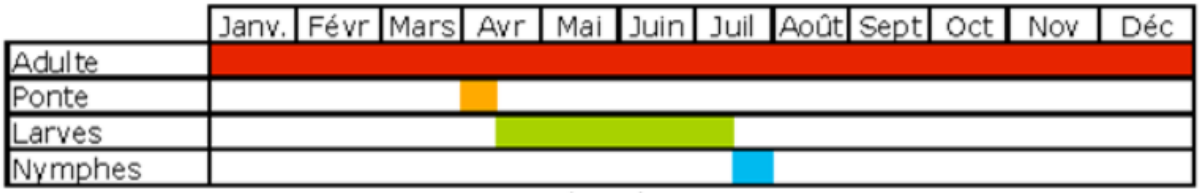


Tableau 3 : Période d'activité des différents stades de développement des carabes de printemps (supagro.fr par Roux Mathieu consulté 15.12.23)



Chez certaines espèces, il est également possible de voir une hibernation des adultes après une première session de reproduction afin de se reproduire à nouveau à l'automne. Enfin, il y a des cas particuliers où l'on peut retrouver un continuum printemps-automne avec parfois même des reproducteurs d'hiver (Kotze *et al*., 2011, Densender *et al.,* 2006). La saisonnalité par rapport aux périodes de reproduction est importante car chez les carabes la photopériode et la température sont des facteurs environnementaux clés qui contrôlent leur cycle de reproduction. De même que l'abondance des proies peut avoir leur importance, tout en sachant qu'elles aussi sont étroitement liées aux facteurs précédemment évoqués. Les espèces annuelles peuvent être univoltines ou bivoltines, où nous retrouvons soit une génération par an soit deux. Les espèces biennales quant à elles sont exclusivement univoltines (Matalin, 2007).

Tableau 4 : Tableau des principaux cycles de reproduction des Carabidae (Malatin,2007)

Espèces annuelles (1 an)	Univoltines (1 génération)
	Bivoltines (2 générations)
Espèces biennales (2 ans)	Univoltines

1.2.2.1. Les œufs

Ces coléoptères sont de nature ovipare, ce qui signifie que la femelle fécondée va pondre des œufs qu'elle déposera dans le sol. Pour ce faire, elle utilise son ovipositeur situé à l'extrémité

postérieure de son abdomen qui va aussi l'aider dans la construction de loges qui accueilleront la ponte. Les œufs ont une forme légèrement incurvée en forme de graine d'haricot, semblable à ceux des fourmis, et leur taille peut varier selon l'espèce. Certaines espèces vont pondre très peu d'œufs, entre cinq et dix, car ils sont gardés et bénéficient ainsi de soins parentaux. Tandis que d'autres qui n'apportent pas de protection à leur ponte vont adopter une stratégie différente et pondre jusqu'à une centaine d'œufs. En général, ils éclosent après une période d'incubation allant de 8 à 15 jours (Trautner *et al.,* 1987 et Tenailleau *et al*., 2011).

1.2.2.2. La larve

Les larves des coléoptères de la famille des carabidés présentent une structure corporelle allongée de type campodéiforme : larve dont la capsule céphalique est bien développée. Leur coloration varie généralement entre le noir et le brun foncé (Figure 2). Leurs mandibules et leurs pattes apparaissent déjà assez bien et sont solides et robustes. Elles adoptent déjà un comportement de prédation et se nourrissent principalement de proies vivantes. Le cycle de développement larvaire comprend trois à quatre stades distincts avant la nymphose. Après une période de deux mois correspondant à la fin du dernier stade de développement, la larve pénètre profondément dans le sol pour créer une chambre suffisamment spacieuse où elle tiendra compte de la taille de l'insecte adulte à venir. À la suite de quoi elle entrera dans une phase de repos, semblable à une diapause, au cours de laquelle des changements internes se produisent en elle, à l'abri des perturbations potentielles, afin de faciliter la mue et la nymphose (Trautner *et al.,* 1987 et Tenailleau *et al*., 2011).

1.2.2.3. La nymphe

Sauf en cas d'hibernation, environ 10 à 15 jours après son enfouissement, la partie supérieure de la larve se fissure au niveau du thorax dans le sens de la longueur, ce qui permet l'apparition de la nymphe. En quelques instants, via des contractions successives, la future nymphe pousse progressivement la dépouille de la larve. La nymphe présente une faible sclérification et une teinte allant du jaunâtre au blanchâtre. Une fois libérée, la nymphe, initialement très étirée, se rétracte pour prendre sa forme finale. À ce stade, on peut déjà observer les pattes, les mandibules et les yeux de l'insecte à venir. Par la suite, ses exosquelettes se solidifient, et l'insecte entier se rigidifie en attendant sa dernière mue (Trautner *et al.*, 1987 et Tenailleau *et al*., 2011).

1.2.2.4. Passage au stade imago et chromatogénèse

Lors de la transition vers la phase adulte, les pattes de l'insecte se détachent et, après une période de repos, elles se déploient rapidement. À ce stade, l'insecte se retrouve généralement sur le dos ou en position latérale et il est essentiel pour lui de se retourner rapidement afin de permettre aux élytres de se libérer et de se développer normalement. Des contractions ondulatoires suivies de relâchements se produisent ensuite, poussant progressivement l'ancienne exuvie de la nymphe vers l'arrière jusqu'à ce que le jeune adulte soit complètement libéré. Ce processus prend généralement une dizaine de minutes, après quoi l'insecte nouvellement éclos se replie sur lui-même et reste immobile dans une position presque fœtale pour poursuivre sa maturation. Juste après la mue imaginale, les couleurs commencent à apparaître progressivement chez l'insecte, indiquant également le durcissement de l'exosquelette. Les couleurs définitives de l'insecte seront visibles entre 36 et 48 heures. Il faut environ une semaine pour que l'insecte soit complètement durci. Lorsque le moment est venu, le carabe se fraye un chemin jusqu'à la surface et se met immédiatement en quête de nourriture (Trautner *et al.,* 1987 et Tenailleau *et al*., 2011).

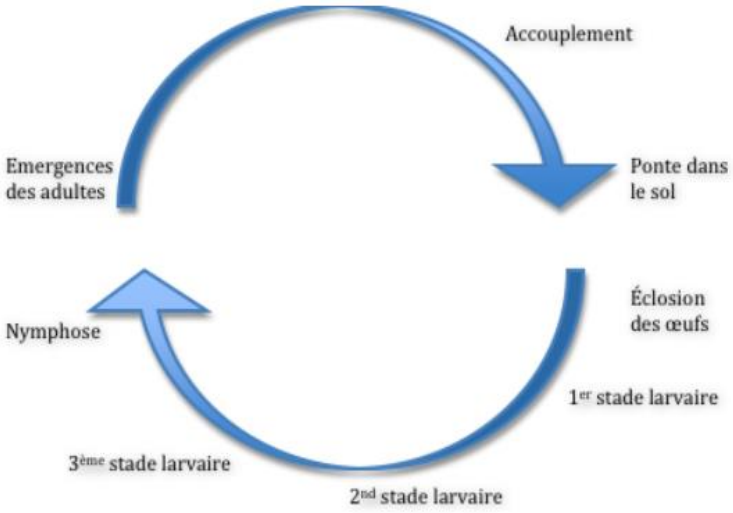


Figure 2 : Cycle de vie des carabes (Site de l'Institu Agro Montpellier)

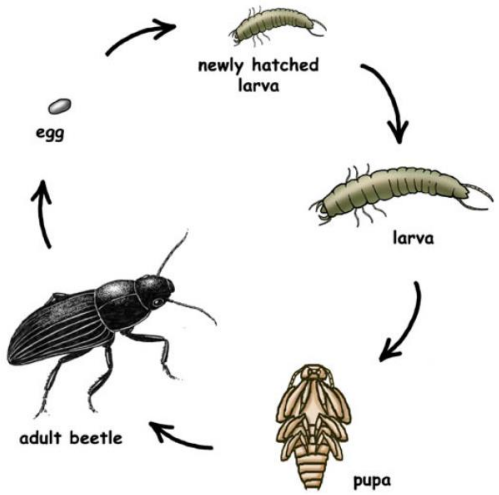


Figure 3 : Cycle de vie des carabes illustré (Site exploringnature.org, par Sheri Amsel, consulté le 15.12.23)

Ce qui a été fait en 1981

Un mémoire a déjà été réalisé sur un échantillonnage des carabes dans le bois de Lauzelle en 1981, par Anne Nedergedaelt. En se concentrant sur une étude de la synécologie des carabes au sein du bois, autrement dit, la recherche de corrélations existantes entre les taxocénoses et les biotopes permettant d'étudier l'évolution et la genèse de communautés, il a donné une première étude de référence sur les espèces déjà rencontrée dans le bois via une méthode de capture par pit-fall trap. La période de capture du 1er septembre au 14 novembre était exclusivement sur les reproducteurs d'automne. Si la période de relevés était relativement courte, le piégeage était quant à lui assez intensif puisque pour les vingt sites sélectionnés dix pièges à fosses ont été placés soit un total de 200 pièges par session d'échantillonnage. Il y avait ainsi un renouvellement continu des pièges tous les dix jours avec un roulement de 400 pièges afin que chaque pot relevé soit aussi tôt remplacé. Les sites de pièges ont été choisis de sorte à couvrir des peuplements arborés variés et représentatifs du bois, mais aussi les variations topographiques importantes de ce dernier. Les résultats de cette étude ont montré que les biotopes exercent bien une influence sur les communautés de carabes observés. Avec un total de 3013 individus échantillonnés pour 19 espèces différentes, les parcelles inventoriées telles que des frênaies vallicoles, des hêtraies sur frênaies vallicoles et autres associations de feuillus, montraient une diversité floristique du couvert herbacée plus grande et plus dense que dans les parcelles de résineux tel que le pin sylvestre mais aussi dans des parcelles de hêtre en

monospécifique. Ainsi les parcelles les plus riches pouvaient contenir jusqu'à 13 espèces différentes tandis que les plus pauvres n'en contenaient que 6. Il y a également des parcelles qui ont été définies comme intermédiaires à l'image des aulnaies eutrophes, les hêtraies à mercuriale ou encore les chênaies-charmaies à fougères qui présentaient entre 8 et 9 espèces. Voici les espèces identifiées lors de ce mémoire de 1981 avec leur abondance relative respective.

Tableau 5 : Répartition de l'ensemble des espèces inventoriées (Nergedaelt A,1981)

Nebria brevicollis 34.119%
Carabus problematicus 14.039%
Abax parallelepipedus 9.957%
Pterostichus madidus 9.857%
Leistus rufomarginatus 9.293%
Pterostichus oblongopunctatus 7.003%
Pterostichus cristatus 6.107%
Patrobus atrorufus 3.419%
Notiophilus substriatus 2.290%
Trechus obtusus 1.593%
Bembidion lampros 0.631%
Lorocera pilicornis 0.564%
Asaphidion flavipes 0.465%
Pterostichus streenus 0.232%
Cychrus caraboïdes 0.166%
Leistus ferrugineus 0.1%
Calathus piceus 0.06%
Agonum muëlleri 0.06%
Clivina fossor 0.03%

1.2. Le bois de Lauzelle

Le bois de Lauzelle est un lieu chargé d'histoire qui remonte au Paléolithique. Il a eu de multiples usages par-delà le temps où il a d'abord été apprécié pour l'agriculture, conduisant à défricher des parcelles, et le pâturage pendant des siècles, ainsi que pour la production de bois de chauffage, ce qui créait des nombreuses zones ouvertes par rapport à une véritable forêt comme nous pourrions l'entendre. C'est vers les années 1880 que le bois de Lauzelle a été progressivement reboisé avec des essences de feuillus comme le chêne, le hêtre et le frêne. Ce reboisement va également servir à la production de charbon de bois, qui était utilisé comme combustible dans les fours à pain et les hauts fourneaux.

C’est à partir du 20ème siècle que le bois de Lauzelle a été géré de manière plus durable et écologique, avec l’intention de protéger et conserver la biodiversité de cet environnement. En 1969, une partie du bois de Lauzelle a été incluse dans la Réserve naturelle de Lauzelle, qui est maintenant gérée par l'Université Catholique de Louvain, elle en est aujourd’hui le propriétaire, excepté certaines zones. L’ensemble du bois sert à recherche scientifique et l’enseignement. La partie en réserve naturelle a pour mission de préserver les habitats naturels, la faune et la flore locales. En 1990, le bois de Lauzelle a été classé comme site Natura 2000 en raison de sa grande valeur écologique à tel point que plus de 68% du bois est classé UG 08 : « forêt indigène de grand intérêt biologique ». De ce fait, sa gestion actuelle axée sur la préservation de la biodiversité se traduit par des mesures telles que des zones réservées pour la protection de la faune et de la flore et des sentiers sont aménagés pour limiter les perturbations de l'écosystème, ou encore la fermeture de certains chemins d’ordinaire accessibles dans les zones humides, lors de la période de reproduction des amphibiens.

Le bois de Lauzelle en lui-même est caractérisé par une grande diversité d'habitats, notamment des zones humides, du fait de sa situation topographique de fond de vallée, des bois de différentes essences et des étangs. C’est cette diversité d'habitats qui permet crée les conditions idéales pour la prospérité d'une grande variété d'espèces animales et végétales.

Le bois de Lauzelle offre donc de nombreux avantages pour la biodiversité comme nous avons pu l’évoquer jusqu’ici sur une surface d’environ 230 hectares dont un bloc principal de 181 ha et six autres parcelles forestières non-contigües. Il fournit un habitat de qualité pour un large éventail d’espèces sauvages, notamment les oiseaux, les insectes, les mammifères et les amphibiens. Il est également un refuge pour les espèces migratrices, telles que les oiseaux qui traversent la région pendant leurs migrations annuelles lorsque que l’étang principal du bois est rempli (Baudry, 2015).

1.2.1. Le bois de Lauzelle et son environnement

Le domaine forestier du bois de Lauzelle se situe principalement sur un plateau en région sablo-limoneuse du Brabant Wallon en Moyenne Belgique. Cependant le passage de nombreux petits cours d’eau alimentés par plusieurs sources et un affluent de la Dyle : le Blanc-Ry rend l’ensemble de la forêt vallonné offrant ainsi une variabilité topographique et pédologique appréciable. Globalement, la superficie du bois va être partagée entre 70% de sols limoneux et environ 28% de sols sableux. Du fait des différentes associations phytosociologiques, topographiques et pédologiques, le bois va se distinguer en six stations principales qui résultent

de la combinaison de ces trois facteurs (Annexe 1 : Carte VII-Stations). Ainsi les stations suivantes peuvent être identifiées selon la continuité topographique du bois : les plateaux sableux, les hauts versants, les versants exposés nord, les versants exposés sud, les bas de pente et le fond de vallée.

Les plateaux sableux se situent le plus à la périphérie du bois principalement sur les dômes où le relief est quasi plat avec des sols type podzol ou podzoliques avec un drainage excessif. Ce type de sol devient très rapidement un désavantage en période de sécheresse dont les épisodes sont de plus en fréquents dû aux changements climatiques. Ces plateaux représentent plus de 37% de la superficie du bois et avec deux types d'associations végétales dominée par des feuillus ou des résineux. Parmi les feuillus, on trouve le bouleau verruqueux, le chêne sessile, le hêtre commun, le merisier, le châtaignier, le chêne rouge d'Amérique, le robinier et le peuplier tremble. Globalement, ces arbres et notamment le hêtre et le merisier ne poussent pas sur des podzols car trop pauvres. A la différence de la seconde association est présente sur les plateaux avec le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziensii*), le mélèze d'Europe (*Larix decidua*) et le pin de Koekelare (*Pinus nigra koekelare*).

