

Faculté des bioingénieurs

Structure forestière et communautés de coléoptères dans les forêts wallonnes en libre évolution

Apport de la télédétection LiDAR à l'établissement d'un état de référence (T0) des Réserves Biologiques Intégrales du Parc National de l'Entre-Sambre-et-Meuse

Auteur : Decamps Arthur

Promoteur·ices : Pairon Marie et Bourdouxhe Axel

Lecteurs : Bastin Jean-François Et Van Dyck Hans

Année académique 2025-2026

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de Bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels

Remerciements

Tout d'abord, je souhaite remercier mes promoteur-rices, qui ont pris du temps afin de répondre à bon nombre de mes interrogations et lors de leur relecture, riche en commentaires. Je remercie Marie Pairon pour le sujet proposé et Axel Bourdouxhe pour m'avoir intégré à ce projet.

Ce mémoire n'aurait pas été possible sans l'appui de l'équipe « Biodiversité, écosystème et paysage » de l'université de « Gembloux Agro-bio-tech ». Je remercie particulièrement Steels Sébastien pour les journées sur le terrain que nous avons passées et Colens Lucie, avec qui j'ai passé une bonne partie de mon été au laboratoire à identifier des insectes (pas que) plus ou moins gros.

Je remercie également l'ensemble de mes amis universitaires, qui à travers les interours, les réunions de projet ou bien les activités extra-académiques (IAAS et la Centrale), m'ont permis de rendre ces 6 années de cursus pleines d'émotions, de rires mais aussi de pleurs. Elles et ils se reconnaîtront. Adeline, Charlotte et Laure resteront de très belles découvertes de ce master, étant à l'écoute dans les moments de doutes et toujours là pour se rassurer mutuellement.

La rédaction de ce mémoire, je le dois également à mes parents, qui m'ont permis d'entamer ces études de bioingénierie et m'ont soutenu quoi qu'il en coûte pour les terminer. À mon frère également qui mine de rien, me soutenait au fond lorsque je rentrais le weekend.

Je remercie aussi la « Roddelbende » et mes copains scouts qui sont devenus plus que ça au fil des années. Marion aussi pour la patience que tu peux avoir avec moi et les aventures vécues.

Ma passion pour la nature, la faune et la flore ne date pas d'hier, j'ai toujours eu un attrait pour les phénomènes écologiques ou les petites bêtes qui peuplent nos contrées. La passion pour le jardinage de mes parents ou encore mon parcours au sein des mouvements de jeunesse depuis ma plus tendre enfance, n'y sont pas pour rien. La volonté d'un changement de paradigme de notre génération est un plus qui m'a poussé dans cette voie et j'en suis convaincu permettra de grandes choses dans le futur.

Et enfin merci à cette ville de Louvain-la-Neuve, où beaucoup de choses ont pris place, beaucoup de belles rencontres ont été faites. Je ne l'oublierai pas de sitôt. MERCI.

Contribution personnelle

	Decamps Arthur	Autres contributeur-riche	Intelligence Artificielle
Conceptualisation	X	M. P. A. B.	/
Méthodologie	X	A.B. et l'équipe de Gembloux	X (méthodes d'analyse)
Investigation	X	Équipe de Gembloux et stagiaires	/
Analyse formelle	X	Ecofirst Équipe de Agro bio-tech Gembloux	X
Validation	X	/	X
Rédaction- version originale	X	/	/
Rédaction – révision et édition	X	A.B. M.P.	X
Visualisation	X	/	X
Supervision	/	A.B. M.P.	/

M. P : Marie Pairon

A. B : Axel Bourdouxhe

IA : L'intelligence artificielle a été utilisée dans ce mémoire de façon intelligente avec une vérification assidue. Ce mémoire est donc un travail que j'ai effectué.

Le logiciel utilisé est Claude. Il fut en partie utilisé pour la reformulation en général de phrases et paragraphes pour les fluidifier ainsi que les transitions entre ces derniers. Il a surtout servi à la création du code R nécessaire aux analyses et les modifications qu'il fallait y apporter sous forme de questions réponses et réflexion provenant de ma part ou pour obtenir des figures cohérentes mais également comme aide à la documentation de codage. Enfin, il a été utilisé également comme correcteur grammatical et orthographique.

Le logiciel de traduction Deepl a été utilisé lors de difficultés de compréhension de texte en langue étrangère.

Les autres contributeurs principaux sont des personnes de l'équipe de Gembloux Agro-bio-tech qui m'ont aidé à la collecte de données.

Les données Lidar et IBP n'ont pas été élaborées et synthétisées par moi-même, j'ai reçu les données nettoyées.

Table des matières

.....	i
Remerciements	iii
Contribution personnelle	iv
Table des abréviations.....	vi
Table des définitions	vii
Table des figures	viii
Table des tableaux	xi
1. Introduction	1
1.1. Grands phénomènes planétaires	1
1.2. Les forêts tempérées européennes	1
1.3. La libre évolution comme réponse	3
Le concept de libre évolution	3
Évolution des politiques de protection forestière	3
Nuances et limites de la libre évolution	4
1.4. Indicateurs structurels et biologiques de la naturalité forestière	5
Indicateurs structurels de naturalité et de maturité forestière	5
L'Indice de Biodiversité Potentiel comme indicateur agrégateur de naturalité	6
Les organismes saproxyliques comme indicateurs biologiques de la naturalité forestière ...	7
1.5. Pourquoi étudier les saproxyliques et les indices de naturalité	8
Lien entre structure forestière et communautés saproxyliques.....	8
Réponse des communautés saproxyliques à la structure forestière.....	9
Argumentaire pour étudier les saproxyliques dans le contexte des RBI	9
1.6. Apports des technologies LiDAR à l'étude des structures forestières	10
Principe et fonctionnement de la télédétection LiDAR	10
Pertinence du LiDAR pour mesurer les caractéristiques structurelles forestières	11
Bois mort : des approches indirectes prometteuses mais limitées	11
Intégration du LiDAR dans l'analyse de l'habitat des saproxyliques	12
2. Objectifs et schéma conceptuel de l'étude.....	13
Schéma conceptuel	14
3. Matériels et Méthode.....	15
3.1. Design expérimental et sélection des placettes.....	15
3.2. Acquisition des données entomologiques.....	17
3.3. Acquisition et traitement des données de terrain et LiDAR	19

3.4.	Analyses statistiques	23
4.	Résultats	26
4.1	Préparation des données et indices de diversité	27
4.2.	État T0 de la mise en RBI sur la structure forestière	27
4.3.	État T0 de la mise en RBI sur diversité/abondance/composition des communautés de coléoptères.....	30
4.4.	Facteurs LiDAR les plus explicatifs de la diversité/ abondance/ composition des communautés.....	33
4.5	Pouvoir explicatif comparé du LiDAR, des variables topo/hydro et de l'IBP	41
5.	Discussion	42
5.1	État initial des peuplements et absence de différenciation Réserves Biologique Intégrales/Contrôles.	42
5.2	Facteurs structuraux LiDAR explicatifs des communautés	45
5.3	LiDAR vs topo/hydro vs IBP : complémentarité des approches	47
6.	Perspectives et Limites	49
6.1.	Bilan.....	49
6.2.	Limites	49
6.3.	Perspectives	51
7.	Bibliographie.....	52
8.	Annexes.....	65
	Abstract	86

Table des abréviations

- **ACP** : Analyse en composantes principales
- **ENL** : *Effective Number of Layers* (Nombre effectif de strates)
- **IBP** : Indice de biodiversité potentielle
- **IND** : Individus
- **IPBES** : *Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*
- **LiDAR** : *Light Detection and Ranging*
- **MLG** : Matières ligneuses grossières
- **NMDS** : *Non-Metric Multidimensional Scaling* (Échelle multidimensionnelle non métrique)
- **PNESEM** : Parc national de l'Entre-Sambre-et-Meuse
- **PN** : parc national
- **RBI** : Réserves biologiques intégrales
- **RDA** : *Redundancy Analysis* (Analyse de redondance)
- **TWI** : *Topographic Wetness Index* (Indice topographique de mouillure)
- **Topo/hydro** : Données topographiques et hydrographiques.

Table des définitions

- **Abondance** : nombre total d'individus recensés au sein d'une communauté ou d'une placette, pour une ou plusieurs espèces. Elle constitue une mesure quantitative brute de la densité biologique, indépendante du nombre d'espèces présentes.
- **Diversité Alpha** : mesure de la diversité biologique à l'échelle locale, c'est-à-dire au sein d'un habitat ou d'un site donné. Elle intègre à la fois le nombre d'espèces présentes et leur abondance relative au sein d'une communauté.
- **Diversité Beta** : mesure de la variation de composition spécifique entre différents habitats ou sites. Elle traduit le taux de remplacement des espèces d'un milieu à un autre et renseigne sur l'hétérogénéité écologique d'un paysage.
- **Diversité Gamma** : diversité totale observée à l'échelle régionale ou paysagère, intégrant l'ensemble des espèces présentes dans plusieurs habitats ou communautés d'un territoire donné.
- **Composition** : identité et abondance relative des espèces constituant une communauté. Elle décrit la structure qualitative de l'assemblage (quelles espèces sont présentes et en quelle proportion) et se distingue de la diversité alpha, qui agrège ces informations en un indice synthétique, et de l'abondance, qui n'en retient que l'effectif total.
- **Forêts anciennes** : forêts occupant un sol resté continuellement boisé depuis une longue période historique, généralement depuis plusieurs siècles, sans conversion durable en usage agricole ou urbain.
- **Forêts primaires** : écosystèmes forestiers n'ayant subi aucune ou très peu de perturbations anthropiques directes, où les processus écologiques naturels se maintiennent sans exploitation forestière significative.
Forêt en libre évolution : écosystème forestier dans lequel l'intervention humaine est absente ou limitée au strict minimum afin de laisser agir librement les processus naturels (croissance, mortalité, régénération, perturbations naturelles). Ce mode de gestion vise à restaurer ou maintenir la naturalité des forêts.
- **MLG (Matières Ligneuses Grossières)** : ensemble des débris ligneux de grande taille présents dans les écosystèmes forestiers, tels que les troncs morts, branches épaisses, chandelles ou souches en décomposition. Elles sont généralement définies par un diamètre minimal (souvent ≥ 10 cm) variable selon les protocoles scientifiques.
- **Parc nationaux wallons** : aires protégées reconnues en Wallonie visant la conservation de grands ensembles naturels et paysagers, la protection de la biodiversité et le développement d'activités scientifiques, éducatives et récréatives compatibles avec les objectifs de conservation.
- **Placette** : unité d'échantillonnage circulaire de 10 m de rayon reprenant les 6 pièges à insectes pour la partie entomologique et un buffer de 1 ha pour la fenêtre LiDAR.
- **Saprophylique** : se dit d'un organisme (champignon, insecte, micro-organisme, etc.) qui dépend du bois mort ou en décomposition, au moins durant une partie de son cycle de vie. Les espèces saprophyliques jouent un rôle majeur dans la décomposition du bois et le recyclage des nutriments dans les écosystèmes forestiers.

Table des figures

Figure 1: Loïs Morel. & Bretagne Vivante. Illustration des différences de trajectoires – théoriques – d’une forêt ancienne et d’une forêt récente au cours des temps historiques. Forêts anciennes et boisements féraux d’Armorique : conserver le patrimoine d’hier et protéger la nature de demain. Penn ar Bed n°241-242. (2021).	2
Figure 2 : Organismes saproxyliques. (a) Scarabadiæ : <i>Serica brunnea</i> (@A. Decamps), (b) Cerambycidae : <i>Rutpela maculata</i> (Observation.be), (c) Carabidae : <i>Bembidion dentellum</i> (@A. Decamps), (d) Champignon genre <i>Hypholoma</i> (zoom-nature.fr).	7
Figure 3 : Schéma explicatif de la démarche générale de l’étude. Auteur : A. Decamps	14
Figure 4 : Cantonnements forestiers DNF de Chimay, Couvin et Viroinval dans la Région wallonne et limite géographique du PNESEM (périmètre 2022)	15
Figure 5 : Localisation des placettes d’inventaires au sein des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) (Vert) et dans les zones de contrôles proches (orange). Les numéros permettent d’identifier les placettes.	16
Figure 6 : Photo d’un piège à verre sur le terrain	17
Figure 7 : Schéma d’un piège à verre. D’après : (Nageleisen and Bouget, 2009), modifié.	17
Figure 8 : Schéma d’un piège à fosse.	18
Figure 9 : Photo d’un piège à fosse sur le terrain	18
Figure 10 : Tamis à maillage fin (1mm) et pilulier adjacent	19
Figure 11 : Identification à l’aide d’un binoculaire d’un hanneton des sables (<i>Serica brunnea</i>)..	19
Figure 12 : Drone DJI Matrice 350 RTK avant lancement	20
Figure 13 : Localisation des placettes de récolte entomologiques au sein des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) choisies (Violet) et dans les zones de contrôles (orange) survolées par le LIDAR. Numéros = ID de la placette	21
Figure 14 : Exploration des données entomologiques. (a) Distribution des abondances(log). (b)Nombre de récoltes par placettes. (c) nombre d’individus par placettes. (d) Richesse par technique de capture.....	27
Figure 15 : Comparaison des métriques LiDAR de structure forestière entre placettes RBI (n = 17) et Contrôle (n = 4). De haut en bas et de gauche à droite : (a) hauteur maximale (zmax), (b) hauteur moyenne (zmean), (c) nombre de strates (enl), (d) hétérogénéité verticale globale (zsd) et (e) centrale (ziqr), (f) densité de sous-canopée 7–13 m (mid1_7_13_dens_prop), (g) densité de canopée > 20 m (high_20_dens_prop), (h) variabilité de la canopée haute (high_20_zsd) et de (i) la strate basse (vlow_0_75_1_5_zsd).	28
Figure 16 : Analyse de la dispersion multivariée (betadisper, distance euclidienne) des métriques LiDAR entre placettes RBI (n = 17) et Contrôle (n = 4). Les axes PCoA 1 et 2 résument la variabilité structurale entre placettes ; les ellipses et les segments illustrent la dispersion interne à chaque groupe autour de son centroïde.	29
Figure 17 : ACP des métriques LiDAR (PC1 = 30,6 % ; PC2 = 24,9 % ; variance cumulée = 55,5 %) pour les placettes RBI (n = 17) et Contrôle (n = 4). Les ellipses en pointillés délimitent l’espace occupé par chaque groupe ; leur chevauchement indique une structure forestière similaire entre les deux types de placettes.	29
Figure 18 : Distribution des indices de diversité alpha et de l’abondance. (a) Richesse spécifique. (b) Shannon (H’). (c) Simpson (1-D). (d) Pielou (J’). (e) Abondance totale (N).	30

Figure 19 : Courbes de raréfaction/extrapolation de la richesse spécifique (iNEXT, $q = 0$) pour les groupes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). Trait plein = raréfaction ; pointillés = extrapolation ; zone ombrée = IC 95 % ; lignes verticales = abondances observée	31
Figure 20 : Ordination par analyse de positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS, $k = 3$, distance de Bray-Curtis) des communautés de coléoptères des placettes RBI (bleu) et Contrôle (orange).	31
Figure 21 : Analyse de la dispersion multivariée (betadisper) des indices de composition entre placettes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). Les axes PCoA 1 et 2 résument la variabilité structurale entre placettes ; les ellipses et les segments illustrent la dispersion interne à chaque groupe autour de son centroïde.	32
Figure 22 : <i>Heatmap des abondances log-transformées [$\log(N+1)$] des 25 taxons les plus abondants pour les 21 placettes, regroupées selon le statut RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). Les placettes sont ordonnées par groupe (Contrôle en haut, RBI en bas). L'intensité du bleu est proportionnelle à l'abondance log-transformée ; le blanc indique l'absence du taxon dans la placette."</i>	33
Figure 23 : Importance des variables LiDAR (% augmentation MSE) pour la prédiction de l'indice de Shannon par Random Forest (R^2 OOB = 0,064).	34
Figure 24 : RDA de la composition en coléoptères contrainte par high_20_zsd (variabilité de la canopée > 20 m) ; R^2 ajusté = 0,076, $p = 0,014$. L'axe RDA1 explique 12,2 % de la variance totale. Les ellipses en pointillés représentent les groupes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$).	34
Figure 25 : Envfit des métriques LiDAR sur l'ordination NMDS (axes 1-2, distance de Bray-Curtis). Seule vlow_0_75_1_5_zsd (variabilité de la strate arbustive basse (0,75–1,5 m) présente une corrélation significative avec la composition spécifique ($r^2 = 0,29$, $p = 0,035$) ; les autres métriques LiDAR testées ne sont pas représentées ($p \geq 0,05$).	35
Figure 26 : NMDS (Bray-Curtis) des communautés de coléoptères selon la densité de sous-canopée 7–13 m dichotomisée à la médiane (PERMANOVA sur facteur binaire dense/faible : $R^2 = 0,149$, $p = 0,003$). Vert = sous-canopée dense (> médiane) ; Saumon = sous-canopée faible (< médiane) ; cercles = RBI ; triangles = Contrôle.	36
Figure 27 : Indices de diversité alpha (S , H' , Simpson 1–D, abondance N) selon la densité de sous-canopée 7–13 m (mid1_7_13_dens_prop) ; vert = dense ($n = 11$), rose = faible ($n = 10$). Triangles = Contrôle ; cercles = RBI. Seul l'indice de Simpson diffère significativement entre les deux groupes ($p = 0,038$; test de Wilcoxon).	36
Figure 28 : Distribution des métriques LiDAR de structure forestière selon la densité de sous-canopée (7–13 m) pour les 21 placettes étudiées. Suite : densité de canopée > 20 m (high_20_dens_prop), variabilité de la canopée haute (high_20_zsd), variabilité de la strate basse (vlow_0_75_1_5_zsd) et asymétrie de la canopée (pgt_zmean).	37
Figure 29 : Distribution des métriques LiDAR de structure forestière selon la densité de sous-canopée (7–13 m) pour les 21 placettes étudiées. Les placettes sont divisées en deux groupes selon la médiane de mid1_7_13_dens_prop : sous-canopée dense (vert, $n = 11$) et sous-canopée faible (rose saumon, $n = 10$). De gauche à droite et de haut en bas : hauteur maximale (zmax), hauteur moyenne (zmean), nombre de strates effectives (enl), hétérogénéité verticale globale (zsd), hétérogénéité centrale (ziqr), couverture canopée (cc_2m). Aucune métrique ne présente de différence significative entre les deux groupes ($p > 0,05$; test de Wilcoxon–Mann–Whitney).	37
Figure 30 : Courbes de raréfaction/extrapolation de la sous-canopée (iNEXT, $q = 0$) pour les groupes dense (bleu) et faible (orange). Trait plein = raréfaction ; pointillés = extrapolation ; zone ombrée = IC 95 % ; lignes verticales = abondances observées par groupe. Bleu = dense ; orange = faible.	38

Figure 31 : Heatmap des abondances $\log(N+1)$ des 25 taxons les plus abondants pour les 21 placettes, regroupées selon la densité de sous-canopée 7–13 m (dense, $n = 11$; faible, $n = 10$). Le blanc indique l'absence du taxon dans la placette.	39
Figure 32 : Corrélations de Spearman (ρ) entre les métriques LiDAR et les indices de diversité (Shannon H' et richesse S) selon le type de piège et la famille cible. Bleu = corrélation positive, rouge = négative ; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; . $p < 0,10$. Seules les variables présentant au moins une corrélation significative ($p < 0,05$) dans un sous-groupe sont représentées. $n = 21$ placettes, sauf Cerambycidae $n = 19$. H' = Indice de Shannon, S = Richesse spécifique.	39
Figure 33 : Courbes de raréfaction/extrapolation (iNEXT, $q = 0$) par type de piège et famille cible. Panneau gauche : pièges à fosse (PF-Tout en gris, Carabidae en bleu) ; panneau droit : Polytrap (Polytrap-Tout en orange, Cerambycidae en vert, avec encart zoomé). Trait plein = raréfaction ; pointillés = extrapolation ; zone ombrée = IC 95 % ; point = abondance observée.	40
Figure 34 : Espèces ou familles exclusives. (a) Mycetophagidae sp. (Observation.be), (b) Leistus rufomarginatus (Observation.be), (c) Cerylonidae sp. (@P.Deschamps), (d) Xylosandrus germanus (inaturalist.org), (e) Carabus coriaceus (@Laurie Magnin).	44
Figure 35 : Cartographie des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) au sein du périmètre de référence du parc nationale en 2022 (PNESEM).	65
Figure 36 : Localisation des placettes d'inventaires au sein des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) (vert) et dans les zones de contrôles (orange) et leur proximité au réseau hydrographique.	66
Figure 37 : Variabilité intra vs inter-classe (Bray-Curtis), Distances de dissimilarité entre paires de placettes.	66
Figure 38 : Similarité de Sørensen ($QS = 2c / a+b$) entre paires de placettes, selon le type de comparaison : inter-groupes (RBI $\times$ Contrôle, $n = 68$ paires), intra-Contrôle ($n = 6$ paires) et intra-RBI ($n = 136$ paires). Aucune différence significative n'est détectée entre les trois catégories (Kruskal-Wallis, $H = 1,95$, $df = 2$, $p = 0,377$), indiquant que la variation de composition entre RBI et Contrôle n'est pas supérieure à la variation observée au sein de chaque groupe.	67
Figure 39 : Nuages de points entre l'indice de Shannon H' et les quatre principaux descripteurs LiDAR sélectionnés par Random Forest (mid1_7_13_dens_prop, zl4, mid2_13_20_zcv, enl). La droite et la zone grisée représentent la régression linéaire et son IC 95 % ; points bleus = RBI ($n = 17$), points orange = Contrôle ($n = 4$).	68
Figure 40 : Corrélogramme de Spearman des 50 métriques LiDAR ($n = 21$ placettes), ordonnées par clustering hiérarchique. Bleu = corrélation positive, rouge = négative ; l'intensité de la couleur est proportionnelle à $ \rho $. Les blocs visibles reflètent les groupes de métriques redondantes, justifiant la sélection de variables pour les analyses multivariées.	68
Figure 41 : Nuages de points entre l'indice de Shannon H' et les cinq descripteurs topo/hydrologiques (altitude, pente, aspect, dist_hydro, TWI) pour les 21 placettes. Droite = régression linéaire avec IC 95 % ; cercles = RBI ; triangles = Contrôle.	71
Figure 42 : Trois relations significatives (Spearman) entre descripteurs topo/hydrologiques et métriques LiDAR : altitude $\sim$ high_20_zsd ($\rho = -0,589$), distance hydro $\sim$ ENL ($\rho = -0,660$) et pente $\sim$ cc_2m ($\rho = +0,510$) ; ** $p < 0,01$ dans les trois cas. Points bleus = RBI ; points orange = Contrôle.	71
Figure 43 : Ordination NMDS (Bray-Curtis) des communautés de coléoptères colorée selon l'altitude (panneau gauche) et la distance au cours d'eau le plus proche (panneau droit) pour les 21 placettes.	72
Figure 44 : Corrélations de Spearman entre l'IBP plafonné et les indices de diversité alpha (Shannon H' , richesse S , abondance N , Simpson 1–D) pour les placettes RBI (turquoise, $n = 17$)	

et Contrôle (rouge, n = 4). Les coefficients R et p-values sont indiqués par groupe ; aucune relation n'est significative.....	74
Figure 46 : Matrice de corrélations de Spearman (ρ) entre sept métriques LiDAR et les six composantes IBP (n = 21 placettes). Vert = corrélation positive, rouge = négative ; ** p < 0,01 ; * p < 0,05 ; . p < 0,10 ; ns = non significatif.	75
Figure 45 : Corrélations de Spearman (ρ) entre les composantes IBP et les indices de diversité (Shannon H' et richesse S) selon le type de piège et la famille cible. Bleu = corrélation positive, rouge = négative ; * p < 0,05 ; . p < 0,10. n = 21 placettes, sauf Cerambycidae n = 19.....	76

Table des tableaux

Tableau 1 : Synthèse du pouvoir explicatif des trois blocs de variables (LiDAR, topo/hydro, IBP) sur la composition, la diversité (Shannon H') et l'abondance des communautés de coléoptères. La composition et l'abondance sont évaluées par RDA partielle à sélection forward (R^2 ajusté) ; la diversité alpha par régression linéaire à sélection forward (R^2 ajusté) et, pour le LiDAR, par Random Forest (R^2 out-of-bag). 999 permutations. R^2 ajusté = variance expliquée ; ns = non significatif. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001. Pour la diversité alpha, deux estimations du pouvoir explicatif du LiDAR sont rapportées — le R^2 out-of-bag du Random Forest (performance prédictive, 6,4 %) et le R^2 ajusté de la régression (qualité d'ajustement, 28,2 %) ; l'écart entre les deux est discuté en section 5.3.	41
Tableau 2 : Coefficients de corrélation de Spearman entre les 15 métriques LiDAR les plus corrélées avec l'indice de Shannon (H') et la richesse spécifique (S) (n = 21 placettes).	69
Tableau 3 : Résultats de la PERMANOVA marginale (adonis2, distance de Bray-Curtis, 999 permutations) testant l'effet individuel de 10 métriques LiDAR sur la composition en coléoptères (n = 21 placettes).....	70
Tableau 4 : Résultats de la PERMANOVA marginale (adonis2, distance de Bray-Curtis, 999 permutations) testant l'effet individuel de chaque variable topographique et hydrographique sur la composition en coléoptères (n = 21 placettes). Les variables sont classées par ordre croissant de p. R^2 = proportion de variance expliquée ; p = niveau de significativité. Seuil de significativité : α = 0,05.....	73
Tableau 5 : Distribution des placettes RBI et Contrôle par classe IBP plafonné.	73
Tableau 6 : RDA partielles par bloc de variables sur la composition en coléoptères (999 permutations). R^2 ajusté = variance expliquée ; ns = non significatif. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.....	77
Tableau 7 : RDA partielles par bloc de variables sur la diversité en coléoptères (999 permutations). R^2 ajusté = variance expliquée ; ns = non significatif. * p < 0,05.	78
Tableau 8 : RDA partielles par bloc de variables sur l'abondance en coléoptères (999 permutations). R^2 ajusté = variance expliquée ; ns = non significatif. * p < 0,05.	78
Tableau 9 : Ensemble des 68 métriques de structure forestière dérivées du nuage de points LiDAR, telles que définies dans Collard et al. (2026).....	79

1. Introduction

1.1. Grands phénomènes planétaires

Les écosystèmes de la planète font face à une crise sans précédent, combinant perte de biodiversité, dérèglement climatique et dégradation des habitats naturels. Le changement climatique, d'origine anthropique, crée des conditions de plus en plus extrêmes (vagues de chaleur, inondations, sécheresses) qui amplifient les défis environnementaux déjà connus (Khapekar et al., 2024). La température de surface globale s'est déjà réchauffée de 1,1 °C depuis l'ère préindustrielle et pourrait se réchauffer jusqu'à 2 à 5 °C d'ici 2100 si les émissions de GES ne sont pas réduites (IPCC, 2023). Le changement climatique peut entraîner non seulement l'extinction d'espèces, mais aussi des changements profonds dans leur abondance, leur répartition, en augmentant la mortalité due aux sécheresses et en réduisant la croissance et la germination des jeunes plants (Ruiz-Benito et al., 2017) et leurs interactions, pouvant agir de manière synergétique avec d'autres facteurs pour exacerber l'impact sur la biodiversité (Harvey et al., 2023). À ces effets climatiques s'ajoutent la fragmentation des habitats et la pollution, considérée comme la seconde cause de déclin des espèces après la perte d'habitat (Hollens-Kuhr et al., 2026). Face à ces menaces, des aires protégées plus vastes, mieux connectées et bien gérées peuvent servir de corridors écologiques renforçant la capacité des espèces à faire face aux perturbations (Chowdhury et al., 2023).

1.2. Les forêts tempérées européennes

Dans les régions tempérées, une grande pression anthropogénique s'est exercée sur les écosystèmes forestiers, transformant de larges vieilles forêts primaires en jeunes forêts productives (Wagenaar et al., 2025). Au fur et à mesure que les impacts anthropogéniques s'accroissent, 60 % des terres émergées subissent un impact modéré à intense, avec pour conséquence un taux de disparition des espèces 1000 fois plus important qu'auparavant (Chowdhury et al., 2023). L'influence humaine sur les forêts européennes remonte à des milliers d'années, mais elle s'est considérablement accrue avec la révolution industrielle (Gran, 2024), faisant de la zone tempérée la zone la plus altérée par les activités humaines à l'échelle de la planète. Les perturbations naturelles (incendies, infestations, tempêtes) sont généralement suivies d'une exploitation précipitée qui impacte la biodiversité en modifiant le microclimat, la structure des habitats et la quantité de bois mort (Perlík et al., 2023 ; Norton, 1996).