Viennent ensuite les hauts versants qui vont constituer des stations de rupture entre les plateaux sableux et les pentes limoneuses représentant environ 17,7% de la superficie du bois. Nous y retrouvons un sol plus fertile que sur les plateaux via la présence plus abondante de limon dans celui-ci. Les essences des feuillus sont les mêmes que précédemment mais certaines viennent s'ajouter à cette liste avec notamment : le tilleul à petites feuilles, l'érable sycomore et le charme. Enfin à la liste des gymnospermes s'ajoutent le thuya ainsi que le pin de Corse (*Pinus nigra corsicana*).

Les hauts versant laissent place aux versants nord et sud représentant respectivement 13,6% et 13,3% de la superficie du bois, le premier recouvre ainsi la partie sud et le second la partie nord, d'où leur exposition. En ce qui concerne le versant nord, ce type de station présente des caractéristiques particulièrement favorables à la production forestière. Les sols sont principalement limoneux à sablo-limoneux, offrant une bonne rétention d'eau et des nutriments essentiels pour la croissance des arbres. Ils sont également profonds, ce qui permet aux racines des arbres de bien s'enraciner et de prospérer. L'exposition Nord de ces stations est un atout majeur pour la sylviculture. Cette orientation réduit les risques d'échauffements excessifs causés par une exposition directe au soleil, préservant ainsi la santé des arbres. De plus, cela aide à

éviter un débourrement prématuré des bourgeons, ce qui est bénéfique pour le développement régulier des arbres. Au sein de ce type de station, on trouve différentes associations végétales, dont les plus remarquables sont la chênaie-frênaie neutrophile, la chênaie acidophile, ainsi que la hêtraie neutrophile à jacinthe. Ces associations témoignent de la richesse et de la diversité de la flore présente dans ces stations, contribuant ainsi à leur valeur en termes de production forestière. Nous y retrouvons les essences suivantes : Le bouleau verruqueux (*Betula pendula*), le chêne pédonculé (*Quercus robur*), le charme (*Carpinus betulus*), le hêtre commun (*Fagus sylvatica*), le merisier (*Prunus avium*), le tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*), l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le châtaignier (*Castanea sativa*), le chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra*), le robinier (*Robinia pseudoacacia*) et le peuplier tremble (*Populus tremula*) pour les angiospermes et le douglas (*Pseudotzuga menziesii*), le thuya (*Thuja plicata*), le mélèze d'Europe (*Larix decidua*), le mélèze hybride (hybridation entre *Larix decidua* et *Larix kaempferi*) , le pin de Corse (*Pinus nigra*) chez les gymnospermes.

L'exposition Sud du bois relève certaines zones qui sont plus sujettes à l'exposition d'un climat rigoureux et des types de sols assez acides et pauvres qui prédominent dans cette station. En conséquence, celle-ci connait des périodes fréquentes de sécheresse et de réchauffement, aggravées par l'acidité marquée du sol qui limite la disponibilité des nutriments. Un processus de podzolisation commence à être observé dans de nombreux endroits. Les contraintes hydriques sont une préoccupation majeure, avec des périodes régulières de sécheresse et une humidité du sol insuffisante pour répondre aux besoins des plantes. Par ailleurs, cette station est également soumise à des apports trophiques limités, ce qui ajoute à la difficulté pour les organismes vivants de prospérer. En raison de l'exposition aux vents dominants et des problèmes d'engorgement de la vallée, les zones situées en bas de pente concave seront plus favorables aux espèces d'arbres ayant un système racinaire superficiel, car ces emplacements offrent une profondeur de sol suffisante pour assurer une bonne prise racinaire. Les essences du versant sud sont : le bouleau verruqueux, le châtaignier, le chêne sessile, le chêne rouge d'Amérique, le robinier et l'érable sycomore sur les portions les plus concaves et le mélèze d'Europe, le pin sylvestre, le pin de Corse, le pin de Koekelaere.

Les bas de pente font directement suite aux versants et représentent 8,4% de la superficie du bois. C'est une fois encore une station riche puisque nous y retrouvons des associations phytosociologiques telles que la hêtraie neutrophile à jacinthe et la chênaie-frênaie neutrophile comme vu en versant nord un peu plus tôt. Les essences principales ici sont : le hêtre commun, le chêne sessile, le chêne pédonculé, l'érable sycomore, le frêne, le tilleul, le peuplier tremble,

le peuplier grisard, le merisier, le charme, le bouleau verruqueux et le mélèze du Japon, le tsuga, le pin sylvestre, le douglas.

Et enfin le fond de vallée, qui représente sans doute l'une si ce n'est la station avec le plus d'intérêt écologique du fait de la rareté des biotopes qu'elle offre par rapport à ce que nous pouvons observer dans la région. Elle comporte des aulnaies marécageuses, gorgées d'eau une grande partie de l'année. Dans cette station, l'aulnaie-frênaie dans cette station occupe une surface plus importante. Les essences sont majoritaire feuillues, les résineux ne pourront se développer que sur les sols non engorgés en eau, ainsi s'y retrouvent : le frêne commun, le chêne pédonculé pour les sols humides, le bouleau verruqueux, l'aulne glutineux, le chêne sessile, l'érable sycomore, le charme, le peuplier grisard et le thuya, le mélèze d'Europe, le mélèze hybride, le pin de Corse (Baudry, 2015). Cette association est très rare dans le bois et se situe principalement en amont de l'étang de Warlonbroux.

1.3. Objectifs et hypothèses

Ce mémoire a pour objectif de mettre en évidence les différences de composition des communautés de Carabes en relation avec le type de formation végétale : résineux, feuillu, lisières ou landes. Dans un deuxième temps, une étude approfondie de chaque habitat inventorié sera réalisée de sorte à dresser une échelle de complexité de l'habitat qui se basera sur des critères tels que le couvert arboré, arbustif et herbacé, mais aussi l'humidité du sol, la quantité de bois, etc. La variation de la composition des communautés de carabes sera évaluée en conséquence (Catling *et al*., 1997 et Lassau *et al.,* 2004). Ces données serviront de base à un état des lieux dans le bois de Lauzelle de cette famille d'insecte et permettront d'analyser l'influence des modes de gestions futurs du bois vis-à-vis des choix d'essences sylvicoles, mais aussi de la gestion du sous-bois qui influence la complexité de l'habitat. En effet, nous partons du principe que plus un habitat sera complexe et complet, plus celui-ci aura la capacité d'accueillir une faune et une flore diversifié et donc toujours plus intéressant en termes de rôles écologiques pour certains groupes d'espèces, et dans notre cas, les carabidés (Catling *et al*., 1997 et Lassau *et al.,* 2004). Dans un premier temps, des stations représentatives des différentes formations végétales du bois seront sélectionnées. Un indice de complexité sera appliqué à chaque station. Ensuite, dans chaque station deux pitfall traps seront placés pour le piégeage des carabes. Ils seront relevés quatre fois au cours de la saison et les carabes seront identifiés et dénombrés en laboratoires. Sur base d'une analyse de la littérature, il sera intéressant de voir comment les espèces typiquement forestières se répartissent et si leurs traits écologiques font

sens dans les habitats dans lesquels ils seront échantillonnés, mais aussi selon la période d'échantillonnage. Nous supposons que plus un habitat inventorié présentera un indice de complexité important, plus il aura une diversité et une abondance de carabes plus importante.

2. Matériel et méthode

2.1. Choix des stations au sein du bois de Lauzelle

Les stations de piégeage à travers le bois ont été choisies principalement sur base des peuplements forestiers en place et pour représenter au maximum la diversité. Ainsi des milieux feuillus, résineux ou encore ouverts et semi-ouverts tels que des landes à callunes ou des lisières ont été prospectés. Un total de 23 stations a servi à la collecte de carabes via l'utilisation de pièges à fosse, aussi appelé « pitfall-trap ». Il s'agit de 3 chênaies, 3 hêtraies, 3 chênaies-hêtraies, une pinède à fougères aigle, deux sapinières de sapin de Douglas, une pinède fermée, 3 landes à callune dont deux avec un couvert forestier de bouleau verruqueux, 3 lisières avec chacune leurs spécificités, 3 zones biologiques ou absolument aucunes interventions forestières n'y sont menées et enfin une boulaie humide (Annexes 2,3,4,5,6,7). L'intérêt de choisir un tel éventail d'essences forestières et déjà de couvrir une vaste surface du bois qui le représente au mieux dans un soucis d'exhaustivité, mais aussi de voir comment les différences d'essences mêmes sont susceptibles d'influencer les populations de carabes inventoriées.

2.1.1. Description des stations

Boulaie humide.

Station 1 « boulaie_fourmilière » : La boulaie se situe à proximité de l'étang du Bois de Lauzelle qui est en fond de vallée (Annexe 3). Elle est maintenue à des fins de conservation (Annexe 7). La zone est donc très humide (Guide pour la description des sols, 2021) et le sol ici est classé comme NC /tourbe avec un drainage type V avec une dominance arborée de bouleaux verruqueux : *Betula pendula* et d'érable sycomore : *Acer pseudoplatanus.* Le sous-bois quant à lui est dominé par des ronces, des orties, un peu de carex, des prêles et des fougères du genre *Dryopteris*.

Les chênaies.

Station 2 « chênaie_monastère » : La première chênaie se situe à proximité du monastère du bois sur le versant Sud (Annexe 3) avec une exposition au soleil assez bonne. Elle repose sur un luvisol humide (Guide pour la description des sols, 2021) avec un drainage type b : drainage naturel légèrement excessif (Légende de la carte numérique des sols de Wallonie, 2007) avec une légère pente. La station est dans une zone destinée à la production (Annexe 7). L'espèce dominante de la strate arborée est *Quercus robur*, avec quelques jeunes individus au stade arbustif et la strate herbacée est composée seulement de *Pteridium aquilinum*.

Station 3 « chênaie_pente » : Cette seconde chênaie situe sur le même versant avec un sol, un drainage et un traitement de la parcelle identique (Annexe 7). Cependant celle-ci est dans une forte pente et présente une strate arborée plus ouverte, soit une exposition à la lumière plus importante entraînant une strate arbustive de jeune chênes dominante.

Station 4 « chênaie_toitures » : La dernière chênaie est elle aussi dans les mêmes conditions de terrain que les précédentes avec un couvert arboré relativement bien ouvert et présente une strate arbustive de jeunes chênes très abondants. Le couvert du sol en est presque total. La pente y est très douce.

Les chênaies-hêtraies.

Station 5 « hêtraie-chênaie_côtébio » : Station située sur un haut versant (Annexe 3) reposant sur un luvisol humide avec un drainage de type b destinée à la production. Elle se caractérise par un bon couvert arboré qui est un mélange de chêne et de hêtre et une très faible strate arbustive de jeunes hêtres.

Station 6 « hêtraie-chênaie_sitelles » : Station du versant Sud sur luvisol humide avec drainage de type b. Cette station servant à la production de bois possède plus de hêtre et *Carpinus betulus* que de chêne même si l'association phytosociologique est bien observable sur place. La strate arbustive n'est quasiment représentée et seule quelques tâches de *Rubus plicatus* occupent la strate herbacée. Le milieu est cependant assez ouvert.

Station 7 « hêtraie-chênaie_transition » :

Ces stations correspondent à un mélange de deux essences majoritaires de feuillus que sont le chêne pédonculé et le hêtre commun et se caractérisent donc par des arbres âgés déjà bien en place. Ils sont accompagnés de d'autres essences de feuillus assez présentes également telles que l'érable sycomore : *Acer pseudoplatanus*, le charme commun : *Carpinus betulus*, qui

apportent une diversité supplémentaire à ce type d'habitat et de voir ainsi si des mélanges montrent des nuances chez les populations de carabes.

Les hêtraies.

Station 8 « hêtraie_cerisier » : C'est une hêtraie en début de pente versant Nord prenant place sur un luvisol humide avec un drainage de type b. Elle se caractérise par une dominance de *Fagus sylvatica*, mais bien moins sur la strate arbustive. La parcelle est à but productif (Annexe 7).

Station 9 « hêtraie_Manu » : Station prenant place sur un plateau sableux (Annexe 3) avec un luvisol humide à drainage type b. La zone est assez ouverte avec une dominance du hêtre en strate arbustive plutôt qu'arborée. Seule *Pteridium aquilinum* représente la strate herbacée mais le sol reste majoritairement nu. Le traitement de ma parcelle est aussi à des fins de production.

Station 10 « hêtraie_pente » : Dernière hêtraie se situant sur le versant Nord reposant sur un luvisol humide avec drainage de type b et ayant le même traitement que les hêtraies précédentes. Cette station est relativement ouverte mais ne montre pas pour autant de strate arbustive notable, seul quelques pieds de *Pteridium aquilinum* trouvent leur place.

Les landes à callunes.

Station 11/12 « lande_arbre » et « lande_BM : Vastes landes de *Calluna vulgaris* situées sur plateau sableux reposant sur un podsol sec avec un drainage de type A. Leur différence résulte principalement dans la composition du couvert arboré où dans la 11 il y a une plus grande proportion de *Pinus sylvestris* par rapport à *Betula pendula*. La station 12 va également se différencier du fait de la présence de buissons de myrtille sauvage : *Vaccinium myrtillus* et de tas de bois mort assez modérés dans un état de décomposition déjà très avancé. Le sol n'est quasiment jamais nu car souvent recouvert de mousse. Ces deux stations sont dans une aire de conservation du bois.

Station 13 « lande_grande » : Grande zone ouverte composée quasiment exclusivement de *Calluna vulgaris*. Elle se situe sur un haut versant (Annexe 3) et repose sur un podsol sec avec un drainage de type A. Le couvert est donc exclusivement herbacé avec un peu de fougère aigle par endroit. Comme les deux premières stations de landes elle est en zone de conservation.

Les lisières.

Station 14 « lisière_multi » : Il s'agit d'une lisère en bordure du golf de Lauzelle située sur plateau sableux reposant sur un luvisol humide avec un drainage de type b. Elle est également en zone de production du bois. La station possède un cortège arboré de feuillus assez diversifié où l'érable sycomore domine et certaines essences résineuses se trouve également à proximité du site dont un *Tsuga* mais de manière très ponctuelle. Le couvert arbustif n'est guère développé de même que le couvert herbacé si ce n'est que quelques ronces communes.

Station 15 « lisière_pavé » : Cette lisière se situe également sur plateau sableux avec les mêmes conditions de terrain que la précédente mais dans une zone d'accueil du bois. Cependant elle est plus ouverte et présente une quantité appréciable de bois mort, de petites et grosses dimensions. La strate arborée est dominée par *Robinia pseudoacacia* tandis que la strate arbustive, qui est assez faible, se compose de noisetier et *Crataegus monogyna*. Le sol est totalement couvert par du lierre : *Hedera helix*.