Malgré ces pressions, les forêts restent les environnements biologiquement les plus diversifiés de la planète et des écosystèmes essentiels au maintien de la vie sur Terre (Acharya et al., 2025, Plewa et al., 2017). En zone tempérée européenne, elles sont largement dominées par le hêtre (*Fagus sylvatica*), menant à une homogénéisation des caractéristiques forestières (Bourdouxhe et al., 2023 ; Dieler et al., 2017). Les troncs des arbres matures, la canopée et le sol constituent néanmoins les habitats écologiquement les plus importants et les plus diversifiés sur le plan biologique (Plewa et al., 2017). Ces pressions menacent non seulement la biodiversité forestière mais aussi les services écosystémiques dont dépendent de nombreux secteurs économiques (Zeller et al., 2022).

La gestion forestière conventionnelle accentue ces tendances en réduisant la quantité de bois mort, le nombre de microhabitats et la diversité des tailles d'arbres ; autant d'attributs structuraux déterminants pour la biodiversité (Dieler et al., 2017). À l'inverse, la mise en réserve permet à ces attributs de se développer librement, bien que la plupart des réserves européennes soient constituées non de forêts primaires mais de peuplements issus d'une succession secondaire, résultant d'une exploitation humaine antérieure (Gran & Götmark, 2019). Cette diversité de situations renvoie à une distinction fondamentale fondée sur la continuité temporelle du couvert. Une forêt ancienne se définit par la continuité de l'état boisé de son sol depuis plusieurs siècles (par convention depuis le « minimum forestier » du début du XIX^e siècle), indépendamment de son intensité d'exploitation ; à l'inverse, une forêt récente s'est développée sur une terre anciennement défrichée, après déprise agricole ou abandon de gestion (Morel & Bretagne Vivante, 2021 ; Morel, 2018). Cette continuité temporelle est elle-même distincte de la maturité structurale : une vieille forêt est à la fois ancienne et mature, ayant accompli la majeure partie de son cycle biologique (de l'ordre de 300 à 400 ans pour une hêtraie). Une forêt peut donc être ancienne sans être mature si elle a été exploitée, ou mature sans être ancienne si elle s'est développée récemment sur un sol défriché mais laissé en libre évolution depuis (Figure 1). Ces deux axes qui sont la continuité de l'état boisé et le degré de maturation se combinent le long d'un gradient de naturalité, du plus artificiel (plantation d'essences allochtones) au plus naturel (forêt primaire jamais exploitée). C'est précisément dans ce contexte que le concept de libre évolution s'est imposé comme outil de restauration de la naturalité forestière.

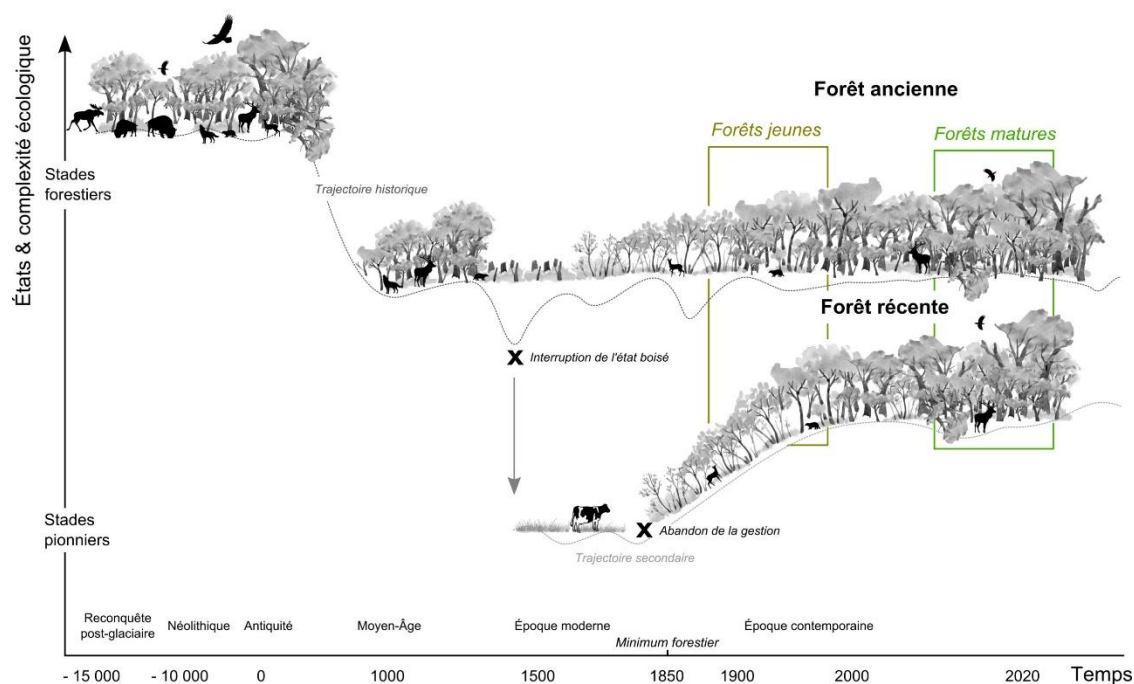


Figure 1: Loïs Morel. & Bretagne Vivante. **Illustration des différences de trajectoires – théoriques – d'une forêt ancienne et d'une forêt récente au cours des temps historiques.** Forêts anciennes et boisements féraux d'Armorique : conserver le patrimoine d'hier et protéger la nature de demain. Penn ar Bed n°241-242. (2021).

1.3. La libre évolution comme réponse

Le concept de libre évolution

La libre évolution désigne un mode de gestion forestière dans lequel toute intervention humaine est absente ou réduite au strict minimum, afin de laisser agir librement les processus écologiques naturels (croissance, mortalité, régénération, perturbations naturelles). Ce concept trouve ses racines dans la notion anglophone de *wilderness*, définie dès 1964 dans le *Wilderness Act* américain comme un lieu où la terre et sa communauté de vie ne sont point entravés par l'homme. Bien qu'ancrée dans le contexte nord-américain, cette notion a progressivement été transposée en Europe, comme en témoigne la résolution du Parlement européen de 2009 sur les zones de haute naturalité. Dans les milieux francophones et forestiers, le terme de libre évolution s'est imposé, notamment parce que l'évocation du « sauvage » reste polémique en français (Locquet & Héritier, 2020 ; Barthod et al., 2021). La libre évolution se distingue par ailleurs de notions voisines avec lesquelles elle est parfois confondue. Contrairement au *rewilding*, qui suppose une intervention active par notamment la réintroduction d'espèces structurantes comme de grands herbivores ou prédateurs afin de restaurer une chaîne trophique complète, la libre évolution repose sur une stricte non-intervention : aucune espèce n'est réintroduite, seuls les processus spontanés sont laissés à l'œuvre. Il traduit une approche non interventionniste qui s'inscrit dans un gradient de naturalité croissant, complémentaire aux approches classiques de conservation de la biodiversité (Barthod et al., 2021).

Évolution des politiques de protection forestière

Face aux menaces pesant sur la biodiversité forestière, la protection de la nature en Europe a progressivement évolué, s'inspirant d'abord des parcs nationaux américains (1872) avant d'intégrer la conservation des espèces (Duffey, 1990). Malgré ces avancées, la plupart des écosystèmes forestiers tempérés et boréaux restent mal protégés et de plus en plus soumis à la production de bois (Norton, 1996). La gestion durable des forêts et la conservation de la biodiversité sont néanmoins devenus des objectifs partagés, portés notamment par le Sommet de la Terre de 1992 et la Convention sur la diversité biologique, signée par 154 nations (Norton, 1996). L'Union européenne s'est ensuite dotée d'un cadre législatif pour la protection des oiseaux dans un premier temps avec la Directive 79/409 « oiseaux » permettant la désignation de Zone de Protection Spéciale et ensuite la directive 92/43/CEE « Faune-Flore-Habitat » permettant cette fois-ci la désignation de Zone Spéciale de Conservation. En 2001, via l'annexe VIII du droit wallon, les Sites d'Importance Communautaire sont créés en Belgique. Ces sites aboutiront au réseau Natura2000 actuel (SPW, s. d.) qui découle de la réglementation européenne, permettant de facto de protéger et conserver des habitats naturels.

Le cadre wallon : Loi de la Conservation de la Nature, Réserves Biologiques Intégrales

En Wallonie, la protection des espaces forestiers s'appuie sur plusieurs statuts complémentaires issus de deux législations distinctes. La Loi sur la Conservation de la Nature (LCN) du 12 juillet 1973 constitue le socle juridique de la protection de la biodiversité en Wallonie. Elle instaure notamment les réserves naturelles, qui peuvent être domaniales (RND), lorsqu'elles sont gérées par le Département de la Nature et des Forêts, ou agréées (RNA), lorsqu'elles sont gérées par une association reconnue à la demande du propriétaire. Ces réserves bénéficient d'une protection

stricte à l'intérieur de leurs limites et doivent disposer d'un plan de gestion dont la mise en œuvre est régulièrement évaluée. Elles peuvent être intégrales, lorsqu'elles visent à laisser les phénomènes naturels évoluer librement (Art. 7 LCN), ou dirigées, lorsqu'une gestion active est mise en œuvre pour maintenir leur état de conservation (Art. 8 LCN) (Dufrêne & Born, 2018). La LCN prévoit également le statut de réserve forestière (Art. 20), destiné à protéger des faciès caractéristiques de peuplements d'essences indigènes. Ce statut nécessite des interventions sylvicoles pour maintenir ces faciès et exclut explicitement la libre évolution (Forêt & Naturalité, 2025). Toutefois, le nouvel arrêté du Gouvernement wallon du 2 mai 2024 prévoit à terme la fin de la reconnaissance des réserves forestières existantes, celles-ci étant destinées à être converties en réserves naturelles dirigées ou intégrales ; que l'on désigne communément Réserves Forestières Intégrales (RFI), lui conférant les mêmes obligations que les RBI mais provenant de textes législatifs distincts.

Le Code forestier wallon va plus loin en instaurant les Réserves Biologiques Intégrales (RBI), statut distinct de la LCN. Elles se distinguent des réserves naturelles sur plusieurs points essentiels : elles s'appliquent exclusivement aux forêts feuillues publiques, elles ne requièrent pas de plan de gestion formalisé, et elles reposent sur un principe de non-intervention strict (Code forestier wallon, art. 71, 2008). La Circulaire ministérielle du 8 juillet 2024 précise que la réserve intégrale peut être assimilée à un objectif de conservation en soi, et que certaines interventions ponctuelles peuvent néanmoins y être admises ; essentiellement des interventions initiales visant à lever certains blocages ou à accélérer le rétablissement des processus naturels, comme le bouchage de drains ou l'abattage ciblé d'arbres, les bois coupés étant prioritairement laissés sur place, mais aussi quelques interventions minimales autorisées (contrôle du gibier, sécurisation des chemins, accueil du public).

L'intérêt des RBI en particulier est triple : protéger des habitats et des espèces rares, permettre au cycle de l'eau de se faire dans de bonnes conditions, et constituer des sites de référence scientifique permettant d'étudier les dynamiques naturelles des écosystèmes forestiers en l'absence d'intervention humaine (Heyninck, 2009). En ce sens, les RBI représentent la forme la plus aboutie de mise en libre évolution forestière dans le cadre légal wallon.

Enfin, l'AGW du 24 mars 2011 instaure un troisième dispositif complémentaire : les îlots de conservation Natura 2000, dans lesquels tout propriétaire de plus de 2,5 hectares de forêt admissible doit désigner 3% de sa superficie en non-intervention stricte. Bien que leurs principes rejoignent ceux des RBI, leur surface actuelle reste limitée et leur pérennité dans le temps n'est pas garantie (Forêt & Naturalité, 2025).

Nuances et limites de la libre évolution

Si le cadre légal définit les conditions de mise en réserve, les dynamiques écologiques qui s'y installent méritent d'être nuancées. En effet, plus une forêt est ancienne, plus sa diversité taxonomique pourra être élevée et un équilibre dans les différents cycles naturels pourra être observé. Cependant, comme énoncé par Norton (1996), la plupart des forêts primaires en Europe ont été utilisées voire déforestées par l'homme, entraînant par là même la perte de l'équilibre optimum de ces écosystèmes. Une forêt non gérée en Europe, par exemple, pourrait laisser penser à une diversité plus importante que les autres. Mais les conclusions tirées à partir de forêts abandonnées relativement récemment, provenant de régimes de taillis ou de forêts anciennes dépourvues de continuité spatiale ne permettent pas de couvrir nécessairement l'ensemble des associations d'habitats pertinentes qui existent au sein d'une forêt de plus de 400 ans (Horák et al., 2016). De plus, l'absence totale de gestion ne permettrait plus de recréer des

habitats de début de succession forestière, avec pour conséquence un déclin potentiel de la diversité fonctionnelle des forêts tempérées feuillues (Murray et al., 2017). Par ailleurs, les forêts se développent lentement, et des expériences sur au moins 30 ans sont nécessaires pour évaluer les effets (Tilman, 1987 *in* Gran & Götmark, 2019). Ces observations rappellent que la libre évolution est un processus de long terme, ce qui confère aux RBI récemment créées ; comme celles du PNESEM, un caractère d'état initial dont la valeur réside précisément dans le suivi de leur trajectoire écologique.

1.4. Indicateurs structurels et biologiques de la naturalité forestière

Pour améliorer la restauration et les pratiques de conservation à un niveau suffisant, les caractéristiques forestières qui soutiennent la biodiversité doivent être connues. La priorité doit être faite sur la présence de bois mort et la présence de vieux arbres comme éléments clés dans ces pratiques (Wagenaar et al., 2025). Les forêts en libre évolution présentent à cet égard des caractéristiques structurelles distinctes des forêts gérées : des volumes de bois mort plus importants, une diversité de classes d'âge plus élevée et une stratification verticale plus complexe (Christensen et al., 2005 ; Paillet et al., 2010). Ces caractéristiques constituent le substrat écologique qui conditionne directement la biodiversité qu'elles abritent.

L'évaluation de l'efficacité des stratégies de conservation repose sur le recours à des indicateurs écologiques capables de rendre compte de l'état de naturalité et de maturité d'un peuplement forestier. Ces indicateurs peuvent être regroupés en deux grandes catégories complémentaires : les indicateurs structurels, tels que le volume et la diversité du bois mort, la présence de vieux arbres et d'arbres à dendromicrohabitats, la stratification verticale du peuplement et l'ouverture de la canopée ; et les indicateurs biologiques, parmi lesquels les communautés d'organismes saproxyliques occupent une place centrale en raison de leur étroite dépendance aux attributs structurels des forêts matures.

Indicateurs structurels de naturalité et de maturité forestière

Le volume et la diversité du bois mort constituent des indicateurs privilégiés de la naturalité et de la maturité d'un peuplement forestier, reflétant à la fois l'ancienneté de la forêt et l'intensité des perturbations anthropiques passées. Les forêts anciennes possèdent d'ailleurs le taux le plus élevé de matières ligneuses grossières en volume total (Ohsawa, 2008), soulignant l'importance de la continuité temporelle du couvert forestier pour l'accumulation de ces substrats. Sa diversité en termes de types (chicots, bûches), de tailles, de positions et de stades de décomposition, offre une large gamme de microhabitats pour de nombreux organismes forestiers (Kapusta et al., 2020 ; Larrieu et al., 2018).

La stratification verticale du peuplement constitue un second indicateur structurel majeur. Une complexité verticale élevée, caractérisée par la coexistence de plusieurs strates allant du sol à la canopée, témoigne d'un peuplement structurellement mature et génère une diversité de niches écologiques pour un large éventail de taxons (Heidrich et al., 2023 ; Rappa et al., 2022).

La présence de grands arbres vivants et d'arbres porteurs de dendromicrohabitats (cavités, fissures, poches de bois pourri, champignons lignicoles) constitue également un attribut clé des forêts matures. Ces éléments sont directement liés au degré de maturité du peuplement et à

l'ancienneté de la continuité forestière, et les métriques de hauteurs renseignent indirectement, sur le degré de maturité du couvert (Larrieu et al., 2018 ; Næsset, 2002 ; Wagenaar et al., 2025).

Pour corroborer les deux paragraphes qui viennent d'être expliqués, la « Height Variation Hypothesis », c'est-à-dire la relation entre hauteur de canopée et biodiversité, récemment formalisée par Torresani et al. (2023), postule que l'hétérogénéité des hauteurs constitue un prédicteur robuste de la diversité spécifique en milieu forestier.

L'ouverture de la canopée, en tant qu'expression du microclimat lumineux, conditionne les conditions thermiques et hydriques locales et représente un indicateur sensible des perturbations passées et de la dynamique sylvigénétique en cours (Horák et al., 2016 ; Perlík et al., 2023).

Enfin, la proximité des cours d'eau et les conditions hydrographiques locales contribuent à l'hétérogénéité des habitats en modulant l'humidité du sol et la diversité des microhabitats disponibles (Habu et al., 2020 ; Byriel et al., 2026).

L'Indice de Biodiversité Potentiel comme indicateur agrégateur de naturalité

L'IBP présente l'avantage d'agréger en un score unique plusieurs dimensions structurelles directement liées à la naturalité forestière (bois mort, vieux arbres, dendromicrohabitats, stratification verticale), ce qui en fait un outil de diagnostic pertinent pour évaluer l'état d'avancement d'un peuplement vers un stade de maturité (Larrieu & Gonin, 2008). Dans le contexte des RBI, il permet de documenter l'état initial des réserves et de suivre leur trajectoire écologique dans le temps. Sa limite principale réside toutefois dans sa capacité discriminante : dans des forêts de haute qualité écologique où plusieurs composantes atteignent rapidement leur score maximal, le gradient nécessaire pour distinguer des niveaux fins de maturité peut faire défaut (Collard et al., 2026).

D'un point de vue méthodologique, l'IBP est calculé à partir de dix critères répartis en deux catégories (Emberger, 2016) :

La première catégorie reprend les facteurs liés au peuplement et à la gestion forestière :

- a. Essences autochtones
- b. Structure verticale de la végétation
- c. Bois morts sur pied de grande dimension
- d. Bois morts au sol de grande dimension
- e. Très gros bois vivants
- f. Arbres vivants porteurs de dendromicrohabitats
- g. Milieux ouverts florifères

La seconde reprend quant à elle des facteurs liés au contexte :

- h. Continuité temporelle de l'état boisé
- i. Milieux aquatiques

Les organismes saproxyliques comme indicateurs biologiques de la naturalité forestière

Les insectes comptent parmi les groupes d'organismes les plus diversifiés et les plus importants sur le plan écologique sur Terre, jouant un rôle central dans les processus et fonctionnements écosystémiques ; pollinisation, cycle de l'azote, contrôle des invasifs (Chowdhury et al., 2023 ; Scherber et al., 2026). De récentes estimations indiquent que la Terre pourrait compter environ 5,5 millions d'espèces d'insectes, dont seulement 1 million a pu formellement être décrite (Farooq et al., 2025). Pourtant, selon le rapport de l'IPBES de 2019, 1 million d'espèces d'insectes sont en voie d'extinction, dont les coléoptères constituent l'un des groupes les plus touchés (Farooq et al., 2025). Dans les forêts tempérées, la simplification des structures forestières et l'homogénéisation du couvert arboré ont entraîné la disparition des arbres morts exposés au soleil, qui abritent une part importante de la communauté saproxylique (Seibold et al., 2015). Le bois mort est généralement rare dans les forêts exploitées — en moyenne seulement 2,2 m³/ha en France selon l'IFN — posant des difficultés pour le maintien d'une biodiversité saproxylique riche (Vallauri et al., 2003).

Ces organismes saproxyliques (Figure 2) (champignons, insectes, micro-organismes) dont le cycle de vie dépend du bois mort ou mourant, constituent des indicateurs biologiques particulièrement sensibles de la naturalité et de la maturité forestière, en raison de leur étroite dépendance aux attributs structurels des forêts matures (Parisi et al., 2021). Au sein de ce groupe, les coléoptères saproxyliques se distinguent par leur remarquable diversité de niches écologiques et leur sensibilité aux modifications de la structure forestière, ce qui en fait un groupe d'étude particulièrement pertinent pour évaluer l'état de conservation des écosystèmes forestiers.



Figure 2 : **Organismes saproxyliques.** (a) Scarabidae : *Serica brunnea* (@A. Decamps), (b) Cerambycidae : *Rutpela maculata* (Observation.be), (c) Carabidae : *Bembidion dentellum* (@A. Decamps), (d) Champignon genre *Hypholoma* (zoom-nature.fr).

Parmi les coléoptères saproxyliques, les Cerambycidae, dont le cycle larvaire dépend largement des matières ligneuses grossières, sont reconnus comme d'excellents indicateurs de communautés saproxyliques bien différenciées et de l'avancement de la restauration forestière (Speight, 1989 ; Karpiński et al., 2021). Les Carabidae et Scarabaeidae, bien que davantage liés au sol pour les premiers et moins strictement saproxyliques pour les seconds, sont également sensibles aux gradients structurels forestiers et constituent des groupes complémentaires pour caractériser l'état de conservation des peuplements. La nature ectothermique des insectes les

rend par ailleurs particulièrement sensibles aux variations de température : si une hausse modérée peut temporairement favoriser leur reproduction, elle finit par engendrer des coûts physiologiques croissants pouvant mener à un effondrement des populations (Harvey et al., 2023). Leur pertinence comme indicateurs doit toutefois être nuancée au regard des dynamiques de succession forestière : les phases de succession précoce pourraient revêtir autant d'importance que les peuplements anciens pour la biodiversité saproxylique (Bouget, 2005).

Les déclin des communautés saproxyliques ne se réfèrent pas uniquement à la perte d'espèces, mais aussi aux changements dans la composition des communautés, souvent traduits par une homogénéisation biotique plus apparente à grande échelle qu'à l'échelle locale (Scherber et al., 2026). Si les insectes connaissaient un taux d'extinction comparable à celui des oiseaux, alors au moins 44 000 espèces auraient disparu depuis 1500. Pourtant, seules 70 extinctions d'insectes ont été officiellement recensées. Pourtant loin de conclusions hâtives, l'ampleur de la crise d'extinction des insectes est sans aucun doute considérable (Chowdhury et al., 2023). Ces déclin s'expliquent par plusieurs facteurs de pression dont les effets se cumulent, au premier rang desquels la perte et la simplification des habitats forestiers (Seibold et al., 2015 ; Vallauri et al., 2003). De plus, perdre les insectes dans un système peut être déterminant pour les processus clés de ce dernier comme la pollinisation, le cycle de l'azote, et le contrôle des invasifs (Scherber et al., 2026), du fait de la composante clé qu'ils représentent au sein des écosystèmes, étant impliqués dans les quatre grandes catégories de services écosystémiques définis par le Millennium Ecosystem Assessment (2003) (Harris, 2007) : i) approvisionnement ; ii) soutien ; iii) régulation ; et iv) les services culturels.

1.5. Pourquoi étudier les saproxyliques et les indices de naturalité

Lien entre structure forestière et communautés saproxyliques

Le volume et la diversité du bois mort conditionnent directement la richesse et la composition des communautés saproxyliques. Une corrélation positive entre le volume de matières ligneuses grossières et la diversité biologique a été bien documentée (Parisi et al., 2021 ; Vanderwel et al., 2006), la qualité des ressources (diversité des classes de décomposition, diamètres variés) renforçant d'autant plus cette relation (Parisi et al., 2019 ; Hardersen et al., 2020). Les cavités naturelles, fissures, poches de bois pourri et champignons lignicoles contribuent également à soutenir des communautés diversifiées, tant généralistes que spécialistes (Parisi et al., 2021).

La stratification verticale du peuplement constitue un second facteur structurant majeur. Les forêts structurellement hétérogènes, présentant une variabilité d'âge et de taille des arbres et une complexité verticale élevée, abritent des assemblages plus riches et différents de ceux des forêts régulières (Hardersen et al., 2020 ; Adhikari et al., 2020 ; Seibold et al., 2016). La diversité en familles augmente notamment avec le nombre effectif de strates (Rappa et al., 2022).

La taille et le diamètre des arbres vivants jouent également un rôle déterminant, les grands arbres offrant davantage de ressources et de microhabitats pour les organismes forestiers (Rappa et al., 2022). La composition en essences influence par ailleurs directement la richesse spécifique, certains organismes étant strictement dépendants de certaines essences feuillues ou résineuses, en tant que bois mort ou vivant (Möller, 2009 ; Edelman et al., 2022).

L'ouverture de la canopée agit principalement via le microclimat local. Les perturbations naturelles telles que les tempêtes ou chablis créent des ouvertures qui diversifient les

microhabitats disponibles et favorisent certaines guildes d'espèces, notamment héliophiles (Bouget, 2005 ; Perlík et al., 2023). L'exposition au soleil structure la composition des assemblages, avec des effets qui varient selon le topoclimat local (Horák et al., 2016 ; Wu et al., 2015).

Enfin, la proximité des cours d'eau conditionne les conditions stationnelles locales via l'humidité du sol et l'hétérogénéité des microhabitats (Habu et al., 2020 ; Byriel et al., 2026).

Réponse des communautés saproxyliques à la structure forestière

Les communautés saproxyliques répondent de manière différenciée aux éléments structurels du peuplement. La structure tridimensionnelle du peuplement filtre ces communautés principalement via les traits écologiques des espèces tels que la niche de canopée, la niche de décomposition et la préférence d'hôte (Drag et al., 2023). Dans les forêts structurellement complexes, les assemblages sont plus spécialisés, tandis que les forêts gérées hébergent des communautés plus homogènes dominées par des espèces généralistes (Gossner et al., 2014 ; Seibold et al., 2019 ; Eckelt et al., 2018).

La stratification verticale module également la répartition des communautés au sein du peuplement. Dans la canopée, la richesse en espèces est plus élevée pour les prédateurs, les espèces menacées et les spécialistes des cavités, tandis qu'elle diminue dans la couche superficielle (Plewa et al., 2017 ; Ruchin & Egorov, 2021). L'ouverture de la canopée agit quant à elle principalement via le microclimat : une augmentation de l'ouverture résulte généralement en une augmentation de la diversité alpha et gamma, tandis que les effets sur la diversité bêta apparaissent plus variables (Sebek et al., 2022 ; Perlík et al., 2023).

L'organisation et la diversité de ces communautés résultent d'interactions complexes entre organismes et environnement abiotique, à diverses échelles spatiales et temporelles (Seibold, Cadotte, et al., 2018). Ces interactions impliquent non seulement des relations directes entre les espèces et leur substrat, mais aussi des effets indirects via les réseaux trophiques forestiers (décomposeurs, prédateurs, parasitoïdes) dont la perte de biodiversité n'est probablement pas aléatoire sur le plan trophique. Des approches multitrophiques s'avèrent dès lors nécessaires pour comprendre comment la diversité est liée à la stabilité et au fonctionnement des écosystèmes, et pour fournir des orientations face aux enjeux de conservation (Seibold, Cadotte, et al., 2018).

Argumentaire pour étudier les saproxyliques dans le contexte des RBI

Les forêts en libre évolution, et plus particulièrement les RBI, constituent des contextes privilégiés pour l'étude des communautés saproxyliques. En l'absence d'intervention humaine, ces réserves permettent le développement progressif des attributs structurels dont dépendent étroitement les organismes saproxyliques (Christensen et al., 2005 ; Paillet et al., 2010). Les réserves hébergent d'ailleurs davantage d'espèces rares, spécialistes ou dépendantes d'une certaine continuité forestière, tandis que les forêts exploitées favorisent les généralistes conduisant à des communautés homogènes (Eckelt et al., 2018 ; Gossner et al., 2014).

L'étude de Byriel et al. (2026) confirme les bénéfices des forêts non gérées pour les communautés saproxyliques, en particulier dans les habitats marécageux où le volume de bois mort et

l'humidité sont élevés. Malgré l'importance reconnue des aires protégées pour la sauvegarde de la biodiversité, leur efficacité reste inégale et dépend fortement de la qualité de l'environnement à proximité immédiate (Hallmann et al., 2017 ; Chowdhury et al., 2023).

Les RBI récemment créées dans le PNESEM constituent à cet égard des sites de référence scientifique particulièrement précieux. En documentant l'état initial des communautés saproxyliques et de la structure forestière au moment de la mise en réserve, il devient possible de suivre leur trajectoire écologique dans le temps et d'évaluer l'efficacité de la libre évolution comme stratégie de conservation de la biodiversité forestière. C'est précisément dans cette perspective que le couplage entre inventaires entomologiques et caractérisation LiDAR de la structure forestière prend tout son sens.

Documenter cet état initial suppose toutefois de considérer la structure forestière selon plusieurs échelles emboîtées. Si la caractérisation LiDAR renseigne finement sur la disponibilité locale des habitats à l'échelle de la placette, l'utilisation effective de ces habitats par les communautés saproxyliques dépend aussi de leur insertion dans le paysage. La qualité structurale locale ne suffit donc pas si les placettes sont déconnectées des réseaux de dispersion — les insectes n'atteignant pas les habitats disponibles faute de corridors écologiques fonctionnels (Chowdhury et al., 2023). Gran (2024) illustre concrètement ce phénomène en montrant que la diversité locale des coléoptères xylophages est positivement associée au volume de forêt feuillue présente dans un rayon de 2 500 m autour des placettes, indépendamment des caractéristiques structurales locales. Ce résultat suggère que l'effet de la connectivité paysagère s'exprime à des échelles bien supérieures à celle de la placette.