Station 16 « lisière_vallon » : La dernière lisière se trouve au fond d'un vallon sur le plateau sableux mais cette fois-ci repose sur du gleysol détrempé avec un drainage de type h. La station est donc assez fermée et très humide avec une strate arborée composée principalement de hêtre, de charmes communs ainsi que d'érable sycomore. Les autres strates sont à peine représentées car les espèces végétales sont trop ponctuelles. Des troncs morts reposent un peu partout dans la continuité du vallon en périphérie de la station. C'est la seule station inventoriée qui est localisée dans une zone de protection du bois.

La pinède fermée.

Station 17 « pinède_fermée » : Pinède très dense composée de *Tsuga* et *Thuja plicata*. Elle est sur plateau sableux reposant sur un podsol sec avec un drainage de type A. Le sol est totalement nu et l'exposition à la lumière est très limité. Cette station est vouée à la production.

La pinède à fougères aigle.

Station 18 « pinède_fougère » : Cette station se caractérise par la dominance totale de deux essences végétales que sont le pin sylvestre et surtout la fougère aigle. Elle est située sur le versant Nord bien que très peu en pente avec une bonne exposition à la lumière et est destinée à la production de bois. Le sol est un podsol sec avec un drainage de type A.

Les sapinières de sapins de Douglas.

Station 19 « pinède_ouverteDouglas » : Il s'agit d'une sapinière de *Pseudotsuga menziesii* sans strate arbustive ni herbacée. Celle-ci se situe sur plateau sableux reposant sur un podsol sec avec un drainage de type A : drainage naturel excessif (Légende de la carte numérique des sols de Wallonie, 2007). La station à une assez bonne exposition à la lumière avec quelques branches mortes dispersées un peu partout sur le sol nu. Elle se destine à la production de bois.

Station 20 « pinède_parkingDouglas » : Seconde sapinière de Douglas qui est cette fois-ci plus fermée mais possédant exactement les mêmes caractéristiques si ce n'est que le sol y est encore plus nu sans branches mortes pour le couvrir.

Les zones d'intérêt biologiques.

Station 21 « zonebio_boismort » : Les stations à suivre sont qualifiées ainsi car aucune opération forestière n'y est menée (Annexe 7). La nature s'y développement le plus librement possible. Celle-ci se situe en bas de pente (Annexe 3) sur un luvisol humide avec un drainage de type b. La station présente un mélange de feuillus dominant avec : *Corylus avelania* et du chêne en strate arborée principalement, mais la strate arbustive est plus représentée notamment avec une bonne abondance d'*Acer pseudoplatanus*.

Station 22 « zonebio_étang » : Cette station elle aussi en bas de pente sur un luvisol humide à drainage de type b surplombe légèrement l'étang du bois sur le versant Nord. La strate arborée est assez faible là encore avec du chêne et du noisetier. C'est l'érable sycomore qui domine une fois de plus la strate arbustive.

Station 23 « zonebio_humide » : Contrairement aux deux précédentes stations, elle se trouve sur un gleysol détrempé avec un drainage de type h assez mauvais. En effet un petit cours d'eau passe à proximité. Elle se situe également en bas de pente et présente majoritairement du chêne arbustif et un peu de noisetier.

2.2. Méthode de piégeage

La collecte d'individus s'effectue via des pièges par fosse faisant 14,5cm de profondeur pour un diamètre supérieur de 10cm et inférieur de 8,5cm qui consiste en la pose de pots en plastique enfoncés à ras du sol (Photo 1 et 2) dans lequel l'on vient mettre de l'eau salée avec le dosage suivant : 500g de sel pour 1 litre d'eau. Une goutte de Tween 80 de la marque Sigma-Aldrich®

est également utilisés afin de noyer plus efficacement les individus en brisant la tension superficielle de l'eau. Il est très important dans l'étape de la pose des pièges que le bord du pot soit bien au même niveau que la surface du sol pour qu'il n'y ait aucunes discontinuités et ainsi ne pas empêcher les carabes d'y entrer, ce qui est surtout vrai pour les petites espèces plus susceptibles de reculer face à un obstacle. Une chute de grillage est disposée sur le dessus des pièges afin de ne pas collecter rongeur et autres batraciens dans l'optique de limiter l'impact déjà destructif de cette méthode d'échantillonnage. Deux pièges sont posés par station pour être plus représentatif de la diversité de carabes et placés à cinq mètres de distance l'un de l'autre. Plusieurs sessions de capture ont eu lieu sur le mois d'avril du 24 au 28, de juillet du 3 au 7, août du 14 au 18, et septembre du 14 au 18. A noter que pour chacune des sessions la météo a été bonne exceptée la session de juillet où un épisode pluvieux. Pour chaque session, les pièges sont laissés sur place pour un total de cinq jours car le sel ne permet pas une conservation longue et les individus sont susceptible de dégrader s'ils y restent trop exposés. Enfin les stations sont délimitées sur un quadrat de dix mètres de côté en partant du centre situé entre la position des deux pièges par fosse. Bien que le piégeage par fosse ait été critiqué pour sa dépendance aux conditions météorologiques, à l'activité des coléoptères et à la sélection des individus plus gros, elle s'est révélée être une technique de collecte utile pour les études écologiques. L'approche d'échantillonnage passif du piégeage minimise les biais associés aux enquêteurs inhérents à la méthode de recherche active. Dans le cadre de ce travail, les pièges à fosse constituent un moyen de collecte efficace (Riley *et al*., 2011).

Photo 1: Piège par fosse enfoncé dans le sol avec chute de maille

2.3. Identification des carabes et conservation

Après les récoltes des pitfall traps sur le terrain, un premier tri est effectué pour ne garder que les carabes et se débarrasser du reste, seuls les géotrupes de bois : *Anoplotrupes stercorosus* sont conservés car ils peuvent communiquer des informations intéressantes sur l'activité des mammifères du bois via leur activité coprophage. Les pièges sont donc versés sur un tamis de mailles fines entre 600 et 900 micromètres. Les indentifications des carabes se font sous la loupe binoculaire à l'aide des clés suivantes : clé de détermination des Carabidae des paysages agricoles du nord-ouest de la France de ROGER J.L., JAMBON, O., BOUGER, G., 2010, ainsi que les clés de Lindroth (1974) et de Jeannel (Volume 1 et 2 ; 1 septembre 1941 et 15 février 1942 disponible à cette adresse : Index of /bibliotheque/docs [WWW Document], n.d. URL https://faunedefrance.org/bibliotheque/docs/ (accessed 12.18.23), mais ces dernières n'ont été utilisées que lorsque les espèces concernées n'étaient pas recensées dans la première. Enfin, dans certains cas, il aura fallu effectuer une dissection pour pouvoir observer l'appareil génital

mâle afin de bien être sûr de l'espèce à identifier, notamment pour *Carabus violaceus* et *problematicus*. Après identification, chaque spécimen est rangé et daté dans des piluliers en verre avec de l'alcool à 90% pour la conservation.

2.4. Score de complexité de l'habitat

Sur chaque site, une note a été attribuée pour la complexité de l'habitat sur la base de cinq caractéristiques : (1) le couvert forestier ; (2) couverture arbustive ; (3) la couverture végétale du sol ; (4) la quantité de bois mort et (5) un indice d'humidité qui se basera sur le type de drainage (Catling *et al*., 1997 et Lassau *et al.,* 2004). Chaque fonctionnalité a été notée sur une échelle de 0 à 3, du meilleur au plus faible et les scores des cinq fonctionnalités ont été comptabilisés. Les cinq caractéristiques et leurs scores qui composent l'index de complexité de l'habitat sont présentés dans le tableau suivant :

Tableau 6 : Méthode visuelle pour évaluer la complexité de l'habitat (Catling et al., 1997)

Structure	Score			
	0	1	2	3
Couvert forestier (%)	0	< 30	30-70	> 70
Couvert arbustif (%)	0	<30	30-70	> 70
Herbe moulue (hauteur en m)	Clairsemé (< 0,5)	Clairsemé (> 0,5)	Dense (< 0,5)	Dense (> 0,5)
Bûches, roches, débris, etc. (%)	0	< 30	30-70	> 70
L'humidité dans le sol	Sec	Humide	Permanent eau adjacente	Détrempé

Ainsi après avoir un score total pour chaque station une appréciation de la complexité « faible » ou « élevée » leur sera attribuée. Toute station dont le score est inférieur à 5 sera dès lors considérée comme un habitat de faible complexité.

2.5. Analyses statistiques

Étant donné le travail d'échantillonnage sur le terrain effectué dans cette étude, il est important de juger la qualité de ce dernier. Cela peut se faire facilement via des courbes de raréfactions sur Rstudio via le package vegan qui ont été effectuées sur l'ensemble du jeu de données dans

un premier temps, puis en séparant les stations de complexité faible et élevée. Pour les analyses plus poussées, les espèces marginales de carabes seront retirées ainsi que les stations où aucun individu n'aura été trouvé à la suite de cette opération, étant donné que la présence d'espèces plus rares peut avoir un impact négatif sur les résultats de l'ordination (Riley *et al*., 2011). Cela aura pour but de générer moins de bruit dans les analyses. Une échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) a été utilisée. Celle-ci se base sur la similarité de Sørensen, également désignée comme le coefficient de Bray-Curtis, pour évaluer la dissimilarité dans la composition des espèces entre des habitats présentant une faible et une forte complexité. Une AFC a été réalisée afin de voir comment les communautés de carabes fluctuent selon les formations végétales dans notre cas : feuillus, résineux, landes et lisières. Pour donner suite à cela une Analyse Canonique des Correspondances (ACC) a montré la corrélation entre des ensembles de variables environnementales, ici les couverts végétaux des différentes strates : arborée, arbustive et herbacée, le bois mort ainsi que l'humidité du sol selon le score qui leur a été attribué comme vu plus tôt et des abondances spécifiques des espèces dominantes de carabes. Enfin pour confirmer les influences des variables environnementales sur les communautés de carabes, un modèle GLM type Poisson aura montré si les variables étudiées ont belle et bien une influence significative sur la distribution des communautés de carabes.

3. Résultats

3.1. Courbes de raréfaction

Les courbes de raréfaction permettent de voir si l'échantillonnage de carabes est de bonne qualité ou non via l'observation d'un plateau sur le graphique. Si celui-ci n'est pas atteint cela montre que des espèces auraient encore pu être échantillonnées. Dès lors il aurait fallu fournir un effort plus important qui passe par une pose de pièges supplémentaires.

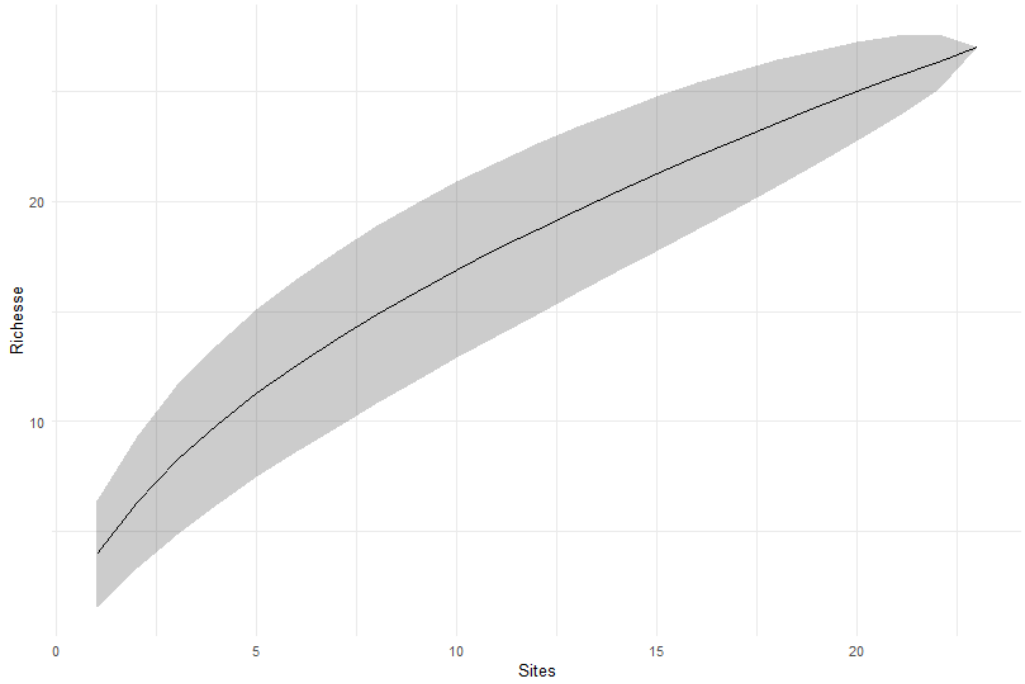


Figure 4 : Courbe de raréfaction de la richesse spécifique sur les 23 sites avec fusion des réplicas et des sessions

Cette courbe de raréfaction n'atteignant pas encore un plateau parfaitement distinct indique que l'effort d'échantillonnage n'est pas suffisant et n'est pas encore assez représentatif des différentes stations qui ont pu être inventoriées.

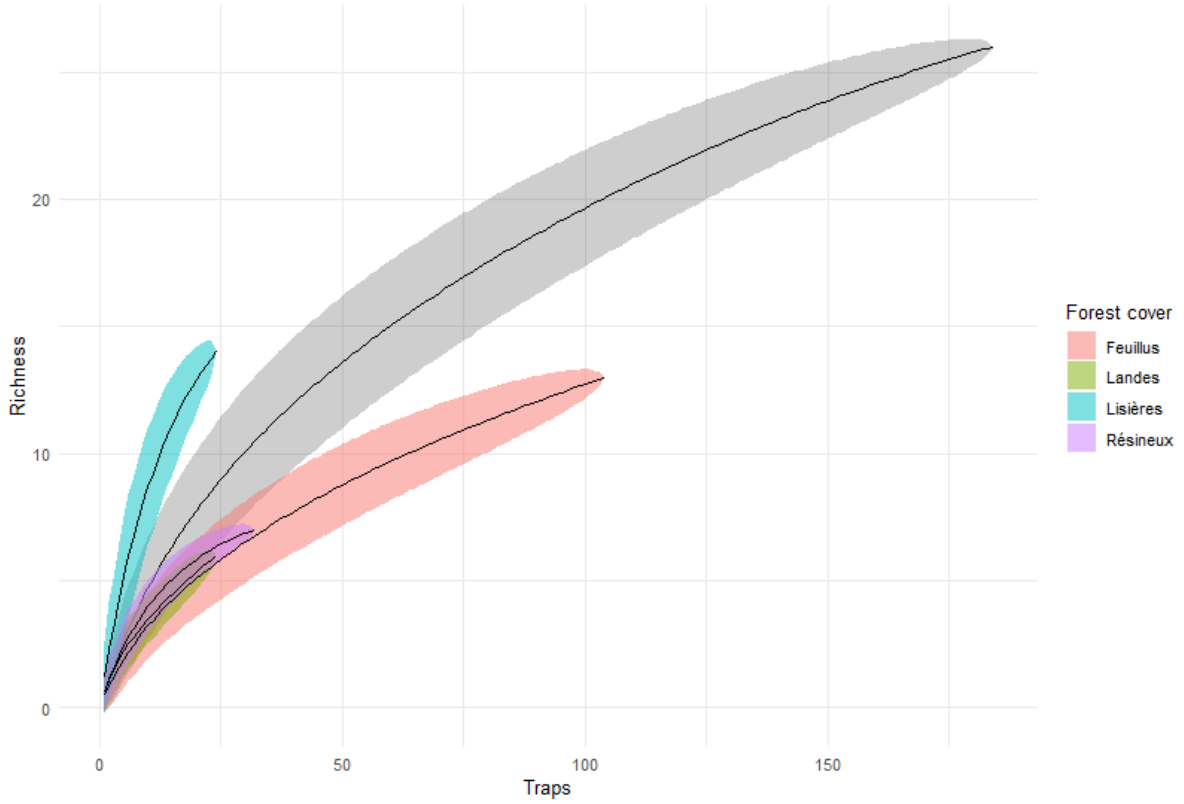


Figure 5 : Courbes de raréfaction selon les types de stations comparées à la courbe principale

Ces courbes permettent de voir dans quels types de stations l'échantillonnage peut être encore plus important. Les stations de feuillus seraient vraisemblablement les premières à atteindre un plateau suivi des résineux puis des landes. Les stations de lisières quant à elles se démarquent très largement du reste avec une courbe quasiment verticale soulignant ainsi une richesse plus importante que dans les autres habitats. En effet, en plus d'être verticale, elle surpasse déjà les autres stations en termes de nombres d'espèces.