1.6. Apports des technologies LiDAR à l'étude des structures forestières

Caractériser ces variables structurelles à large échelle et avec précision nécessite des outils adaptés, parmi lesquels la télédétection LiDAR occupe une place croissante.

Principe et fonctionnement de la télédétection LiDAR

Les écosystèmes forestiers sont souvent caractérisés en fonction de leur structure, de leur composition et de leurs fonctions. La télédétection par LiDAR (Light Detection and Ranging) est une technologie de télédétection active basée sur l'émission d'impulsions laser permettant de mesurer la distance entre un capteur et une surface (Rodrigues et al., 2024). Elle a considérablement amélioré notre compréhension de la structure des forêts à travers le monde au cours des dernières décennies.

Les instruments LiDAR fournissent des données tridimensionnelles (3D) précises qui ont permis de mesurer, des paramètres de la structure forestière tels que la hauteur de la canopée, l'indice de surface foliaire, le diamètre à hauteur de poitrine à différentes échelles ainsi que la biomasse aérienne (Balestra et al., 2024). Aujourd'hui, il est largement utilisé pour la cartographie des massifs forestiers, les inventaires forestiers et l'analyse des habitats, notamment dans une perspective de compréhension des liens entre structure forestière et biodiversité.

Dans ce contexte, le LiDAR représente un outil prometteur pour caractériser les variables structurelles forestières identifiées comme déterminantes pour les communautés de

coléoptères saproxyliques, telles que l'ouverture de canopée, la stratification verticale, ou certains proxys du bois mort.

Pertinence du LiDAR pour mesurer les caractéristiques structurelles forestières

Les indicateurs structurels de naturalité présentés en section 1.4. (hauteur des peuplements, stratification verticale, fermeture du couvert) constituent précisément les dimensions que le LiDAR permet de caractériser avec précision et à large échelle. Les métriques de hauteur dérivées des nuages de points renseignent sur le gabarit général du peuplement et constituent un proxy robuste de sa maturité structurelle, s'inscrivant dans la Height Variation Hypothesis comme prédicteur robuste de la diversité spécifique en milieu forestier (Torresani et al., 2023 ; Næsset, 2002). La stratification verticale peut être caractérisée finement par la distribution des retours à différentes hauteurs et des indices de complexité verticale, des métriques fortement corrélées à des indicateurs de biodiversité multi-taxons ; lichens, oiseaux, invertébrés forestiers (Penone et al., 2019 ; Toivonen et al., 2023 ; Heidrich et al., 2023). Enfin, la fermeture du couvert est approchée via la proportion de retours au-dessus d'un seuil de hauteur donné (Korhonen et al., 2011), bien que la définition de l'ouverture conceptualisée dans l'IBP ne coïncide pas exactement avec les trouées détectées par LiDAR, ce qui illustre les précautions à prendre dans l'interprétation de ces métriques (Collard et al., 2026).

Bois mort : des approches indirectes prometteuses mais limitées

La détection et la quantification du bois mort par LiDAR aéroporté est une question plus complexe, qui mérite d'être abordée avec nuance. Le LiDAR ne permet pas de quantifier directement le volume de bois mort qu'il soit debout ou au sol, de la même manière qu'un inventaire terrain. Néanmoins, plusieurs approches ont été explorées dans la littérature.

Concernant le bois mort sur pied, certaines études ont montré qu'il est possible de le détecter dans des nuages de points à haute densité, notamment en identifiant des troncs verticaux dépourvus de retours foliaires (Pesonen et al., 2008 ; Jarron et al., 2021). Cette détection reste cependant difficile sous couvert fermé en raison de l'occlusion, et demeure plus accessible par LiDAR terrestre que par LiDAR aéroporté.

Concernant le bois mort au sol, la difficulté ne tient pas à la pénétration du couvert : la densité de points atteinte dans cette étude (800 à 1500 pts/m²) fournit suffisamment de retours-sol même en période de végétation. La limite est d'ordre structurel : un tronc couché, en particulier lorsqu'il est ancien et affaissé, présente une signature altimétrique proche de celle de la microtopographie du sol environnant, ce qui le rend difficile à isoler. C'est pourquoi Labenski et al. (2023) montrent que le LiDAR n'explique qu'une faible part de la variance du volume de bois mort grossier au sol, alors même que le bois mort sur pied se modélise avec une bien meilleure précision.

En pratique, la contribution la plus réaliste du LiDAR pour le bois mort est indirecte : des métriques de hauteur de canopée, de biomasse ou de topographie sont positivement corrélées à la présence de bois mort, car elles peuvent refléter le degré de maturité générale du peuplement. Collard et al. (2026) observent ainsi que les facteurs bois mort de l'IBP sont principalement corrélés à des variables topographiques (pente et altitude), davantage qu'aux métriques LiDAR

structurales stricto sensu. En résumé, le LiDAR permet d'approcher la présence de bois mort de manière probabiliste et contextuelle, plutôt que de le quantifier directement.

Intégration du LiDAR dans l'analyse de l'habitat des saproxyliques

L'utilisation du LiDAR pour caractériser l'habitat des coléoptères saproxyliques reste encore peu répandue dans la littérature scientifique, ce qui confère à cette approche une originalité méthodologique notable.

Les études disponibles suggèrent néanmoins que les métriques LiDAR de hauteur et de complexité verticale sont particulièrement pertinentes pour expliquer la diversité des communautés forestières, car elles structurent les niches écologiques disponibles (Toivonen et al., 2023). Dans ce cadre, l'approche développée par Collard et al. (2026) qui consiste à utiliser des métriques LiDAR pour prédire l'IBP, un indice composite de qualité d'habitat forestier, illustre la pertinence de cette stratégie pour évaluer le potentiel d'habitat à large échelle sans nécessiter d'inventaires terrain exhaustifs.

L'intégration du LiDAR dans l'analyse de l'habitat des saproxyliques s'inscrit ainsi dans une démarche plus large de suivi des dynamiques forestières, avec l'hypothèse que l'augmentation progressive de la maturité structurelle telle que détectable par LiDAR se traduira à terme par des changements mesurables dans les communautés d'organismes saproxyliques associées.

2. Objectifs et schéma conceptuel de l'étude

Ce mémoire de bioingénieur s'intéresse au concept de libre évolution des milieux forestiers wallons et s'appuie sur le cadre du premier inventaire réalisé au PNESEM. En effet, cet inventaire permet de faire un état des lieux initial des caractéristiques et spécificités du PN, et plus précisément des RBI qui y sont intégrées. Ces dernières sont une réponse concrète aux pressions anthropiques croissantes, menaçant la biodiversité qu'elles abritent, et en particulier les communautés de coléoptères saproxyliques, étroitement dépendantes de la disponibilité en bois mort et en microhabitats dendrologiques. Elles visent à restaurer les dynamiques naturelles des forêts feuillues wallonnes.

Afin de pouvoir aborder cet objectif global, trois questions de recherche ont émergé :

- **Quelle peut être la structure initiale des peuplements (T0) et pouvons-nous observer ou non des différences dans la diversité, l'abondance et la composition des communautés de coléoptères entre les RBI avec des peuplements gérés ?**

Hypothèse : La mise sous réserve de ces zones forestières au sein du PNESEM est assez récente (2022) et s'est faite sur des zones délaissées par le Département Nature et Forêt (DNF), sans archives précises des interventions sylvicoles. Dès lors, une différenciation des caractéristiques structurelles ou écologiques pourrait se marquer ou dans le cas contraire, ne le pourrait pas, de par la récente protection. Idéalement, aucune différence ne devrait apparaître pour le moment compte tenu d'une vision long terme de la mise en réserve.

- **Quels facteurs de la structure forestière, mesurée par le LiDAR, sont les plus explicatifs de la diversité, l'abondance et la composition des communautés de coléoptères ?**

Hypothèse : Suite à la littérature scientifique, les proxys structuraux explicatifs pour les communautés de coléoptères devraient être l'ouverture du couvert forestier, la présence significative de vieux arbres, la présence de bois mort ainsi que la succession d'étages forestiers variés. Ces réponses permettront dès lors de caractériser les milieux plus ou moins propices aux familles de coléoptères et particulièrement aux saproxyliques.

- **Existe-t-il d'autres paramètres de mesures d'indices de naturalité forestière qui obtiendraient des résultats comparables à la technologie LiDAR et dont l'obtention serait plus simple ?**

Hypothèse : L'IBP est un indice de naturalité environnemental déjà bien connu du milieu scientifique et forestier. Son utilisation dans le cadre de recherches de ce type pourrait s'avérer intéressante et efficace. Des paramètres hydrographiques ou topographiques pourraient également apporter des réponses quant aux caractéristiques des communautés de coléoptères. Le LiDAR reste une technologie pionnière pour la caractérisation des communautés de coléoptères et plus largement dans cette classe de recherche scientifique. Son utilisation pourrait donc s'avérer bénéfique et ce, durant l'ensemble de la durée de recherche en permettant un suivi régulier et précis de proxys forestiers.

Schéma conceptuel

La démarche générale de cette étude se structure en deux temps. Les données sont d'abord collectées sur la zone d'étude (PNESEM) via un inventaire entomologique, une caractérisation de la structure forestière par LiDAR et un inventaire IBP. Concernant les deux dernières, je n'ai pas participé à la collecte des données. Elles sont ensuite traitées en quatre analyses successives découlant des trois sous questions de recherches. La première examine si des différences préexistantes sont détectables entre sites désignés en RBI et en contrôles à l'état initial, sur le plan entomologique puis structurel. La deuxième identifie les facteurs structuraux les plus explicatifs des communautés de coléoptères. La troisième compare le LiDAR à des approches alternatives (IBP, variables topo-hydrographiques). Enfin, des analyses post-hoc complémentaires répondent aux questionnements émergés en cours d'étude ou nécessaires à la compréhension de l'objectif général. Un schéma explicatif de cette démarche est repris ci dessous (Fig 3).

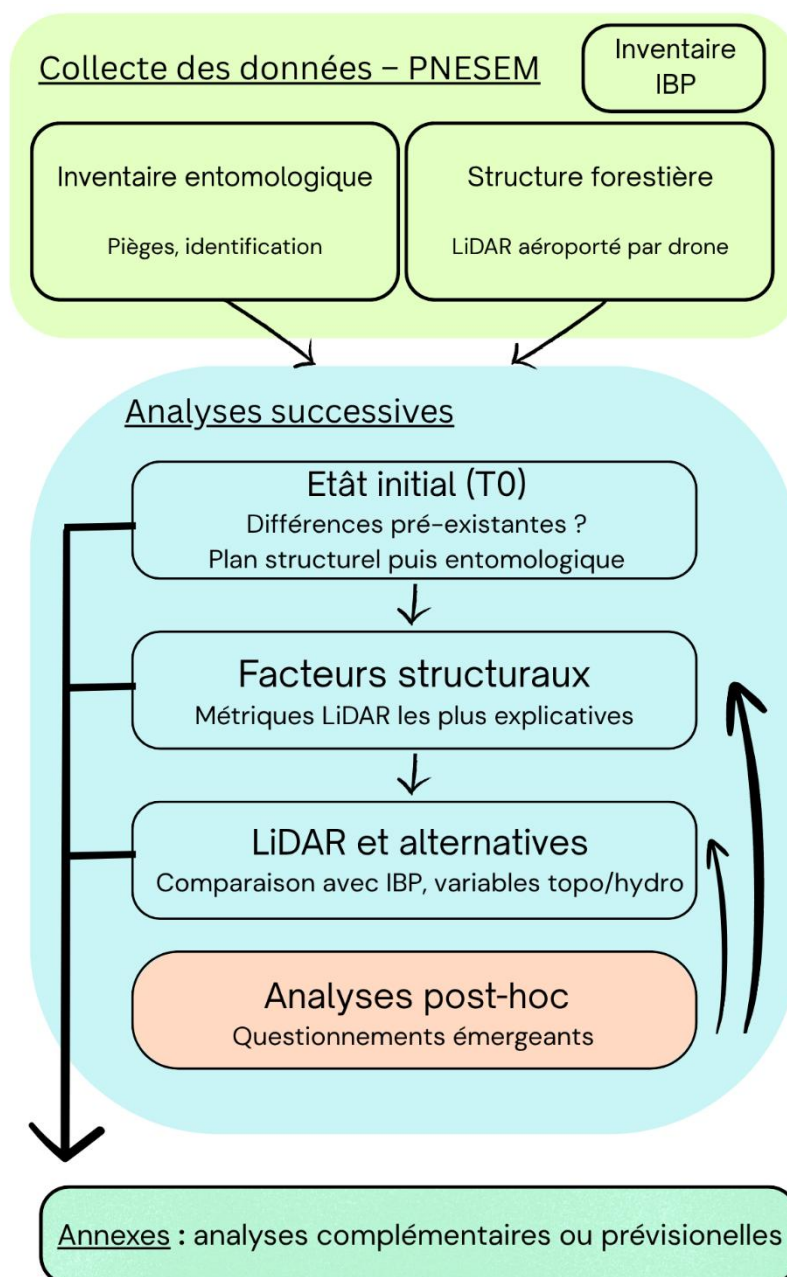


Figure 3 : Schéma explicatif de la démarche générale de l'étude. Auteur : A. Decamps

3. Matériels et Méthode

Les points 1. et 2. suivants sont des résumés de points déjà abordés par un mémoire précédent relevant du même projet et réalisé par Marion Campeol (Campeol, 2025). Les modalités du projet n'ont que peu été modifiées. Dès lors, une réécriture de ces points spécifiques a été faite agrémenté de quelques modifications, telles que des cartes.

3.1. Design expérimental et sélection des placettes.

Zone d'étude

Les différents inventaires ont été réalisés au sein du PNESEM, l'un des deux premiers parcs nationaux wallons créé le 9 décembre 2022. Le PN en lui-même s'étend sur 22 129 ha, à travers cinq communes : Couvin, Viroinval, Chimay, Momignies et Froidchapelle. La zone d'étude de ce mémoire s'étend sur trois régions naturelles belges que sont la Fagne, la Calestienne et l'Ardenne. De plus, trois cantonnements sont couverts par la zone : Chimay, Couvin et Viroinval (Figure 4).

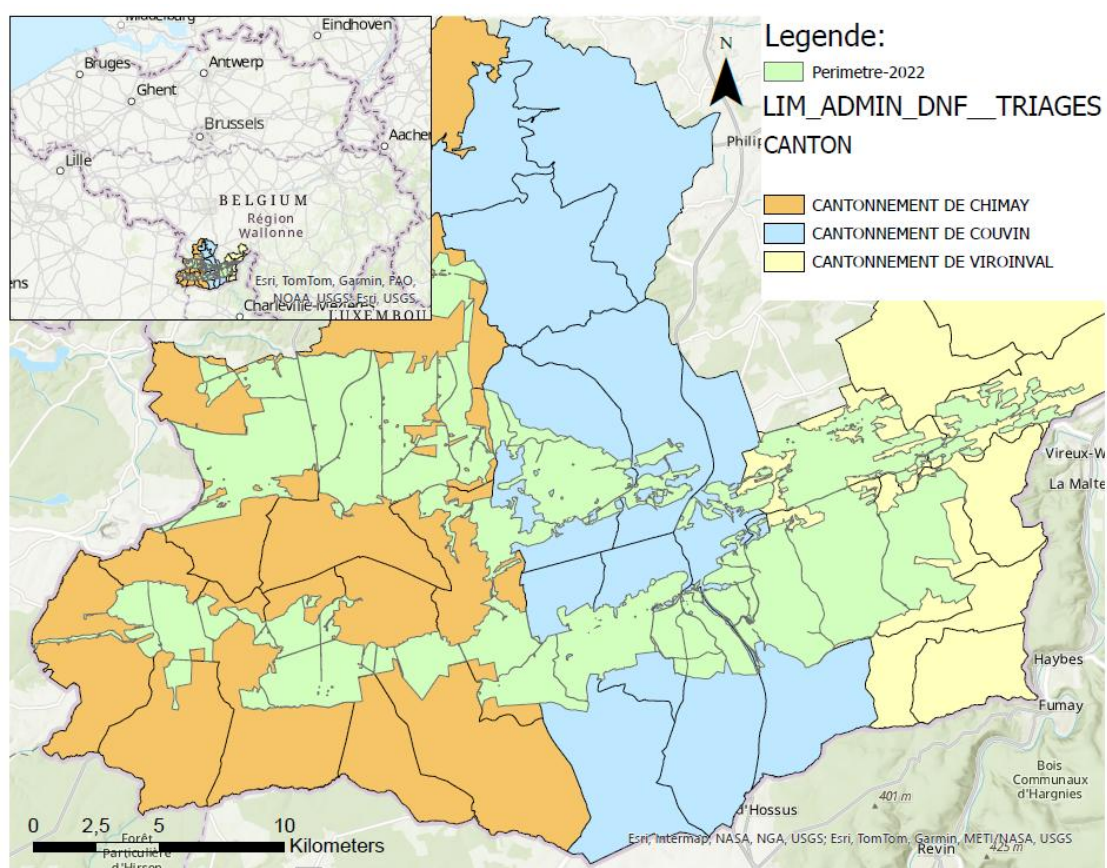


Figure 4 : Cantonnements forestiers DNF de Chimay, Couvin et Viroinval dans la Région wallonne et limite géographiques du PNESEM (périmètre 2022)

Ce vaste territoire permet d'englober des habitats variés, tels que des forêts, des pelouses calcicoles, des landes résiduelles, d'anciennes carrières, des milieux humides tels que des rivières : Eau Noire, Eau Blanche et Viroin (cfr annexe A), des réseaux de mares et des étangs. Les écosystèmes forestiers couvrent, à eux seuls, 79% de cette surface, et sont dominés par des feuillus tempérés comme le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le chêne (*Quercus* spp.). L'ensemble de ces

biotopes offre une diversité de niche écologique, permettant à 80% des espèces wallonnes de s'y installer (Parc National de l'Entre-Sambre-et-Meuse, 2022). Près de 1 800 hectares de forêts sont désormais placés en libre évolution dans le PNESEM, constituant un réseau de Réserves Biologiques Intégrales (RBI) inédit à l'échelle du pays. (*Réserve biologique intégrale (RBI) - Parc national ESEM*, s. d.) et favorisant la résilience de ces écosystèmes.

Points d'échantillonnage

Le protocole d'inventaire en insectes saproxyliques comprenant la sélection des sites, le choix du matériel utilisé et de la méthode d'échantillonnage a été élaboré par Axel Bourdouxhe et Marc Dufrêne afin de répondre aux objectifs des différents inventaires réalisés dans le PNESEM avant le commencement de ce mémoire.

L'inventaire des arthropodes saproxyliques repose sur la mise en place de 30 placettes d'inventaires : 21 situées en RBIs et 9 en forêts exploitées utilisées comme contrôles. Ces placettes contrôles ont été sélectionnées pour leur similarité écologique avec les RBI situées à proximité, afin de permettre une comparaison robuste entre contextes forestiers contrastés. Leur localisation spatiale se trouve en figure 5.

La sélection des placettes en RBI répond à deux critères principaux. D'une part, elles doivent assurer la représentativité de la diversité écologique de la zone d'étude. Cette répartition est construite à partir du modèle de végétation naturelle potentielle (VNP) (Bourdouxhe et al., 2023), élaboré à partir de la typologie EUNIS, de relevés phytosociologiques, d'expertises de terrain et de variables environnementales (climat, sol, topographie). Les VNP estiment la végétation théorique qu'un milieu développerait en libre évolution, et la stratification proportionnelle garantit une représentation équilibrée des différents types au sein du PNESEM. D'autre part, seules les RBI de plus de deux hectares ont été retenues, afin de réduire les effets de bord et la fragmentation, et d'assurer la présence de structures typiques des forêts non exploitées telles que les bois morts et les microhabitats dendrologiques (Larrieu & Gosselin, 2015). La figure 35 en Annexe A permet de localiser les limites des RBI par rapport à l'ensemble du PNESEM.

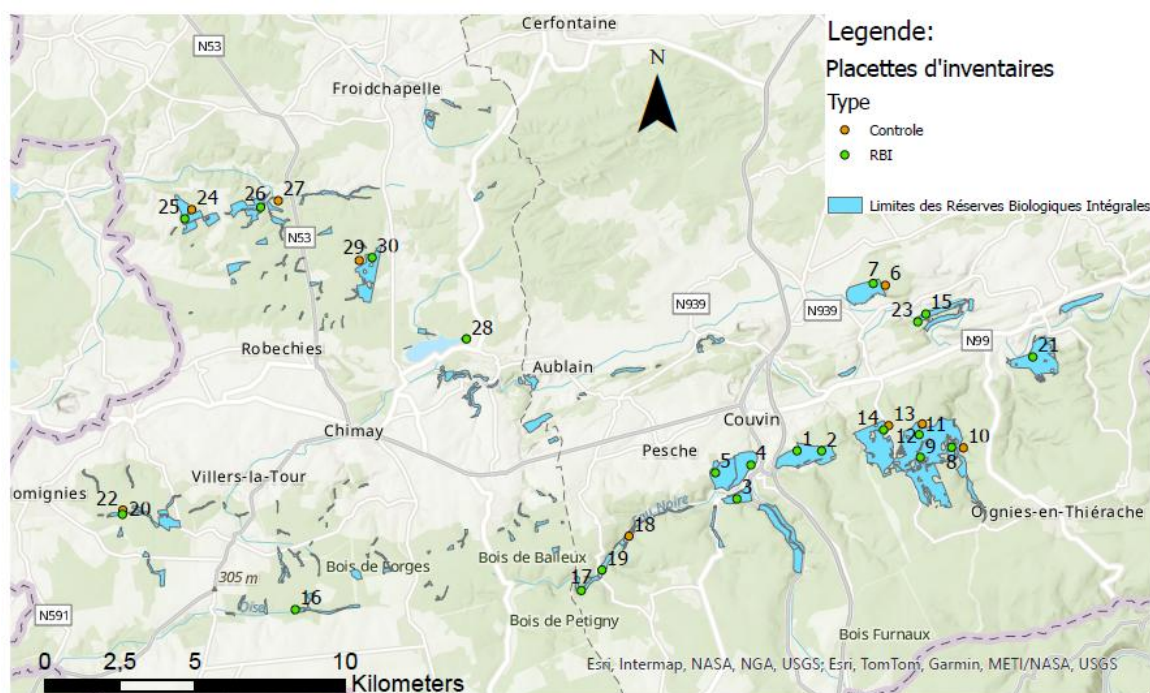


Figure 5 : Localisation des placettes d'inventaires au sein des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) (Vert) et dans les zones de contrôles proches (orange). Les numéros permettent d'identifier les placettes.

3.2. Acquisition des données entomologiques.

3.2.1. Installation des pièges

Deux types de pièges complémentaires ont été utilisés pour l'échantillonnage des coléoptères, ciblant respectivement les espèces volantes et les espèces au sol. La mise en places des pièges a été faite avant ma participation à ce projet, et ce par Madame Campeol avec l'appui de Monsieur Steels.

Les pièges à interception de vol (FIT), également appelés « Polytrap » constituent une méthode passive utilisée pour collecter des insectes volants actifs, fournissant un échantillon aléatoire d'individus qui passent à la hauteur du piège (Bach et al., 2023). En effet, il s'agit d'un piège à interception multidirectionnelle constitué de deux panneaux en plexiglas de 73x42cm disposés en croix au-dessus d'un entonnoir menant à un récipient de 11cm de diamètre sur 13cm de hauteur (1.235L) (Figures 6 et 7). Le récipient collecteur contient 300 ml de solution saline, utilisé comme liquide conservateur, enrichi en éthanol à 99%. Contrairement à Campeol (2025), le vinaigre a été remplacé par une solution saline enrichie en éthanol afin de limiter l'attraction non sélective et améliorer la conservation des spécimens. L'éthanol agit lui comme un leurre olfactif, car il est libéré lors de la décomposition des tissus du bois mort ou de la sève des arbres blessés et dépérissant, signalant un état de stress (Bouget et al., 2009; Montgomery & Wargo, 1983). Le piège est suspendu à une branche à hauteur d'homme au centre de chaque placette, hauteur à laquelle l'abondance et la diversité des coléoptères capturés sont maximales (Ruchin & Egorov, 2021).



Figure 6 : Photo d'un piège à vitre sur le terrain

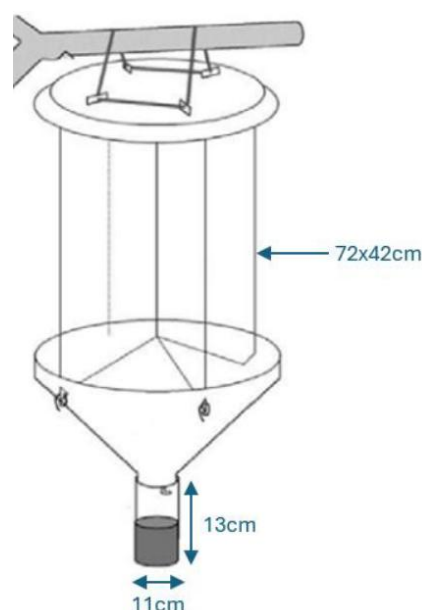


Figure 7 : Schéma d'un piège à vitre. D'après : (Nageleisen and Bouget, 2009), modifié.

En comparaison, les pièges à fosse constituent une méthode standard pour capturer les insectes terrestres et peuvent intégrer des appâts pour attirer les insectes en fonction de leurs préférences alimentaires (Bach et al., 2023). Le dispositif est un récipient de 8.5 cm de diamètre et 10 cm de hauteur (0.57 L), enterré de sorte que son ouverture soit au niveau du sol. Chaque piège contient 200 ml de vinaigre additionné d'une goutte de savon liquide inodore pour réduire la tension superficielle, empêchant ainsi les insectes de flotter et de s'échapper (Nageleisen &

Bouget, 2009). Sur le terrain, un couvercle surélevé de cinq centimètres par deux bâtons en bois protège le dispositif des précipitations et des chutes de feuilles (Figures 8 et 9).



Figure 8 : Schéma d'un piège à fosse.

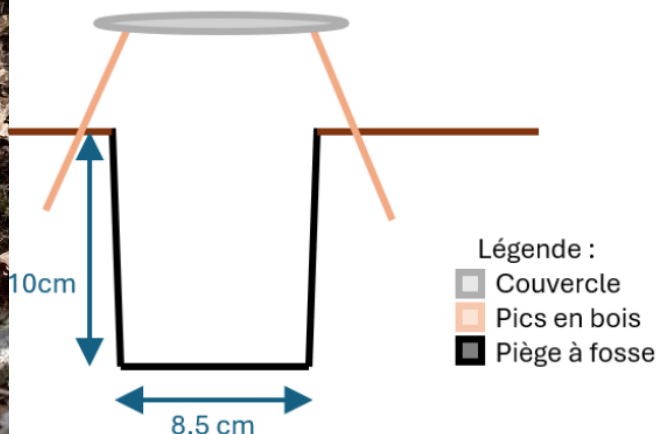


Figure 9 : Photo d'un piège à fosse sur le terrain

Sur chaque placette, cinq pièges à fosse sont installés. Le premier est placé près du Polytrap et constitue le centre des quatre autres, alignés d'est en ouest, espacés de 10 m, avec deux pièges de chaque côté du piège central. Cette disposition est choisie de manière arbitraire pour faciliter leur localisation sur le terrain.

Il convient de noter que certaines placettes ont été affectées par des retournements de pièges dus au passage de sangliers, ce qui a pu réduire ponctuellement l'effort de capture effectif. Cet aléa est pris en compte dans l'interprétation des données.

3.2.2. Récolte des pièges

Les inventaires ont été réalisés d'avril à octobre, période correspondant à l'activité des coléoptères adultes (Dodelin, 2006). Durant cette période, les pièges ont été récoltés toutes les deux semaines.

Lors de chaque visite, les pièges à fosses étaient récupérés en les retirant du sol et en leur apposant un couvercle avant d'être remplacés par des pots neufs. Les contenus collecteurs des Polytrap étaient déversés dans un pot vide scellé, puis remplacés par une nouvelle solution de saumure et éthanol.

Une fois de retour au laboratoire, chaque pot était traité individuellement. Le contenu était déversé sur un tamis à maille fine (1 mm ou 750 µm) afin de séparer les insectes des impuretés. Chaque insecte était ensuite transféré à l'aide d'une pince souple dans un pilulier étiqueté (Figures 10 et 11). Une double identification du pilulier était systématiquement réalisée pour assurer la traçabilité (sur le couvercle et sur un papier annoté placé à l'intérieur), en mentionnant la date de collecte, la placette et l'emplacement au sein de la placette.