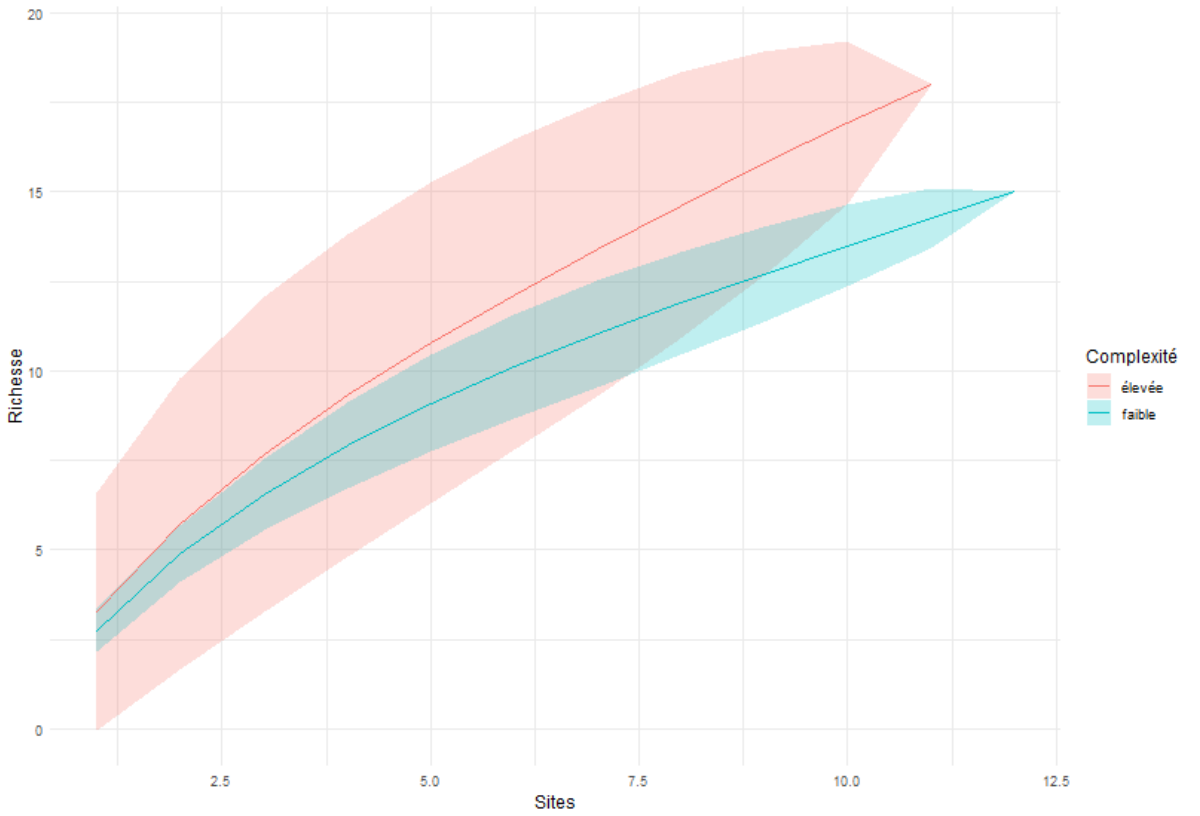


Figure 6 : Courbes de raréfaction de la richesse spécifique selon le niveau de complexité d'habitat

Les courbes de raréfaction selon les niveaux de complexité des sites inventoriés laissent deviner une potentielle tendance vers une meilleure richesse spécifique pour des habitats de complexité élevée plutôt que faible.

3.2. La NMDS

L'analyse multidimensionnelle non métrique est une méthode statistique utilisée en analyse de données pour explorer la structure sous-jacente des relations entre un ensemble d'objets ou d'échantillons. Ici cela sert à observer les similarités ou dissimilarités entre les communautés de carabes au travers des habitats échantillonnés et classés sur leur complexité « faible » ou « élevée ». La particularité d'une représentation graphique issue d'une ordination NMDS réside dans l'incapacité d'interpréter les axes de manière similaire à une PCA ou une CCA. Contrairement à ces méthodes, la NMDS se focalise sur les points de données eux-mêmes, en mettant particulièrement l'accent sur leur ordre relatif. En conséquence, les ordinations NMDS sont fréquemment tracées sans unités ni étiquettes sur les axes, décourageant toute tentative d'interprétation directe de ces derniers.

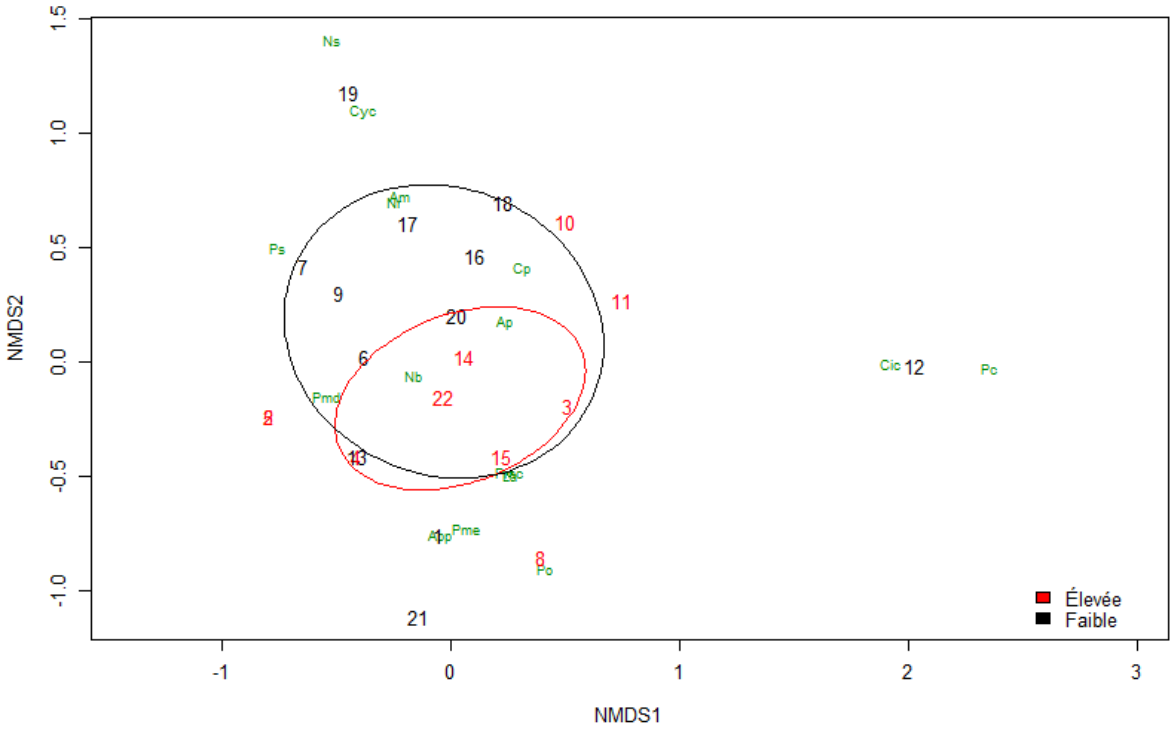


Figure 7 : NMDS avec un stress de 0,129 des communautés de carabes selon la complexité de l'habitat. Les abréviations renvoient aux espèces suivantes : App : Abax parallelepipedus, Ap : Abax parallelus, Am : Amara montivaga, Bd : Bembidium deletum, Cp : Carabus problematicus, CIc : Cicindela campestris, CYc : Cychrus caraboides, La : Limodromus assimilis, Nb : Nebria brevicolis, Nr : Notiophilus rufipes, Ns : Notiophilus substriatus, Pc : Poecilus cupreus, Pmc : Pterostichus macer, Pmd : Pterostichus madidus, Pme : Pterostichus melanarius, Po : Pterostichus ovoideus, Ps : Pterostichus strenuus.

Numéro	Stations
1	Boulaie_fourmilières
2	chênaie_monastère
3	chênaie_pente
4	chênaie_toitures
5	Hêtraie-chênaie_cotébio
6	Hêtraie-chênaie_Transition
7	Hêtraie_cerisiers
8	Hêtraie_Manu
9	Hêtraie_pente
10	Lande_Arbre
11	Lande_BM
12	Lande_Grande
13	Lisière_Multi
14	Lisière_Pavé
15	Lisière_Vallon
16	Pinède_fermée
17	Pinède_fougère
18	Pinède_ouverteDouglas
19	Pinède_parkingDouglas
20	Zonebio_boismort
21	Zonebio_étang
22	Zonebio_humide

Le niveau de stress permet d'indiquer si les résultats sont représentés dans une bonne ordination et peuvent être interprétés avec ou sans risque.

Tableau 1: Interprétation des niveaux de stress de la NMDS, site University of Washington (18/12/2023)

Stress (échelle 0-1)	**Interprétation**
<0,05	Excellente représentation sans risque de mauvaise interprétation
<0,10	Bonne ordination sans véritable risque permettant de tirer de fausses conclusions
<0,20	Peut être utile mais peut induire en erreur. En particulier, il ne faut pas trop se fier aux détails
>0,20	Pourrait être dangereux à interpréter
>0,35	Échantillons placés essentiellement au hasard ; peu de rapport avec les distances classées d'origine

Dans le cas de ce résultat, le niveau est plutôt bon et permet une observation de l'ordination sans risque d'en tirer une mauvaise conclusion. Ainsi, la superposition importante des deux ellipses des catégories d'habitats de complexité faible et élevée ne permet pas d'affirmer qu'il y a véritablement une distinction réelle entre celles-ci. Des écarts notables des stations 12, 19, 1, 8 et 21 souligneraient bien que d'autres facteurs qu'un score globale de complexité de l'habitat donnent ce rendu de la NMDS et rend compte des similarités et dissimilarités entre les stations.

3.3. L’analyse factorielle des correspondances

L'AFC permet de visualiser les relations entre les catégories des variables étudiées. Ici son intérêt est dans la visualisation de la distribution des communautés de carabes à travers les différentes stations échantillonnées selon leur type de végétation. La proximité entre les points souligne une similitude dans cette distribution.

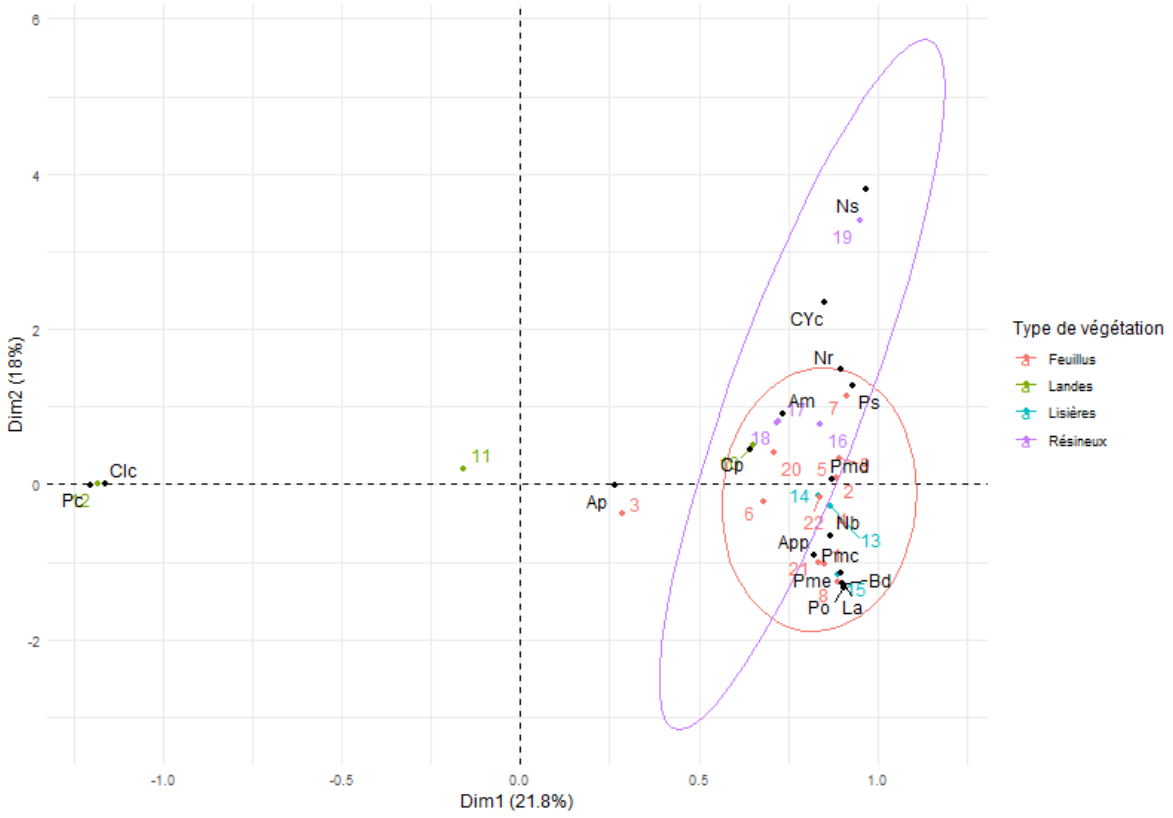


Figure 8 : AFC des abondances des espèces de carabes principales sur les 22 stations fusionnées et classées par Feuillus, Landes, Lisières et Résineux. Les abréviations renvoient aux espèces suivantes : App : Abax parallelepipedus, Ap : Abax parallelus, Am : Amara montivaga, Bd : Bembidium deletum, Cp : Carabus problematicus, Clc : Cicindela campestris, CYc : Cychrus caraboides, La : Limodromus assimilis, Nb : Nebria brevicolis, Nr : Notiophilus rufipes, Ns : Notiophilus substriatus, Pc : Poecilus cupreus, Pmc : Pterostichus macer, Pmd : Pterostichus madidus, Pme : Pterostichus melanarius, Po : Pterostichus ovoideus, Ps : Pterostichus strenuus.