Figure 11 : Identification à l'aide d'un binoculaire d'un hanneton des sables (*Serica brunnea*)



Figure 10 : Tamis à maillage fin (1mm) et pilulier adjacent

3.2.3. Identification

Tous les coléoptères adultes collectés sont identifiés jusqu'au niveau de la famille. Pour les familles *Carabidae*, *Cerambycidae* et *Scarabaeidae*, l'identification est poussée jusqu'au niveau de l'espèce. Les autres ordres d'insectes ainsi que les myriapodes, crustacés et collemboles ont été dénombrés sans identification plus fine.

Les familles de coléoptères ont été déterminées à l'aide des clés de Ferret-Bouin (1995) et de Lompe (2024). Les espèces de *Carabidae* ont été identifiées grâce à Roger et al. (2010), et les *Cerambycidae* à l'aide de Lompe (2024). Les *Scarabaeidae* grâce à CHARRIER (2002).

Les identifications ont été réalisées sous binoculaire à l'aide de clés dichotomiques. Les données ont été enregistrées dans des fichiers tableurs structurés : une feuille de synthèse par ordre, une feuille détaillant les familles de coléoptères, et une feuille par famille cible recensant les espèces identifiées.

3.3. Acquisition et traitement des données de terrain et LiDAR

En complément de l'inventaire entomologique, la structure forestière des placettes a été caractérisée par télédétection LiDAR aéroportée par drone. L'objectif est de disposer d'un référentiel structurel objectif, spatialement continu et reproductible dans le temps, permettant de mettre en relation les dynamiques forestières avec les communautés d'arthropodes inventoriées. Sur les 30 placettes entomologiques, 21 ont pu être survolées par le LiDAR, dont 17 RBI et 4 contrôles. Toutes les analyses intégrant des données LiDAR sont donc basées sur ce sous-ensemble.

3.3.1. Dispositif d'acquisition

Les données LIDAR ont été collectées à l'aide d'un drone DJI Matrice 350 RTK (Figure 12), équipé d'un capteur Zenmuse L2, intégrant un scanner LiDAR multi-échos (permettant jusqu'à cinq retours enregistrés par impulsion laser), couplé à un module GNSS-RTK et à une centrale inertielle (IMU) de haute précision, et cela, de façon à garantir un géoréférencement fin du nuage de points et permettre une reproductibilité satisfaisante entre les différentes campagnes dans le futur. La capacité multi-échos est particulièrement adaptée aux milieux forestiers : chaque impulsion pouvant traverser successivement plusieurs strates de végétation avant d'atteindre le sol, elle permet de reconstituer simultanément la structure du couvert et la pénétration verticale sous canopée, offrant ainsi une caractérisation fine de la stratification à différentes hauteurs.



Figure 12 : Drone DJI Matrice 350 RTK avant lancement

Les vols ont été réalisés à environ 120 m au-dessus du sol, avec une vitesse de déplacement de $8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ et un recouvrement latéral de 60 % entre les bandes de vol, assurant une continuité suffisante du nuage de points. La densité de points obtenue est de l'ordre de 800 à 1500 pts/m² en contexte forestier, ce qui est nettement supérieur aux standards des programmes nationaux aéroportés — à titre de comparaison, le programme LiDAR-HD français atteint 10 à 40 pts/m². Cette haute densité garantit l'extraction de métriques structurelles robustes à l'échelle de la canopée et des strates intermédiaires. La précision géométrique est millimétrique au sein du nuage de point et d'environ 4 cm en vertical et 5 cm en latéral pour la localisation du nuage de point par rapport à la réalité, sous réserve de bonnes conditions de réception GNSS ; en cas d'indisponibilité du réseau RTK, les fichiers RINEX des stations WalCORS ont été utilisés pour la correction différentielle de position.

La caméra RGB intégrée (capteur CMOS 4/3, recouvrement longitudinal de 75 %) permet en outre l'acquisition simultanée d'orthophotographies à environ $3 \times 3 \text{ cm}$ de résolution, mobilisables pour l'interprétation visuelle des structures forestières : ouvertures de canopée, lisières internes, zones de régénération, infrastructures.

Deux pilotes agréés (permis Open A1/A3) étaient présents lors de chaque vol pour assurer la sécurité des opérations. Les plans de vol ont été configurés en amont sur la base de paramètres identiques entre campagnes, garantissant la comparabilité des données dans le temps.

Les zones survolées correspondent aux RBI en mauve et les contrôles en orange sur la figure 13. La totalité des placettes d'inventaire n'a cependant pas pu être couverte, en raison des contraintes météorologiques et de la fenêtre temporelle limitée avant la perte des feuilles en début d'octobre. La répartition spatiale des placettes survolées est présentée sur la carte ci-dessus. Une comparaison avec la Figure 5 en section 3.1. permet de localiser les placettes non survolées.

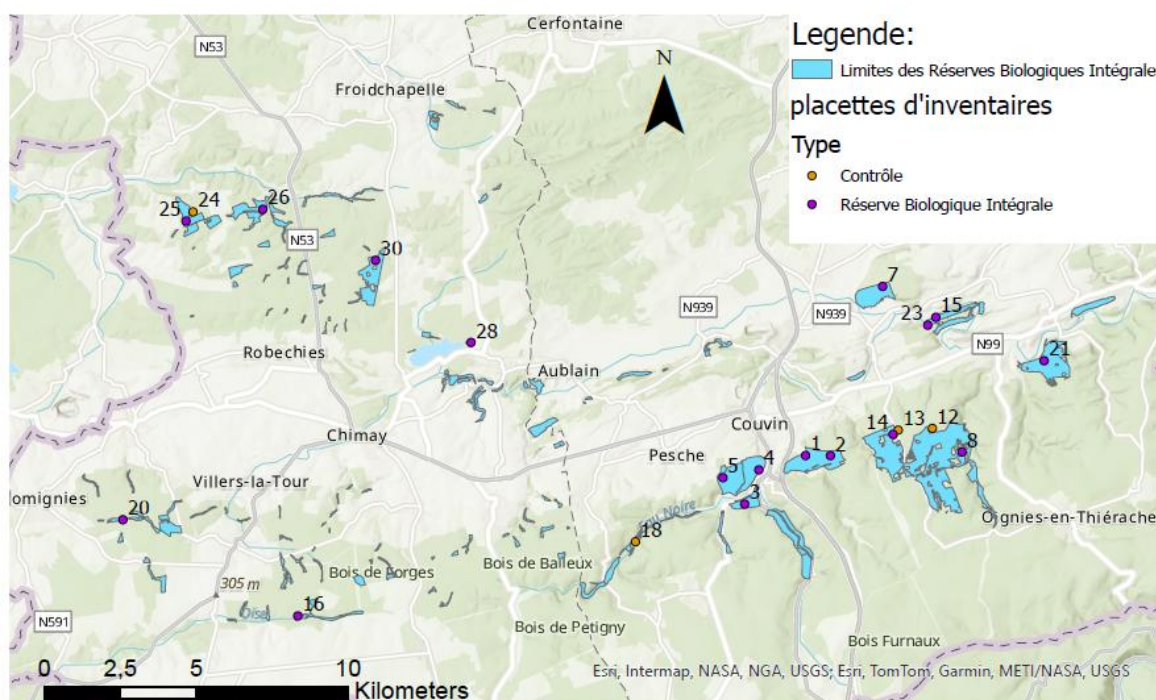


Figure 13 : Localisation des placettes de récolte entomologiques au sein des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) choisies (Violet) et dans les zones de contrôles (orange) survolées par le LIDAR. Numéros = ID de la placette

3.3.2. Stratégie d'acquisition et effet de la phénologie

Les acquisitions principales ont été réalisées en période feuillée (été), ce qui permet de caractériser la structure du couvert au moment où la canopée est pleinement développée. Ce choix privilégie la description de la structure fonctionnelle des peuplements (stratification, fermeture du couvert, hétérogénéité verticale) au détriment d'une restitution optimale du sol. Les performances multi-échelles du capteur garantissent néanmoins une pénétration effective sous couvert.

L'effet de la phénologie sur les métriques dérivées représente une source potentielle de biais à documenter. En période feuillée, la densité du feuillage des peuplements décidus augmente l'occlusion et peut affecter certaines métriques de sous-bois, en réduisant les retours dans les strates basses de végétation. La détection du bois mort au sol relève quant à elle d'une limite distincte, d'ordre structurel, discutée en section 1.6. sous-section « Bois mort ».

3.3.3. Traitement des données LiDAR

Les données brutes du capteur ont été traitées par l'équipe du projet (Gembloux Agro-Bio Tech, ULiège) via le logiciel DJI Terra pour produire les nuages de points classifiés au format LAS, ainsi qu'un modèle numérique de surface (MNS) et un modèle numérique de terrain (MNT). L'analyse des nuages de points a ensuite été réalisée sous R (v. 4.5.2) à l'aide du package lidR (v. 4.0.3), qui permet la normalisation des hauteurs par rapport au MNT, la visualisation, le calcul de métriques et la production de rasters synthétiques.

Les métriques sont calculées à l'échelle des placettes d'un hectare, pour permettre la comparaison directe avec les données d'inventaire terrain.

3.3.4. Sélection et justification des métriques retenues

Sur la base des travaux de Collard et al. (2026) et l'ensemble des 68 métriques calculées, 50 ont été mobilisées dans les analyses exploratoires non contraintes par le nombre de variables (corrélations de Spearman, Random Forest). L'analyse de colinéarité entre ces 50 métriques (corrélogramme de Spearman, voir Annexe E) révèle cinq groupes de variables fortement redondantes : le premier et plus large groupe rassemble l'ensemble des percentiles de hauteur (zp20 à zp99), la hauteur moyenne, la hauteur médiane et la couverture de canopée ; le deuxième regroupe les métriques de densité de la sous-canopée intermédiaire (strates 7–20 m), dont mid1_7_13_dens_prop et enl ; le troisième comprend les métriques de variabilité globale des hauteurs (zsd, zvar, ziqr, zcv) ; le quatrième rassemble les variables d'asymétrie et de strates basses (lskew, zskew, pgt_zmean) ; le cinquième réunit les indices synthétiques de complexité structurale (icva, zl3). Les groupes de hauteur et de strates basses présentent des corrélations négatives entre eux.

Sur cette base, un sous-ensemble de 15 métriques non redondantes a été retenu pour les analyses intermédiaires (PERMANOVA marginale, exploration visuelle par boxplots) : une représentante a été conservée pour chacun des cinq groupes fortement corrélés, auxquelles se sont ajoutées les métriques n'appartenant à aucun de ces groupes (Annexe G). Pour les analyses les plus contraintes par le rapport variables/observations (ACP, RDA), une sélection finale de 7 métriques structurales a été opérée selon trois critères : absence de colinéarité ($p < 0,7$), représentativité des six catégories fonctionnelles de structure forestière, et contrainte liée au faible effectif ($n = 21$). La catégorie « stratification par strates » étant représentée par deux métriques ; une pour la strate intermédiaire, une pour la strate haute, ces six catégories aboutissent au total à sept métriques : la hauteur moyenne (zmean), l'écart-type des hauteurs (zsd), l'asymétrie de la distribution des couches (lskew), le nombre effectif de couches (enl), la couverture du couvert ≥ 2 m (cc_2m), la densité de la strate intermédiaire basse (mid1_7_13_dens_prop) et la variabilité des hauteurs dans la strate haute > 20 m (high_20_zsd).

La liste complète des 68 métriques est présentée en Annexe K.

3.3.5. Variables de terrain complémentaires

Afin de comparer le pouvoir explicatif des métriques LiDAR à celui d'approches moins coûteuses, deux blocs de variables complémentaires ont été acquis pour l'ensemble des 21 placettes disposant de données LiDAR.

a) Variables topographiques et hydrographiques

Cinq variables environnementales ont été extraites pour chacune des 21 placettes. L'altitude, la pente et l'aspect ont été dérivés d'un Modèle Numérique de Terrain (MNT) obtenu auprès du Service Public de Wallonie, traité sous ArcGIS Pro (version 3.2.0.) à l'aide des outils Slope et Aspect du module Spatial Analyst. L'indice topographique de mouillure (TWI, *Topographic Wetness Index*) a été calculé à partir du réseau de drainage dérivé du MNT (Fill → Flow Direction → Flow Accumulation), selon la formule $TWI = \ln(\text{surface drainée} / \tan(\text{pente}))$, cet indice constituant un proxy de l'humidité potentielle du sol (Beven & Kirkby, 1979). La distance au cours d'eau le plus proche a été calculée via l'outil Near d'ArcGIS Pro, en utilisant le réseau hydrographique wallon (RES_HYDRO_WAL_AXES, SPW) comme référence. L'ensemble de ces variables a ensuite été importé dans R pour les analyses statistiques.

b) Indices de Biodiversité Potentielle (IBP)

Les IBPs ont été relevés sur les 21 placettes par les équipes du bureau d'étude Ecofirst au cours de la période hivernale. Ces données ont été extraites du fichier de relevés, qui contient pour chaque placette un score global plafonné (sur 40 points) et déplafonné, ainsi que les scores de dix sous-composantes : A – Essences autochtones, B – Structure, C – Bois morts sur pied, D – Bois morts au sol, E – Très gros bois vivant, F – Arbres à Dendro-Microhabitats (DMH), G – Milieux ouverts, H – Continuité temporelle, I – Milieux aquatiques et J – Milieux rocheux. Chaque sous-composante est notée de 0 à 5, le score plafonné correspondant à la somme plafonnée à 5 points par composante (maximum 40 points), tandis que le score déplafonné autorise un cumul au-delà de ce seuil pour les composantes présentant une valeur écologique particulièrement élevée. Une table de correspondance a permis d'associer chaque placette IBP à son identifiant numérique dans la base de données entomologiques.

3.4. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses a été réalisé sous R (v. 4.5.2). Les principales bibliothèques mobilisées sont : *vegan* pour les analyses multivariées de communautés et les ordinations contraintes ; *varpart* pour la partition de variance ; *iNEXT* pour les courbes de raréfaction et d'extrapolation ; *ggplot2* et *patchwork* pour la visualisation et l'assemblage des figures ; *ggrepel* pour l'annotation des graphiques d'ordination ; *corrplot* pour la visualisation des matrices de corrélation ; *randomForest* pour la modélisation ; *indicspecies* pour les analyses de valeur indicatrice (IndVal) ; *stats* pour les analyses en composantes principales (ACP) ; *lidR* pour le traitement des nuages de points LiDAR ; *car*, *MASS* et *dunn.test* pour les tests statistiques complémentaires ; *tidyverse* pour la manipulation et la jointure des tables de données. Le seuil de significativité retenu est $\alpha = 0,05$ pour l'ensemble des analyses.