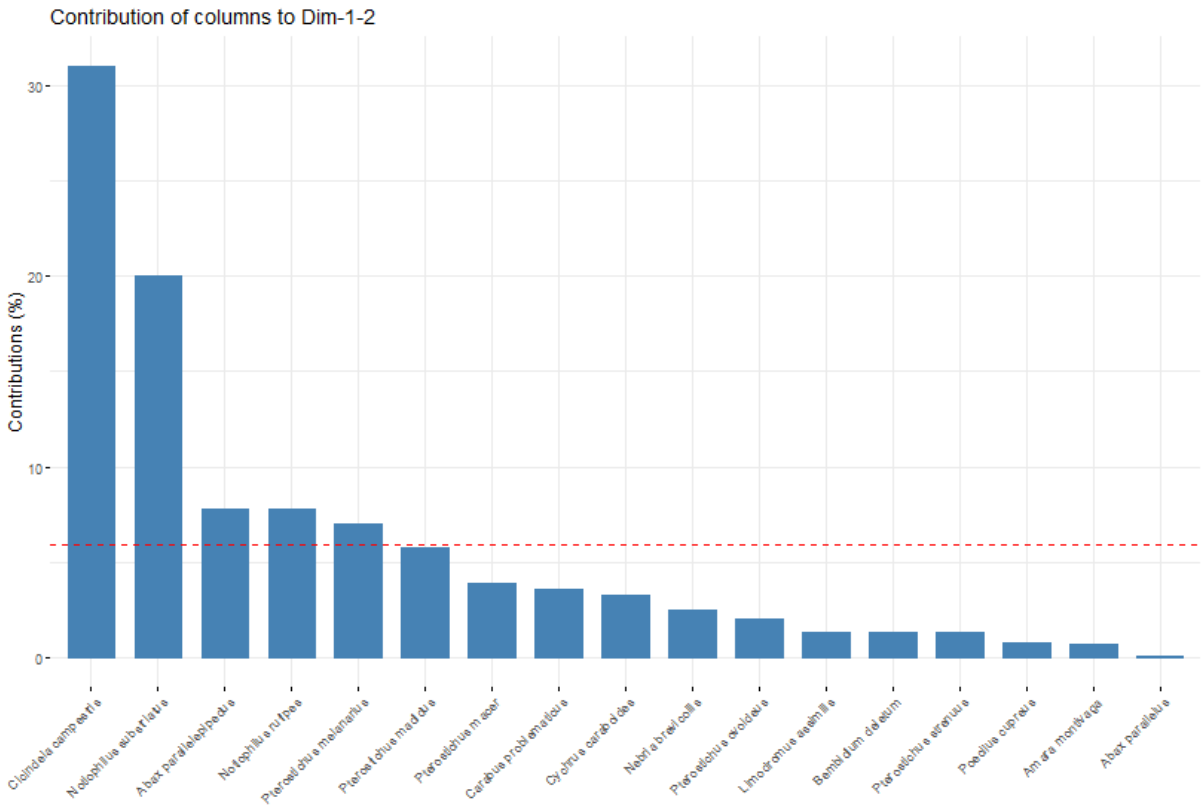


Figure 9 : Histogramme des pourcentages de contribution des espèces carabiques sur les deux premiers axes de l'AFC.

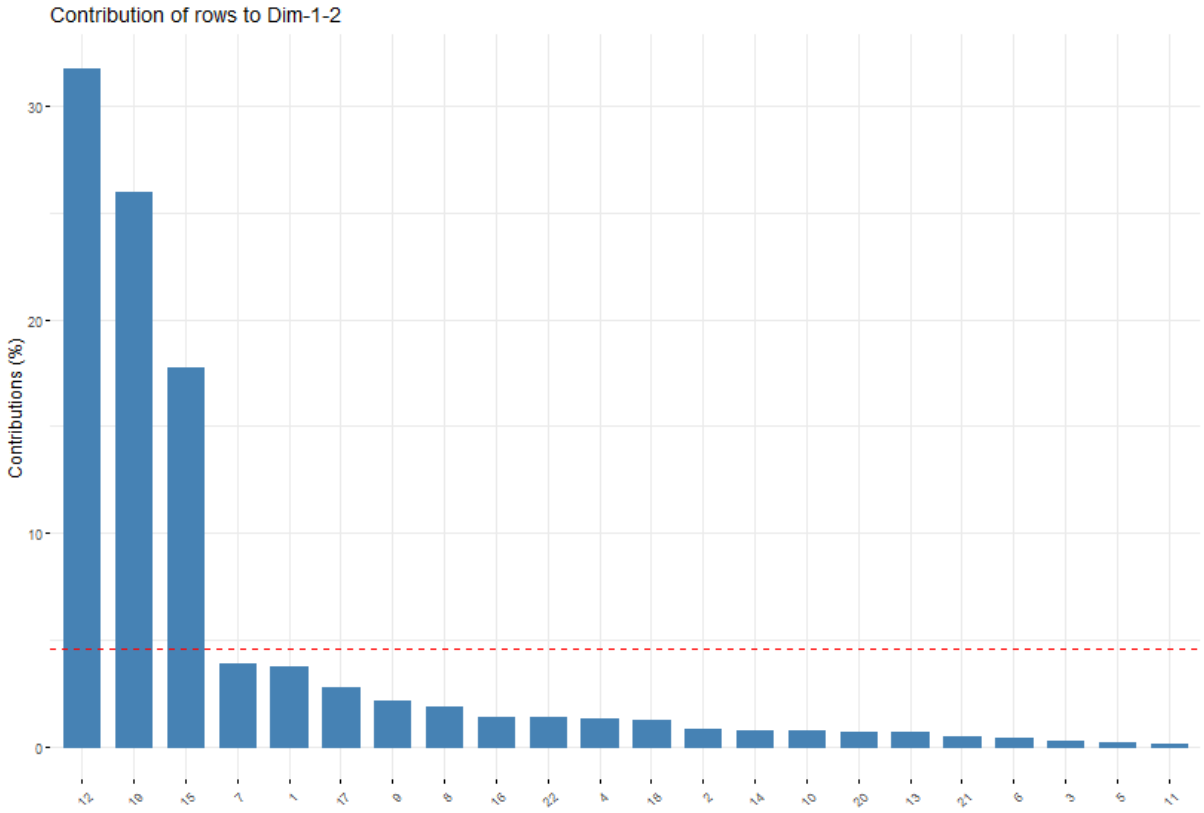


Figure 10 : Histogramme des pourcentages de contribution des sites de capture des espèces carabiques sur les deux premiers axes de l'AFC.

Numéro	Stations
1	Boulaie_fourmilières
2	chênaie_monastère
3	chênaie_pente
4	chênaie_toitures
5	Hêtraie-chênaie_cotébio
6	Hêtraie-chênaie_Transition
7	Hêtraie_cerisiers
8	Hêtraie_Manu
9	Hêtraie_pente
10	Lande_Arbre
11	Lande_BM
12	Lande_Grande
13	Lisière_Multi
14	Lisière_Pavé
15	Lisière_Vallon
16	Pinède_fermée
17	Pinède_fougère
18	Pinède_ouverteDouglas
19	Pinède_parkingDouglas
20	Zonebio_boismort
21	Zonebio_étang
22	Zonebio_humide

Le graphique de l'AFC (Figure 8) laisse entrevoir des tendances intéressantes au niveau de l'habitat. Dans un premier temps, l'axe horizontal représente principalement les landes avec un gradient de fermeture allant de la gauche vers la droite, la lande 12 étant la plus ouverte, puis la 11, puis la 10. Par ailleurs la station 12, la grande lande ouverte, a le meilleur score de contribution sur les deux premiers axes de l'AFC (Figure 10). De même, *C. campestris* qui se retrouve essentiellement en station 12 montre la contribution la plus élevée au sein des carabes sur les deux premiers axes de l'AFC (Figure 9). Ainsi, les stations figurant sur la droite de l'axe 1 avec une inertie de 21.8% sont toutes plus fermées et correspondent à des habitats forestiers. Dans un deuxième temps, la disposition des deux ellipses, trop chevauchantes, ne permet pas de dire avec certitude que l'on observe un gradient vertical feuillus-résineux allant de bas vers le haut le long de l'axe 2 avec une inertie de 18%. Cependant, la description des stations qui a été faite dans ce travail indique bien que la 19 (Pinède_parkingDouglas) et la 15 (Lisière_Vallon), qui ont respectivement la deuxième et troisième meilleure contribution sur les deux premiers axes de l'AFC (Figure 10) des stations échantillonnées, ont des types de sol et une humidité très différente et sont respectivement la station la plus haute et la plus basse représentées sur l'AFC. Et cela se maintient avec une contribution importante de *N. substriatus* qui se retrouve essentiellement en station 19 qui est caractérisée par un podsol et un drainage fort et les espèces *A. parallelepipedus*, *P. melanarius, P. madidus, P. macer* qui étaient les plus retrouvés en stations humides notamment la 15 caractérisée par un gleysol avec un drainage

mauvais. La tendance verticale serait alors plutôt sur un gradient d'humidité de l'habitat plutôt que le type d'essence végétale entre feuillus et résineux.

3.4. L'analyse canonique des correspondances

L'ACC permet de voir les corrélations entre les différentes variables environnementales qui ont été utilisées pour dresser les scores de complexité de l'habitat et les scores finaux eux-mêmes. Le but étant de voir également de voir comment les espèces de carabes de carabes se répartissent en fonction de celles-ci.

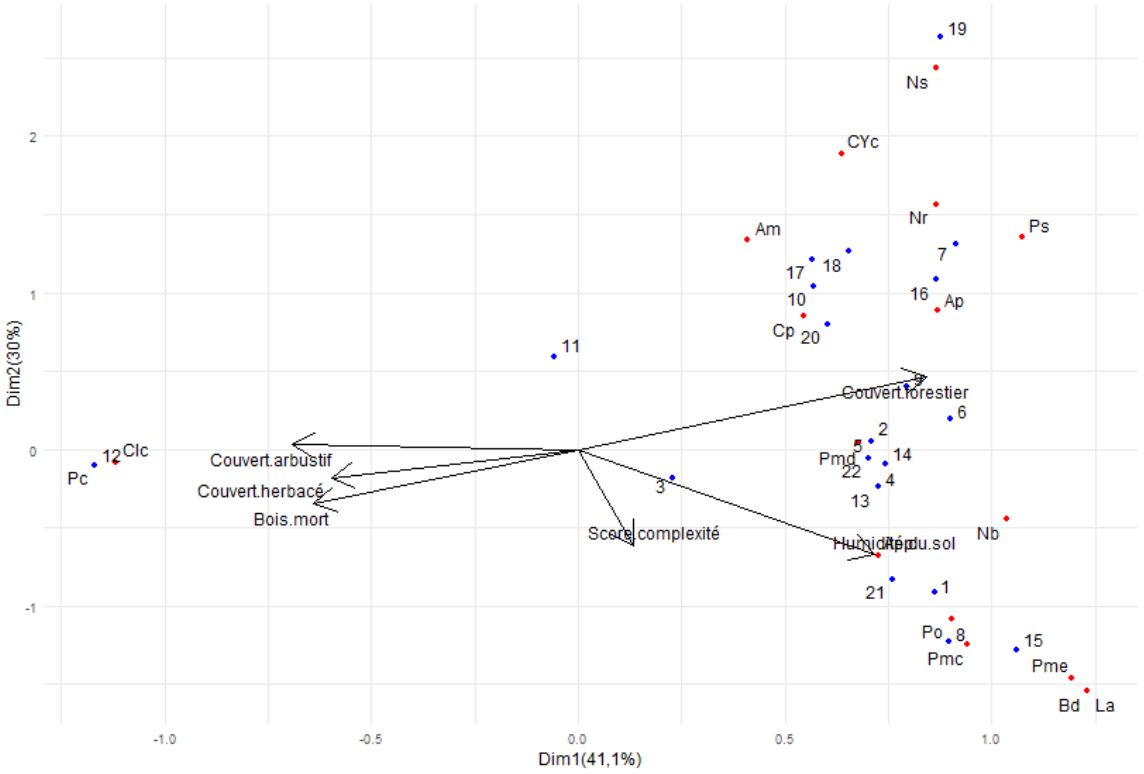


Figure 11 : ACC mettant en relation les espèces principales de carabes avec les variables environnementales selon leur score de complexité et les scores totaux : « Score complexité ». Les abréviations renvoient aux espèces suivantes : App : Abax parallelepipedus, Ap : Abax parallelus, Am : Amara montivaga, Bd : Bembidium deletum, Cp : Carabus problematicus, Clc : Cicindela campestris, CYc : Cychrus caraboides, La : Limodromus assimilis, Nb : Nebria brevicolis, Nr : Notiophilus rufipes, Ns : Notiophilus substriatus, Pc : Poecilus cupreus, Pmc : Pterostichus macer, Pmd : Pterostichus madidus, Pme : Pterostichus melanarius, Po : Pterostichus ovoideus, Ps : Pterostichus strenuus.

Numéro	Stations
1	Boulaie_fourmilières
2	chênaie_monastère
3	chênaie_pente
4	chênaie_toitures
5	Hêtraie-chênaie_cotébio
6	Hêtraie-chênaie_Transition
7	Hêtraie_cerisiers
8	Hêtraie_Manu
9	Hêtraie_pente
10	Lande_Arbre
11	Lande_BM
12	Lande_Grande
13	Lisière_Multi
14	Lisière_Pavé
15	Lisière_Vallon
16	Pinède_fermée
17	Pinède_fougère
18	Pinède_ouverteDouglas
19	Pinède_parkingDouglas
20	Zonebio_boismort
21	Zonebio_étang
22	Zonebio_humide

Le résultat visuel de la Figure 11 montre de façon assez clair une séparation entre les trois variables : Couvert arbustif, Couvert herbacé et Bois mort et les deux variables : Couvert forestier et Humidité du sol le long de l'axe 1 avec une inertie de 41.1% Cela forme deux groupes distincts globalement anti-corrélés où la quasi-totalité de la richesse spécifique de carabes se situe en milieux plus boisées et plus humides. Cependant de nombreuses espèces se situent assez au-dessus du vecteur « Couvert forestier », les rendant difficile à associer avec certitude sur base de ce résultat avec cette variable. Néanmoins les variations de hauteur le long de l'axe 2 des espèces qui seraient le plus associées au couvert forestier comme *C. problematicus*, *Cyc. caraboides*, *A. parallelus*, *P. strenuus*, *A. montivaga*, *N. rufipes* et *N. substriatus* peuvent témoigner de potentielles préférences d'habitats selon l'humidité présente en station. Les espèces associées aux stations plus humides sont beaucoup mieux placées dans le prolongement du vecteur « Humidité du sol ». Parmi les espèces de carabes suivant le plus l'humidité du sol se trouvent : *L. assimilis*, *B. deletum*, *P. melanarius*, *P. macer P. ovoideus*, *A. parallelepipedus*, *N. brevicolis* et *P. madidus*. Le vecteur de l'humidité est par ailleurs bien représenté du fait de sa longueur et conforte l'idée qu'une forme de gradient d'humidité serait présent le long de l'axe 2 avec une inertie de 30%. La distribution des espèces est d'ailleurs quelque peu différente de l'AFC et les espèces situées à droite le long de l'axe 1 sont mieux étalées le long de l'axe 2, comme évoqué plus tôt avec le couvert forestier. Enfin le vecteur du

score global de complexité est assez mal représenté du fait de sa petite taille et ne montre aucune association particulière ni avec des espèces ni avec des stations.

3.5. Modèle linéaire généralisé

Le GLM, ou Generalized Linear Model (Modèle Linéaire Généralisé), est une extension du modèle linéaire classique qui permet de modéliser la relation entre une variable réponse, ici la richesse spécifique de carabes, et des variables explicatives telles que les variables environnementales vues plus tôt dans l'ACC (Figure 9), tout en s'adaptant à des distributions de données non normales et en incluant des relations non linéaires. Dans le cas présent la distribution des données n'est pas normale et se base sur un dénombrement. La famille de distribution adaptée pour réaliser le GLM est donc Poisson.

Tableau 7 : Résultats du test GLM ajusté de l'effet des variables environnementales sur la richesse spécifique des carabes

	Richesse_sp				
Predictors	*Incidence Rate Ratios*	*std. Error*	*CI*	*Statistic*	*p*
(Intercept)	2.24	0.68	1.19 – 3.90	2.68	**0.007**
Couvert arbustif	0.54	0.13	0.34 – 0.86	-2.61	**0.009**
Couvert herbacé	1.24	0.17	0.94 – 1.63	1.58	0.114
Humidité du sol	1.50	0.20	1.16 – 1.95	3.10	**0.002**
Observations	23				
R^2 Nagelkerke	0.754				

Tout d'abord le GLM a été ajusté via la fonction « step(modele_glm) » afin d'obtenir le modèle avec la meilleure AIC possible (Akaike Information Criterion) qui est une mesure de la qualité du modèle, prenant en compte à la fois l'ajustement du modèle et la complexité. Plus l'AIC est faible meilleur est le modèle. C'est pourquoi seules les variables « Couvert arbustif », « Couvert herbacé » et « Humidité du sol » sont retenues dans ce modèle. Le modèle est globalement significatif, et les variables explicatives (Couvert arbustif et Humidité du sol) sont significativement associées à la variable réponse (Richesse_sp). Cependant, la valeur « Statistic = -2.61 » du couvert arbustif indique une association négative entre cette variable et la richesse spécifique, à la différence de l'humidité du sol qui elle est positivement associée à la richesse spécifique. Enfin la variable « Couvert herbacé » n'est pas significative dans ce modèle.

4. Discussion

4.1. Les effets des habitats sur la distribution

Les courbes de raréfaction (Figure 5) montrent des choses très intéressantes sur plusieurs points. Tout d'abord il y a la courbe globale qui montre bien que l'effort d'échantillonnage sur l'ensemble des sessions n'est pas assez fort car le plateau d'accumulation n'est pas atteint. Cependant le fait de séparer la courbe principale selon les différentes stations classées par habitats de feuillus, résineux, lisières et landes montre des choses qui ne seraient pas apparues avec une courbe seule. Ainsi les landes sont les habitats avec la richesse spécifique la plus faible, suivies des stations en résineux, feuillus puis les lisères. Les landes sont un habitat spécifique, ouvert et chaud qui vont dès lors attirer des espèces spécialistes de ce type d'habitat (Ings *et al*, 1999). Parmi les espèces dominantes de carabes, *Cicindela campestris* et *Poecilus cupreus* ont été prélevés uniquement dans la « Lande_Grande » (station 12) qui est totalement ouverte. Cela correspond bien au type d'habitat de ces deux carabes. *Cicindela campestris* : répandue sur les landes et landes ouvertes et sèches. C'est une espèce annuelle, se reproduisant tôt au printemps, les larves habitent des terriers verticaux dans le sol. Au stade adulte, elles prennent leur envol extrêmement facilement. La répartition de l'espèce s'étend dans toute l'Europe jusqu'à Afrique du Nord et Moyen-Orient (Luff, 1998). Les individus *C. campestris* ont été inventoriés en immense majorité en avril avec de très bonnes conditions d'ensoleillement. *Poecilus cupreus* est une espèce trouvable dans des habitats ouverts, modérément secs et chauds tels que les herbes courtes et les champs agricoles. *P. cupreus* est un macroptère reproducteur printanier présent dans toute l'Europe (Luff, 1998). Les caractéristiques écologiques des espèces font sens avec l'habitat dans lequel elles ont été retrouvées. Enfin les landes malgré leur faible richesse spécifique comme présentée en figure 5 n'affichent pas de plateau d'accumulation et leurs positions assez bien discernables sur le graphique de l'AFC (Figure 8) selon un probable gradient d'ouverture du milieu, montre l'importance et l'ajout que peut avoir ce type d'habitat en termes de diversité au sein d'une forêt (Ings *et al*., 1999). Il faut tout de même garder à l'esprit que l'abondance massive de *C. campestris* influence beaucoup le résultat de l'AFC et permet justement d'observer cette tendance. Il est fort probable qu'avec des conditions météorologiques moins bonnes sur la session d'avril, la capture de *C. campestris* aurait été moins bonne et les résultats n'auraient pas affichés les mêmes tendances. Mais le fait de les conserver dans l'analyse offre cette possibilité de voir ce gradient d'ouverture du milieu qui influe sur la distribution des espèces de carabes. Dans les habitats de landes les carabes sont

directement associés à des facteurs pédologiques tels que la teneur en matière organique et l'humidité du sol. Mais également par la proportion de végétation au sol telle que la mousse et *Calluna*, ayant forte influence sur les communautés carabiques. (Ings *et al*., 1999). L'ACC (Figure 11) souligne d'ailleurs une bonne association entre les espèces de la lande ouverte (station 10) sans pour autant que le couvert herbacé ne soit significatif dans l'analyse du GLM (Tableau 7).

Viennent ensuite les stations résineuses qui montrent elles aussi une faible richesse spécifique : 7, mais c'est sans doute la courbe qui tend le plus à se rapprocher d'un plateau d'accumulation (Figure 5) soulignant ainsi que les habitats résineux échantillonnés n'offriraient pas un accueil favorable à une grande diversité d'espèces. Par ailleurs, aucune des stations résineuses n'ont été classées comme habitat de complexité élevée. En effet, les strates végétales sont très souvent monospécifiques et la strate herbacée est absente, hormis dans le cas de la « Pinède_fougère » (station 17). Par ailleurs, ces stations se distinguent mal sur l'AFC (Figure 8) et tendraient plutôt à être des milieux fermés et sec accueillant là aussi davantage des espèces spécialistes que des généralistes. C'est notamment le cas de deux espèces du genre *Notiophilus rufipes* et *substriatus*. *Notiophilus rufipes* est un forestier, que l'on trouve surtout dans la litière d'arbres à feuilles caduques. C'est un macroptère, reproducteur de printemps, avec une distribution assez étendue en Europe continentale (Luff, 1998). *Notiophilus substriatus* va se retrouver sur des sols secs avec une végétation faible ou ouverte. *N. substriatus* est un macroptère reproducteur printanier, présent dans toute l'Europe centrale et méridionale jusqu'en Asie Mineure (Luff, 1998). Bien que *N. rufipes* ne soit pas véritablement un spécialiste des habitats forestiers résineux, les carabes du genre *Notiophilus* sont des prédateurs spécialistes des collemboles et des acariens. La couche de litière en podzol résineux donne lieu à des populations de collemboles plus petites (Kaczmarek, 1997), ce qui faciliterait la capture des proies pour *Notiophilus* qui est un très petit genre de carabe : pas plus de 6mm. Il aurait été dès lors intéressant de prendre en compte l'étude de la quantité et du type de litière de chaque station afin d'avoir une variable supplémentaire qui aurait permis de mieux expliquer la distribution des communautés de carabes.

Les stations de feuillus ont la deuxième meilleure richesse spécifique avec 13 espèces inventoriées mais ne semble pas nécessairement offrir une richesse spécifique maximale attendue nettement supérieure. En effet, après la courbe de raréfaction des habitats résineux, la courbe des habitats feuillus est celle qui se rapproche le plus d'un plateau d'accumulation (Figure 5). Les résultats en AFC (figure 10) et en ACC (Figure 11) suggèrent que ces types

d'habitats ont une meilleure capacité à accueillir des espèces plutôt généralistes, bien que spécialiste de forêt, à l'image de *C. problematicus*, *Cyc. caraboides* qui sont les plus gros individus ayant été piégés. *Carabus problematicus* se retrouve donc de nombreux habitats mais plus généralement dans les prairies, les forêts et les landes. *C. porblematicus* est aptère et se retrouve partout en Europe du Nord et de l'Ouest. C'est un reproducteur de printemps et d'été et peut soit compléter son développement la même année, ou soit les femelles peuvent hiverner une seconde fois pour donner lieu à un cycle de vie biennale. Adulte, il peut vivre plusieurs années, surtout là où le l'espèce est bisannuelle (Luff, 1998). *Cychrus caraboides* est largement répandue et se trouve principalement dans les terres boisées, mais aussi les landes humides et les prairies à des altitudes plus élevées. On le trouve généralement seul, et c'est un prédateur spécialisé de mollusques. *C. caraboides* est un reproducteur d'automne, les larves onisciformes caractéristiques se produisant en automne et en hiver. L'adulte est brachyptère, à élytres fusionnés. Cette espèce est trouvé dans toute l'Europe (Luff, 1998). Il est intéressant de porter attention à ces grandes espèces car se sont de grands prédateurs à leur échelle et permet ainsi, sur base du fonctionnement d'un réseau trophique, de témoigner de la qualité de la forêt via le rôle de bioindicateur de certaines espèces de carabes (*Rainio et al*., 2003). Une station attire tout de même l'attention dans cette étude. Il s'agit de la station 6 (hêtraie-chênaie_sitelles) où aucune espèce carabique n'aura été inventoriée durant l'ensemble des quatre sessions de piégeage. Le fait est que celle-ci se situe entre un vallon humide en contre bas et une pinède fermée au-dessus, ce qui attire plutôt des spécialistes de l'habitats de part et d'autre, en étant plus ou moins « fermée » par la voierie (Annexes 3 et 5). Ce faisant cette station est en quelque sorte isolée et ne permet pas un accès facile aux carabes généralistes.

Enfin les lisières sont de loin le type de stations les plus riches avec 14 espèces échantillonnées, mais le profil de la courbe en figure 5 laisse présager une richesse bien plus grande encore car celle-ci est quasiment à la verticale. La station 15 « Lisière_Vallon » a offert de beaux résultats du fait de sa diversité spécifique la plus élevée de toute les stations. D'après une étude de Magura, 2002, les lisières forestières sont cruciales pour la gestion de la nature, agissant comme des habitats sources favorisant la dispersion et la recolonisation des carabes dans les habitats adjacents après la destruction de l'habitat, soulignant leur importance lors de la succession et de la régénération des habitats perturbés ou encore d'habitat de transition entre des zones ouvertes et fermées. Cette lisière caractérisée par son humidité importante aura effectivement attiré des carabes avec une préférence pour l'humidité selon leurs traits biologiques. Les espèces suivantes ont pu être identifiées : *Bembidium deletum* qui se rencontre dans des situations

humides, plutôt ombragées, souvent dans les bois, généralement à proximité d'un ruissellement d'eau. Comme avec la plupart des *Bembidion*, il est ailé et se reproduit au printemps. La distribution européenne s'étend au sud de la Méditerranée (Luff, 1998). *Limodromus assimilis* qui est fréquemment rencontré dans les environnements forestiers, où il habite sous l'écorce des arbres, parmi la mousse et les feuilles en décomposition. Cette espèce est souvent observée le long des cours d'eau et sur les plages. En général, elle adopte un mode de vie nocturne et se comporte en prédateur envers d'autres animaux. Bien que présente dans toute l'Europe, sa fréquence est moindre dans le sud-ouest du continent (Luff, 1998). *Pterostichus macer* vivant généralement sur argile, dans des habitats allant des marais salants côtiers aux prairies ouvertes, s'abritant pendant la journée dans les fissures du sol. *P. macer* est un reproducteur printanier ailé que l'on trouve dans toute l'Europe orientale et centrale (Luff, 1998). *Pterostichus melanarius* aime les habitats assez ouverts plus ouvert commune les prairies non fondamentales et les champs cultivés, où elle peut souvent être l'espèce dominante. Son cycle de vie est similaire à celui de *P. madidus*. Les individus ailés existent mais seulement très rarement. *P. melanarius* est présent dans toute l'Europe, à l'exception de l'extrême sud. Mais il y a aussi des exceptions comme *Pterostichus madidus* qui n'est pas forcément spécialiste d'habitats humides mais plutôt un généraliste. En effet, l'espèce vit dans presque tous les habitats, mais elle est particulièrement abondante dans les forêts et les jardins, ainsi que dans les prairies sur substrats secs. C'est une espèce sans ailes qui se reproduit en automne, certains adultes hivernant pour se reproduire au printemps/été suivant. À des altitudes plus élevées, tous les adultes hivernent avant de se reproduire, de sorte que leur cycle de vie est biennal. En Europe, *P. madidus* a une aire de répartition nettement occidentale et est rare ou absent dans les pays du centre et de l'est (Luff, 1998). Ces mêmes espèces du genre *Pterostichus* avaient par ailleurs une bonne contribution dans les deux premiers axes de l'AFC (Figure 9 et 10) et une bonne affinité avec l'humidité comme le souligne l'ACC (Figure 11) et la signification positive de cette variable environnementale via le GLM (Tableau 7). Enfin les deux autres stations de lisière n'offrent pas d'aussi bon résultats, probablement dû à un moins bon choix de station où les caractéristiques propres aux lisières les rendant si attrayantes sont peu représentées, notamment le couvert herbacée (Magura, 2002).

4.2. Complexité de l'habitat et généralité

La complexité de l'habitat n'était pas un indicateur significatif de l'explication de la distribution des communautés de carabes. Les courbes de raréfaction (Figure 6) basées sur les individus suggèrent que la richesse en espèces de carabes pourrait être plus élevée dans un habitat de complexité élevée avec le même effort d'échantillonnage mais les écarts-types sont trop importants et l'approche visuelle de la NMDS (Figure 7) et les résultats de l'ACC (Figure 11) montrent qu'il est difficile d'affirmer avec certitude qu'il y a bel et bien un effet de la complexité de l'habitat dans la distribution des espèces de carabes. Il est pourtant prouvé que l'hétérogénéité de la structure dans les habitats complexes peut offrir davantage de niches potentielles pour une faune fonctionnellement diversifiée, soutenant ainsi une gamme plus étendue de réseaux trophiques par rapport aux habitats moins complexes (Lassau *et al*., 2005 et Gobbi *et al*., 2021). Dès lors, il est intéressant de voir quels paramètres ont pu influencer la distribution des espèces de carabes échantillonnées durant cette étude. En effet, l'analyse du modèle GLM (Tableau 7) montre que les préférences d'habitat de la plupart des espèces de carabes piégées peuvent être influencées par diverses caractéristiques de leur environnement. Un lien positif et significatif a été identifié entre la richesse spécifique et l'humidité du sol. De même, le couvert arbustif a montré un lien significatif avec la richesse spécifique mais avait une association négative avec celle-ci. Les variables individuelles de l'habitat semblent avoir plus d'effet clair sur la distribution des communautés de carabes, peut-être en raison de réponses plus spécifiques aux différences d'habitat à une résolution taxonomique plus fine. En effet si l'on met en relation les variables environnementales des habitats tels que décrit en matériel et méthode avec les traits biologiques principaux des espèces majoritaires inventoriées, la distribution des carabes identifiés dans ce travail apparaît comme cohérent. Ainsi les carabes seraient plutôt étroitement influencés par les conditions microclimatiques spécifiques d'un habitat, telles que l'humidité ou encore la température qui n'a pas été étudiée dans ce travail (Poole *et al*., 2002 et Magura *et al*., 2003). Ings *et al*., 1999 également le fait que l'homogénéité du microclimat au sein d'un habitat conduirait vers la diminution du nombre d'espèces. Ce qui, ramené au concept de complexité de l'habitat, ferait sens puisqu'un habitat plus complexe se traduit par une forme d'hétérogénie amenant ainsi avec elle la possibilité d'avoir des microclimats plus abondants et attrayant pour la faune carabique (Gobbi *et al*., 2021).

4.3. Limites de l'étude et perspectives

Bien que certains résultats de l'étude révèlent de bonnes choses en termes de diversité carabique et de qualité d'habitats, la complexité de ces derniers n'a pas su montrer une véritable signification quand bien même elle peut se deviner. Il serait dès lors judicieux d'alimenter la création d'un score de complexité avec des variables supplémentaires afin d'être davantage représentatif de la complexité réelle. Le type et la quantité de litière, ainsi qu'une meilleure analyse de tout débris pouvant servir de refuge à des carabes comme le bois mort qui a été utilisé ici, des souches, des pierres ou encore des crevasses présentes dans le sol, sont des éléments physiques de l'habitats pouvant avoir une réelle importance pour les carabes (Lassau *et al*., 2005 et Ings *et al*., 1999). Des mesures de températures sont aussi envisageables et apporteraient une fois de plus une variable de poids dans ce type de travail (Poole *et al*., 2002 et Magura *et al*., 2003). Pour revenir à quelque chose d'essentiel dans un travail de collecte, les courbes de raréfaction montrent bel et bien un manque d'effort d'échantillonnage et donc un manque de représentativité réelle de la richesse carabique à travers le bois de Lauzelle. L'ajout d'un troisième ptifall trap par station aurait déjà pu combler une partie de cette lacune et pourrait en plus augmenter la significativité des résultats. Enfin, dans le cadre d'une étude future sur ce sujet, il serait fort intéressant de se concentrer sur l'aspect de gradient d'humidité et donc de choisir les stations à échantillonner en conséquence. En effet, c'est la variable environnementale ayant montre le plus de chose avec l'effet d'ouverture et de fermeture du milieu via l'ajout de stations en landes de callune ouvertes. En termes de gestion forestière, il y a un fort intérêt pour l'avenir à maintenir les milieux ouverts telles que les landes (Ings et al., 1999) afin de continuer d'attirer les espèces qui en ont besoin pour leur cycle de vie, mais aussi de mettre en place des lisères avec une structure complète où la strate herbacée jouerait un rôle attrayant pour la faune carabique et autre. Cela permettra par ailleurs d'assurer un rôle d'habitat de frontière et de transition entre milieux ouverts et fermés (Magura, 2002).

5. Conclusion

En conclusion, l'étude révèle que l'hypothèse attribuant à la complexité de l'habitat une amélioration de la diversité des carabes n'est pas étayée par les résultats obtenus. Les courbes de raréfaction signalent un déficit d'effort d'échantillonnage, mais les espèces inventoriées sont bien typées des sites échantillonnés au sein du bois de Lauzelle, et l'ajout d'espèces n'aurait porté essentiellement que sur des espèces rares. En détaillant les habitats spécifiques tels que les landes, les stations résineuses, les stations de feuillus et les lisières, on observe une variation de la richesse spécifique, mais la complexité globale de l'habitat ne semble pas émerger comme un facteur déterminant.

Les résultats suggèrent plutôt que les carabes sont influencés par des caractéristiques microclimatiques spécifiques, comme l'humidité du sol pouvant être influencées par l'ouverture du milieu. Par exemple, les landes, bien que présentant une faible richesse spécifique, jouent un rôle important en termes de diversité, soulignant l'importance de prendre en compte des habitats spécifiques ouverts au sein de la forêt. Des résultats faisant donc échos à ce qui avait déjà été observé lors du mémoire de 1981 par Anne Nedergedaelt où les biotopes exerçaient bien une influence sur les communautés de carabes.

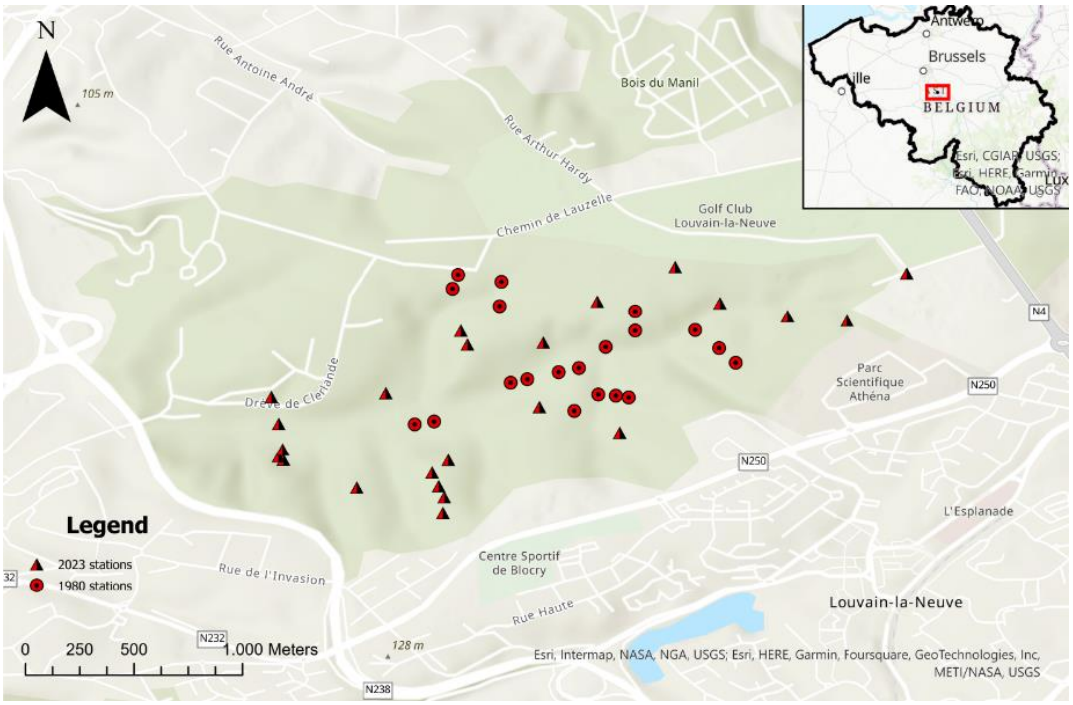
Les limites de l'étude comprennent un défaut d'effort d'échantillonnage, mettant en évidence la nécessité d'ajouter des variables telles que la quantité de litière, la température, et d'autres éléments physiques de l'habitat pour une compréhension plus complète de la complexité. Les perspectives pourraient se concentrer sur un gradient d'humidité plus précis, et l'ajout d'un troisième piège par station afin d'améliorer la significativité des résultats.

Pour ce qui est de la gestion forestière dans le bois de Lauzelle, il y a un fort intérêt du fait des résultats qui ont été présentés dans ce travail ainsi que les dires de la littérature de conserver des milieux ouverts tels que les landes et de mettre en place des projets d'aménagement des lisières pour maximiser leur capacité d'accueille ainsi que de favoriser leur rôle d'habitat de transition entre espèces de prairies et de forêt.

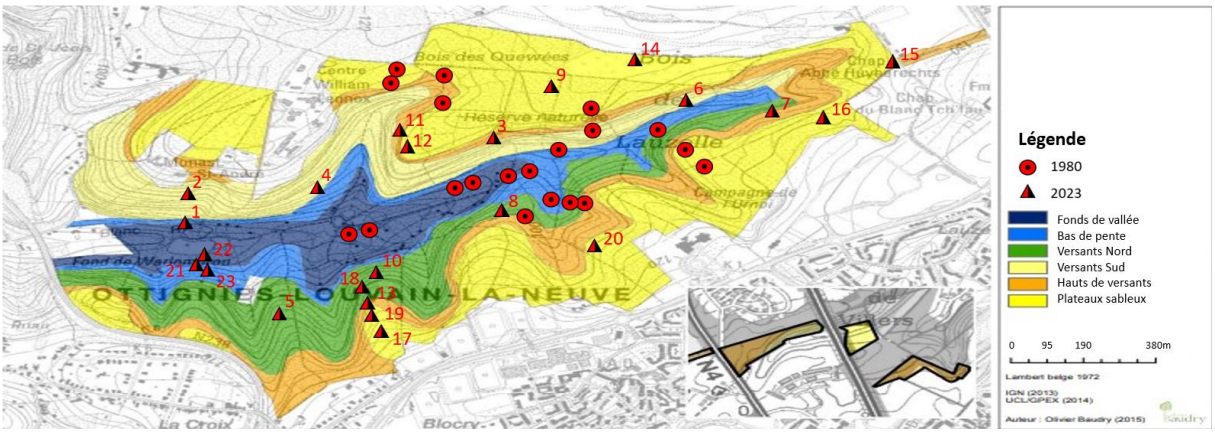
En résumé, bien que la complexité de l'habitat n'ait pas émergé comme un déterminant majeur de la diversité des carabes, l'étude souligne l'importance de prendre en compte des caractéristiques spécifiques des habitats pour comprendre la distribution des communautés de carabes au sein du bois de Lauzelle.

Annexe

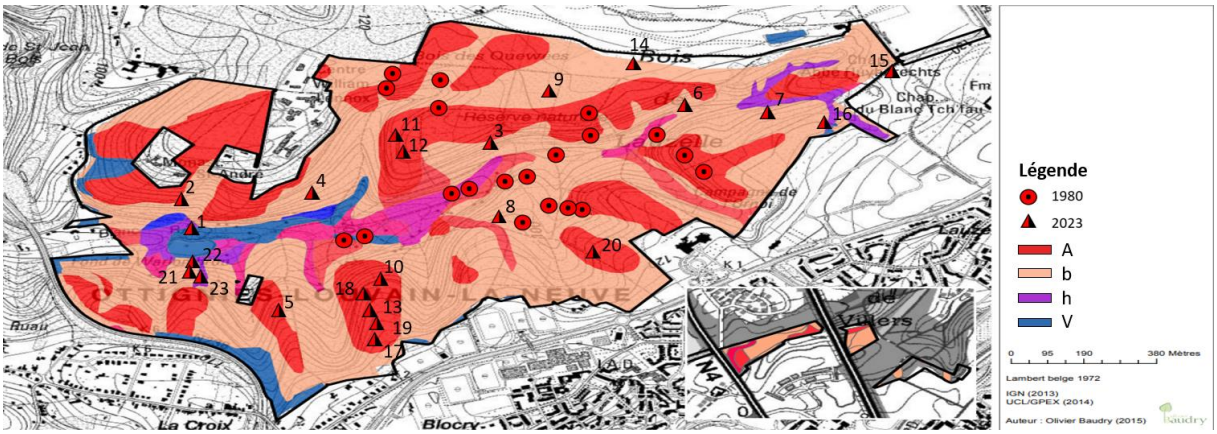
Annexe 1: Photographie réalisée par mes soins de Carabus auratus



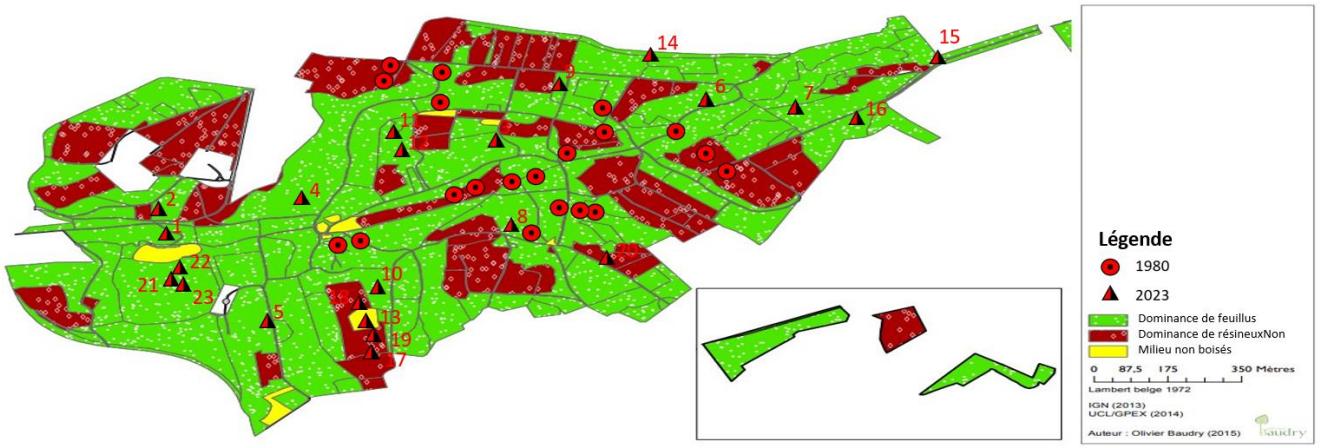
Annexe 2: Carte simple des positions des pièges



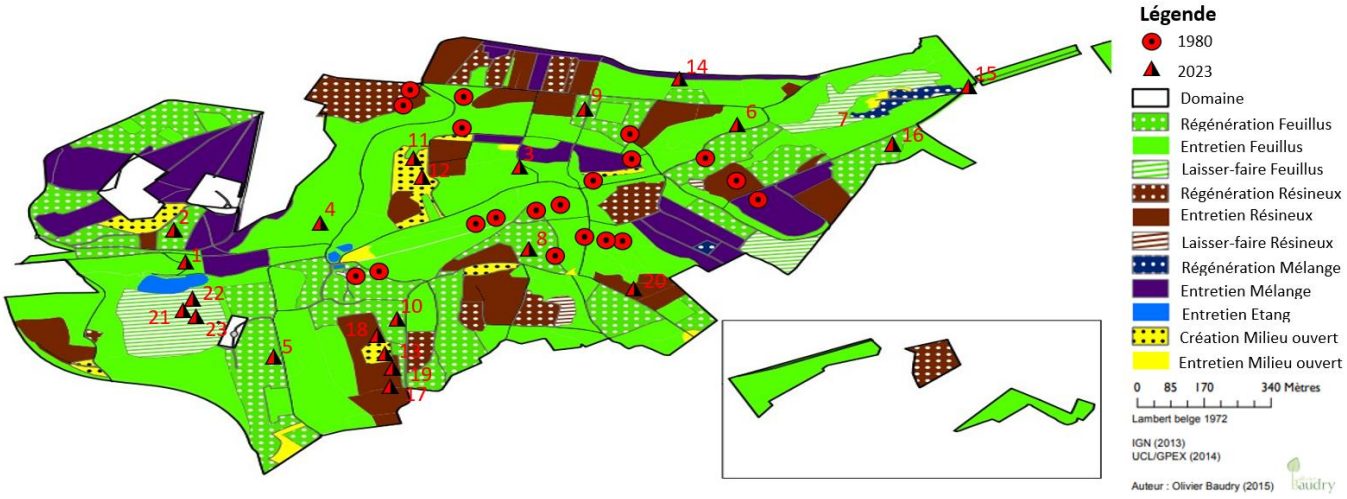
Annexe 3: Carte des stations du bois



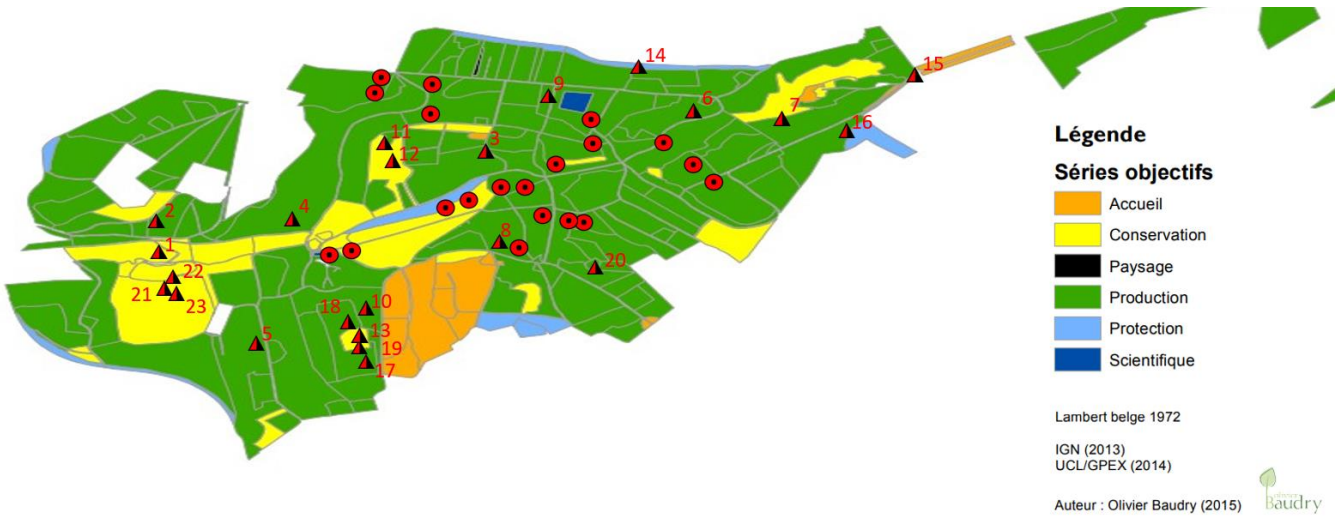
Annexe 4: Carte du drainage du sol



Annexe 5: Cartes des strates



Annexe 6: Carte des parcelles de régénération



Annexe 7: Carte d'objectifs du bois

Bibliographie

Amori, G., Mazzei, A., Storino, P., Urso, S., Luzzi, G., Aloise, G., Gangale, C., Ouzounov, D., Luiselli, L., Pizzolotto, R., Brandmayr, P., 2021. Forest management and conservation of faunal diversity in Italy: a review. Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 155, 1226–1239. https://doi.org/10.1080/11263504.2021.2013334

Barsoum, N., Fuller, L., Ashwood, F., Reed, K., Bonnet-Lebrun, A.-S., Leung, F., 2014. Ground-dwelling spider (Araneae) and carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) community assemblages in mixed and monoculture stands of oak (Quercus robur L./Quercus petraea (Matt.) Liebl.) and Scots pine (Pinus sylvestris L.). Forest Ecology and Management 321, 29–41. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.063

Boivin, G., Hance, T., Brodeur, J., 2012. Aphid parasitoids in biological control. Can. J. Plant Sci. 92, 1–12. https://doi.org/10.4141/cjps2011-045

Bravo-Oviedo, A., 2018. Dynamics, silviculture and management of mixed forests. Springer Berlin Heidelberg, New York, NY.

Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H., Ammer, C., Andenmatten, E., Barbati, A., Barreiro, S., Brang, P., Bravo, F., Coll, L., Corona, P., Den Ouden, J., Ducey, M.J., Forrester, D.I., Giergiczny, M., Jacobsen, J.B., Lesinski, J., Löf, M., Mason, W.L., Matovic, B., Metslaid, M., Morneau, F., Motiejunaite, J., O'Reilly, C., Pach, M., Ponette, Q., Del Rio, M., Short, I., Skovsgaard, J.P., Soliño, M., Spathelf, P., Sterba, H., Stojanovic, D., Strelcova, K., Svoboda, M., Verheyen, K., Von Lüpke, N., Zlatanov, T., 2014. European Mixed Forests: definition and research perspectives. Forest Syst 23, 518. https://doi.org/10.5424/fs/2014233-06256

Coops, N.C., Catling, P.C., 1997. Utilising Airborne Multispectral Videography to Predict Habitat Complexity in Eucalypt Forests for Wildlife Management *Further information about this research can be found on the World Wide Web at http://www.ffp.csiro.au/nfm/mdq/. Wildl. Res. 24, 691–702. https://doi.org/10.1071/wr96099

Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, M., Luff, M.L., Maelfait, J.-P., 2010. Carabid Beetles., Series Entomologica. Springer Netherlands, Dordrecht.

Diwo-Allain, S. et Bout, A., 2004. *Impact des aménagements paysagers et des techniques culturales sur les carabes, auxiliaires de cultures*. CRITT INOPHYT.

Dufrêne, Marc et Desender, Konjev. L'érosion de la biodiversité : les carabides. Etat de l'Environnement wallon. 2006

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. Nat Commun 4, 1340. https://doi.org/10.1038/ncomms2328

Gobbi, M., Armanini, M., Boscolo, T., Chirichella, R., Lencioni, V., Ornaghi, S., Mustoni, A., 2021. Habitat and Landform Types Drive the Distribution of Carabid Beetles at High Altitudes. Diversity 13, 142. https://doi.org/10.3390/d13040142

Harvey, J.A., Tougeron, K., Gols, R., Heinen, R., Abarca, M., Abram, P.K., Basset, Y., Berg, M., Boggs, C., Brodeur, J., Cardoso, P., De Boer, J.G., De Snoo, G.R., Deacon, C., Dell, J.E., Desneux, N., Dillon, M.E., Duffy, G.A., Dyer, L.A., Ellers, J., Espíndola, A., Fordyce, J., Forister, M.L., Fukushima, C., Gage, M.J.G., García-Robledo, C., Gely, C., Gobbi, M., Hallmann, C., Hance, T., Harte, J., Hochkirch, A., Hof, C., Hoffmann, A.A., Kingsolver, J.G., Lamarre, G.P.A., Laurance, W.F., Lavandero, B., Leather, S.R., Lehmann, P., Le Lann, C., López-Uribe, M.M., Ma, C., Ma, G., Moiroux, J., Monticelli, L., Nice, C., Ode, P.J., Pincebourde, S., Ripple, W.J., Rowe, M., Samways, M.J., Sentis, A., Shah, A.A., Stork, N., Terblanche, J.S., Thakur, M.P., Thomas, M.B., Tylianakis, J.M., Van Baaren, J., Van De Pol, M., Van Der Putten, W.H., Van Dyck, H., Verberk, W.C.E.P., Wagner, D.L., Weisser, W.W., Wetzel, W.C., Woods, H.A., Wyckhuys, K.A.G., Chown, S.L., 2023. Scientists' warning on climate change and insects. Ecological Monographs 93, e1553. https://doi.org/10.1002/ecm.1553

Ings, T.C., Hartley, S.E., 1999. The effect of habitat structure on carabid communities during the regeneration of a native Scottish forest. Forest Ecology and Management 119, 123–136. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00517-9

Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecology Letters 10, 835–848. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x

Jouveau, S., Toïgo, M., Giffard, B., Castagneyrol, B., Van Halder, I., Vétillard, F., Jactel, H., 2020. Carabid activity-density increases with forest vegetation diversity at different spatial scales. Insect Conserv Diversity 13, 36–46. https://doi.org/10.1111/icad.12372

Kaczmarek, M., 1977. Comparison of the Role of Collembola in Different Habitats. Ecological Bulletins 64–74.

Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R., 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. Eur J Forest Res 127, 89–101. https://doi.org/10.1007/s10342-007-0186-2

Kotze, D.J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M., Lovei, G., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzoloto, R., Saska, P., Schwerk, A., Serrano, J., Szyszko, J., Taboada Palomares, A., Turin, H., Venn, S., Vermeulen, R., Zetto Brandmayr, T., 2011. Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. ZK 100, 55–148. https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1523

Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture : a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. Agriculture, Ecosystems & Environment 74, 187–228. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00037-7

Labruyère, S, Bohan, D, Trichard, A, Biju-Duval, L, Ricci, B et Petit, S., 2014. Influence du colza et des prairies à différentes échelles spatiales sur l'abondance des carabes prédateurs de graines d'adventices. (hal-02741629).

Lassau, S.A., Hochuli, D.F., Cassis, G., Reid, C.A.M., 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? Diversity and Distributions 11, 73–82. https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00124.x

Loreau, M., 1984. Les niches écologiques des Carabides en milieu forestier I. Composantes spatio-temporelles. barb 70, 333–379. https://doi.org/10.3406/barb.1984.72342

Lövei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. Ecology and Behavior of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). Annu. Rev. Entomol. 41, 231–256. https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001311

Magura, T., 2002. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. Forest Ecology and Management 157, 23–37. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00654-X

Magura, T., Ködöböcz, V., Tóthmérész, B., 2001. Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. Journal of Biogeography 28, 129–138. https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00534.x

Magura, T., Tóthmérész, B., Elek, Z., 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. Biodiversity and Conservation 12, 73–85. https://doi.org/10.1023/A:1021289509500

Marrec, R., Le Roux, V., Martin, L., Lenoir, J., Brunet, J., Cousins, S.A.O., De Smedt, P., Deconchat, M., Diekmann, M., Ehrmann, S., Gallet-Moron, E., Giffard, B., Liira, J., Lindgren, J., Valdes, A., Verheyen, K., Wulf, M., Decocq, G., 2021. Multiscale drivers of carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in small European woodlands. Global Ecol. Biogeogr. 30, 165–182. https://doi.org/10.1111/geb.13208

Matalin, A.V., 2007. Typology of life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Western Palaearctic. Entmol. Rev. 87, 947–972. https://doi.org/10.1134/S0013873807080027

Nedergadaelt, A., 1981. Etude des taxocénoses de carabides du bois de Lauzelle (Mémoire). Université Catholique de Louvain.

Niemelä, J., Koivula, M., Kotze, D.J., 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. J Insect Conserv 11, 5–18. https://doi.org/10.1007/s10841-006-9014-0

Oxbrough, A., French, V., Irwin, S., Kelly, T.C., Smiddy, P., O'Halloran, J., 2012. Can mixed species stands enhance arthropod diversity in plantation forests? Forest Ecology and Management 270, 11–18. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.006

Peipoch, M., Brauns, M., Hauer, F.R., Weitere, M., Valett, H.M., 2015. Ecological Simplification: Human Influences on Riverscape Complexity. BioScience 65, 1057–1065. https://doi.org/10.1093/biosci/biv120

Poole, A., Gormally, M., Sheehy Skeffington, M., 2003. The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland. Forest Ecology and Management 177, 207–220. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00442-5

Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. Forest Ecology and Management 327, 251–264. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.027

Rainio, J., Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. Biodiversity and Conservation 12, 487–506. https://doi.org/10.1023/A:1022412617568

Riley, K.N., Browne, R.A., 2011. Changes in ground beetle diversity and community composition in age structured forests (Coleoptera, Carabidae). Zookeys 601–621. https://doi.org/10.3897/zookeys.147.2102

Shashkov, M., Alexeev, S., Ivanova, N., 2020. Communities of ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in broad-leaved forests of protected and urban areas of the Kaluga Oblast (European Russia). BDJ 8, e58688. https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e58688

Skłodowski, J., 2023. Leaving windthrown stands unsalvaged as a management practice for facilitating late-successional carabid assemblages. Eur J Forest Res 142, 427–442. https://doi.org/10.1007/s10342-023-01532-5

Sobek, S., Steffan-Dewenter, I., Scherber, C., Tscharntke, T., 2009. Spatiotemporal changes of beetle communities across a tree diversity gradient. Diversity and Distributions 15, 660–670. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00570.x

Warnaffe, G.D.B.D., Dufrêne, M., 2004. To what extent can management variables explain species assemblages? A study of carabid beetles in forests. Ecography 27, 701–714. https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03880.x

Wehnert, A., Wagner, S., Huth, F., 2021. Effects of Pure and Mixed Pine and Oak Forest Stands on Carabid Beetles. Diversity 13, 127. https://doi.org/10.3390/d13030127

Western, D., 2001. Human-modified ecosystems and future evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 98, 5458–5465. https://doi.org/10.1073/pnas.101093598

Sites internet et documents pdf :

219 - Bois de Lauzelle | Rechercher un site intéressant ou protégé | Sites | La biodiversité en Wallonie, Disponible à l'adresse : http://biodiversite.wallonie.be/fr/219-bois-de-lauzelle.html?IDD=251659334&IDC=1881

Baudry, O. (2015-2035). Bois de Lauzelle plan d'aménagement.ucl – service de gestion du patrimoine – espaces extérieurs place de l'université 1 – B-1348 Louvain-La-Neuve.

Ground Beetle Life Cycle. Disponible à l'adresse : https://www.exploringnature.org/db/view/Ground-Beetle-Life-Cycle
Guide pour la description des sols - - Denis Baize, Bernard Jabiol (EAN13 : 9782759216277) | Librairie Quae : des livres au coeur des sciences [WWW Document], 2021. . Librairie Quae. URL https://www.quae.com/produit/1059/9782759216277/guide-pour-la-description-des-sols(accessed 12.15.23).

https://uw.pressbooks.pub/appliedmultivariatestatistics/chapter/nmds/

https://www.fichierecologique.be/resources/LCNSW_V2.pdf

J. Trautner, K. Geigenmueller. 1987. Illustrated Key Cicindelidae and Carabidae Europe. Disponible à l'adresse : https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/illkey87.htm

La déforestation et la dégradation des forêts continuent. Disponible à l'adresse : https://www.fao.org/3/cb9360fr/online/src/html/deforestation-land-degradation.html

Les carabes - Cycle de vie et reproduction [WWW Document], n.d. URL https://www.supagro.fr/ress-pepites/carabes/co/5_Cycledevie.html (accessed 12.15.23).

Luff, M L. 1998. Provision al atlas of tbe g round beetles (Coleop tera, Carabidae) of Britain . Hu ntingd on : Biological Records Centre. https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/8106/1/Ground_Beetles.pdf

Processus écologiques - Biologie des Carabes. Disponible à l'adresse : https://www.supagro.fr/ress-pepites/processusecologiques/co/2_Biologie.html

REQUIER, Fabrice et DANGLES, Olivier, 2020. Les insectes, ces super-héros. *The Conversation*. Disponible à l'adresse : http://theconversation.com/les-insectes-ces-super-heros-148956

Roger J.L., Jambon, O., Bouger, G., 2010. Clé de détermination des Carabidae des paysages agricoles du nord-ouest de la France. Edt. INRAE, Rennes

TENAILLEAU, Mickaël, DOR, Charlotte et MAILLET-MEZERAY, Julie, 2011. *Synthèse bibliographique sur l'écologie des Carabidae*. ARVALIS. Disponible à l'adresse : https://rd-agri.fr/external_data/arvalis/BDC_110831_ETUD_CasdarEntomophagesSyntheseBiblioCarabidae.pdf