3.4.1. Préparation des données et indices de diversité

Une matrice communauté a été construite en agrégeant les abondances de chaque espèce par placette sur l'ensemble de la période de collecte, en ne retenant que les captures effectives (abondance > 0). Une séparation par type de piège est également analysée dans les analyses post hoc. Les variables LiDAR ont été standardisées (centrées-réduites) avant toute analyse comparative ou de modélisation. Pour les analyses de composition, la matrice communauté a été transformée selon la méthode de Hellinger afin d'atténuer l'influence des espèces rares et des abondances extrêmes. L'abondance totale a fait l'objet d'une transformation $\log_{1p}$, conformément aux pratiques standard en écologie des communautés.

Quatre indices de diversité alpha ont été calculés par placette. La richesse spécifique S représente le nombre brut d'espèces observées. L'indice de Shannon H' constitue l'indice principal de ce travail car il intègre simultanément richesse et équitabilité :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

où p_i est la proportion d'individus appartenant à l'espèce i . L'indice de Simpson $1-D$ exprime la probabilité que deux individus tirés aléatoirement appartiennent à des espèces différentes, accordant davantage de poids aux espèces dominantes :

$$1 - D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

L'équitabilité de Pielou J' mesure l'homogénéité de la distribution des abondances entre espèces :

$$J' = \frac{H'}{\ln S}$$

Une valeur proche de 1 indique une communauté équilibrée ; une valeur faible traduit la dominance d'une ou quelques espèces. Avant toute comparaison, l'effort d'échantillonnage a été vérifié par comptage du nombre de récoltes par placette et comparaison des abondances totales entre groupes (voir Résultats, section 4.1).

Un indice de diversité bêta a également été calculé afin de quantifier la variation de composition spécifique entre placettes. L'indice de Sørensen (Sørensen, 1948) mesure la similarité de composition entre deux communautés sur base de la présence/absence des espèces :

$$QS = \frac{2c}{a + b}$$

où a est le nombre d'espèces dans la première placette, b le nombre d'espèces dans la seconde et c le nombre d'espèces communes aux deux. Il varie de 0 (aucune espèce en commun) à 1 (communautés identiques).

3.4.2. Analyses univariées

Les distributions des indices de diversité alpha et de l'abondance ont été explorées visuellement par boîtes à moustaches. Leur comparaison entre groupes (RBI vs Contrôle, puis groupes LiDAR) a été réalisée par le test de Wilcoxon–Mann-Whitney (Wilcoxon, 1945), choisi pour son caractère non paramétrique adapté aux faibles effectifs et aux distributions asymétriques typiques des données écologiques.

La richesse spécifique standardisée par l'effort d'échantillonnage a été comparée par courbes de raréfaction et d'extrapolation, permettant de s'affranchir des déséquilibres d'abondance totale entre placettes.

Les relations entre variables explicatives (LiDAR, topo/hydro, IBP) et indices de diversité alpha ont été explorées par corrélations de Spearman, adaptées aux distributions asymétriques et insensibles aux valeurs extrêmes. La variabilité intra- et inter-groupes des distances de Bray-Curtis a été comparée par test de Kruskal-Wallis, complété si nécessaire par un test post-hoc de

Dunn avec correction de Bonferroni. La dissimilarité de Sørensen ($1 - QS$) a été comparée entre paires intra-RBI, intra-Contrôle et inter-groupes par test de Kruskal-Wallis.

Le pouvoir explicatif des différents blocs de variables sur la diversité alpha et l'abondance a été évalué par régressions linéaires multiples avec sélection forward par critère AIC. La significativité globale de chaque modèle retenu a été évaluée par le test F associé.

3.4.3. Analyses multivariées

Les analyses de composition des communautés reposent sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957), choisie pour sa robustesse aux données d'abondance en écologie et son insensibilité aux doubles zéros. La co-absence d'une espèce dans deux placettes n'étant pas interprétée comme une similarité. L'indice est calculé selon :

$$BC_{ij} = \frac{\sum_k |x_{ik} - x_{jk}|}{\sum_k (x_{ik} + x_{jk})}$$

où x_{ik} et x_{jk} représentent l'abondance de l'espèce k dans les placettes i et j respectivement. Il est compris entre 0 (communautés identiques) et 1 (aucune espèce en commun).

La structure des communautés a été visualisée par NMDS (*Non-Metric Multidimensional Scaling* ; Kruskal, 1964) en trois dimensions, retenues pour obtenir un stress satisfaisant ($< 0,20$). Deux plans bidimensionnels (axes 1-2 et axes 1-3) ont été utilisés pour la représentation graphique.

La significativité des différences de composition entre groupes a été testée par PERMANOVA (Anderson, 2001 ; fonction *adonis2*, 999 permutations). L'homogénéité des dispersions intra-groupe, condition nécessaire à l'interprétation de la PERMANOVA, a été vérifiée par le test de betadisper (Anderson, 2006). Une PERMANOVA marginale a par ailleurs été appliquée pour tester l'effet individuel de chaque variable explicative sur la composition, en contrôlant l'effet des autres.

Les projections des variables explicatives sur l'espace d'ordination NMDS ont été réalisées avec test de significativité par permutation (999). Les variables significatives ($p < 0,05$) sont représentées sous forme de vecteurs proportionnels à leur association avec les axes.

Les profils d'abondance par espèce et par placette ont été visualisés par heatmap. Les espèces statistiquement associées à un groupe ont été identifiées par analyse de valeur indicatrice (IndVal ; Dufrêne & Legendre, 1997), combinant fidélité et spécificité, avec significativité évaluée par permutation.

La structure forestière multivariée entre groupes a été visualisée par ACP sur les 7 métriques LiDAR standardisées (voir section 3.3.4.), avec représentation des deux premiers axes et ellipses de confiance par groupe.

3.4.4. Modélisation et sélection de variables

Afin d'identifier les métriques LiDAR les plus prédictives de la diversité alpha, un modèle de Random Forest (Breiman, 2001) a été calibré sur l'indice de Shannon H' . Cette approche a été retenue pour sa capacité à détecter des relations non linéaires et des interactions entre variables

sans hypothèse sur leur forme. L'importance des variables est évaluée par le pourcentage d'augmentation de l'erreur quadratique moyenne lors de la permutation de chaque variable (%IncMSE). La performance du modèle est estimée par le R^2 *Out-Of-Bag* (OOB).

Le pouvoir explicatif des blocs de variables sur la composition des communautés a été évalué par RDA (*Redundancy Analysis* ; Legendre & Legendre, 2012) avec sélection forward (*ordiR2step*, 999 permutations, $p < 0,05$). Trois blocs ont été testés : (1) les métriques LiDAR ; (2) les cinq variables topographiques et hydrographiques (altitude, pente, aspect, TWI, distance au cours d'eau) ; (3) les composantes IBP (C, D, E, F et score déplafonné total). Les métriques LiDAR ont été mobilisées selon la hiérarchie définie en section 3.4. La composante IBP-B a été exclue en raison de sa variance quasi nulle (18 placettes sur 21 au score maximal).

Une partition de variance (Borcard et al., 1992) entre le bloc LiDAR et le bloc topo/hydro a été conduite pour isoler leurs fractions d'explication respectives et leur variance partagée. En raison du faible effectif, seule la partition de variance entre la variabilité des hauteurs dans la strate haute > 20 m (*high_20_zsd*) et le bloc topographique/hydrographique (6 variables au total) a pu être menée dans des conditions statistiquement valides.

3.4.5. Analyses exploratoires post-hoc : groupes de sous-canopée et type de piège

Afin de tester si d'autres facteurs que la classification RBI/Contrôle pourraient mieux structurer les communautés, quatre partitions alternatives du jeu de données ont été évaluées en rassemblant les 21 placettes en un seul pool : (1) type de végétation naturelle potentielle (VNP) ; (2) canton/localisation géographique ; (3) technique de capture ; (4) groupes LiDAR définis selon la densité de sous-canopée intermédiaire (*mid1_7_13_dens_prop*). Une PERMANOVA a d'abord été appliquée à chaque partition pour identifier celle présentant le signal le plus structurant. La seule partition retenue a ensuite fait l'objet de l'ensemble des analyses décrites en sections 3.4.2, 3.4.3 et 3.4.4.

Afin de tester si le regroupement des données masquait des relations spécifiques à chaque guildes fonctionnelle, une analyse séparée par type de piège et famille cible a porté sur quatre sous-groupes (pièges à fosse toutes familles, Carabidae seuls, Polytrap toutes familles, Cerambycidae seuls), les Scarabaeidae étant écartés pour effectif insuffisant. Pour chaque sous-groupe, les corrélations de Spearman entre métriques LiDAR (et composantes IBP) et indices de diversité ont été recalculées et visualisées par matrice de corrélation ; la richesse a été comparée par courbes de raréfaction/extrapolation (*iNEXT*, $q = 0$). Ces résultats sont présentés en section 4.4.

4. Résultats

Les analyses menées répondent successivement aux trois questions de recherche complétées par des analyses exploratoires post-hoc. L'ensemble des tests appliqués converge vers plusieurs résultats principaux. Premièrement, comme attendu, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les placettes RBI et Contrôle, ni au niveau de la structure forestière mesurée par LiDAR, ni au niveau de la diversité et de la composition des communautés de coléoptères ; résultat en soi biologiquement informatif dans le cadre d'un suivi T0 de réserves récentes. Deuxièmement, la densité de la sous-canopée intermédiaire (*mid1_7_13_dens_prop*) ressort comme le facteur structural le plus cohérent pour expliquer la composition des communautés, de manière convergente à travers plusieurs approches indépendantes ; la

partition des placettes selon ce gradient révèle toutefois une réponse nuancée, l'abondance et la richesse brute étant plus élevées en sous-canopée faible, et seule l'équitabilité (Simpson) plus élevée en sous-canopée dense. Troisièmement, l'analyse séparée par type de piège et famille cible fait émerger des relations structure–communautés masquées par l'agrégation des guildes, notamment pour les Carabidae (stratification verticale) et les Cerambycidae. Enfin, les analyses comparatives entre blocs de variables (LiDAR, topo/hydro, IBP) apportent des éléments de contextualisation sur la valeur ajoutée respective de chaque approche.

4.1 Préparation des données et indices de diversité

L'exploration préalable des données a permis de vérifier trois conditions nécessaires aux analyses comparatives (Figure 14). Premièrement, l'effort d'échantillonnage est comparable entre les placettes RBI et Contrôle : le nombre moyen de récoltes par placette est quasi identique dans les deux groupes (RBI = 13,1 ; Contrôle = 13,0), indiquant un protocole équilibré. Une différence d'abondance totale moyenne est néanmoins observée entre les deux groupes (RBI = 1 459 ind. ; Contrôle = 1 698 ind.), ce qui justifie le recours aux courbes de raréfaction pour standardiser les comparaisons de richesse spécifique. Deuxièmement, les distributions d'abondances sont fortement asymétriques, typiques des données écologiques, ce qui justifie le recours systématique à des méthodes statistiques non paramétriques pour l'ensemble des analyses. Troisièmement, les deux techniques de capture utilisées (pièges à fosse et Polytraps) produisent des richesses spécifiques comparables et ne nécessitent pas d'être intégrées comme covariable dans les analyses comparatives. Elles ciblent néanmoins des guildes fonctionnelles distinctes, dont les réponses différentielles à la structure forestière sont examinées dans les analyses post-hoc présentées en section 4.4.

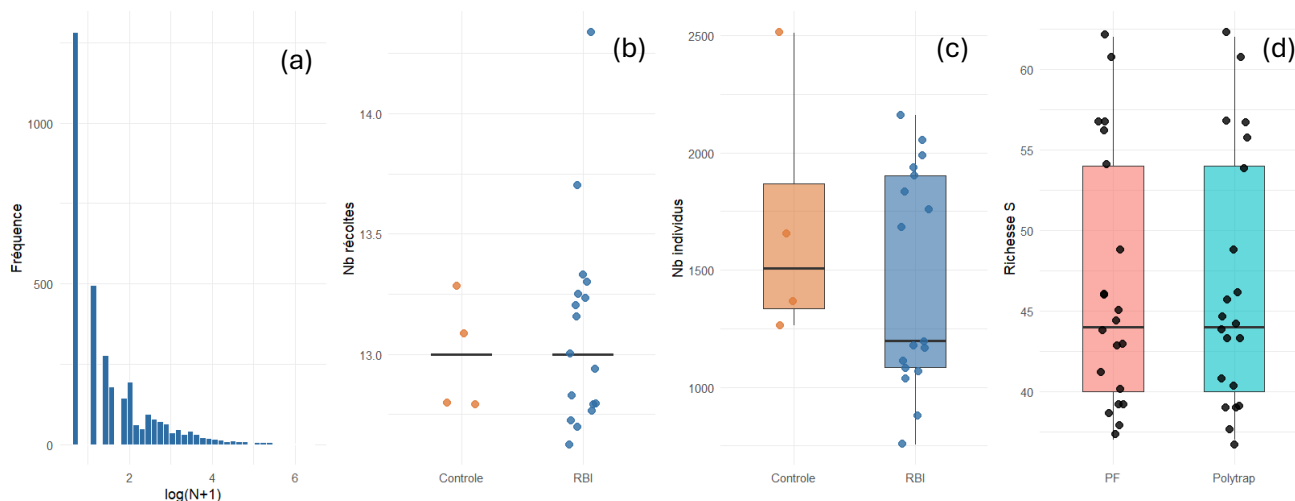


Figure 14 : Exploration des données entomologiques. (a) Distribution des abondances(log). (b) Nombre de récoltes par placettes. (c) nombre d'individus par placettes. (d) Richesse par technique de capture.

4.2. État T0 de la mise en RBI sur la structure forestière

La structure de corrélation entre les métriques LiDAR révèle cinq groupes de variables fortement redondantes détaillés en section 3.3.4. (Voir aussi Annexe F).

Aucun test de Wilcoxon appliqué aux métriques LiDAR ne révèle de différence significative entre placettes RBI et Contrôle (toutes $p > 0,05$). La hauteur moyenne de canopée est quasi identique entre les deux groupes ($zmean \approx 16$ m, $p = 0,964$). La variable la plus proche du seuil de significativité est l'écart-type des hauteurs interne à la strate ($vlow_0_75_1_5_zsd$) ($p = 0,139$). Les médianes sont similaires pour l'ensemble des variables testées. Les Contrôles présentent des valeurs médianes numériquement supérieures aux RBI pour la densité de la sous canopée intermédiaire ($mid1_7_13_dens_prop$) (0,57 vs 0,43), la densité des grands arbres et émergents ($high_20_dens_prop$) (0,44 vs 0,32) et la variabilité des hauteurs dans la strate haute > 20 m ($high_20_zsd$) (2,21 vs 1,47), sans que ces différences atteignent le seuil de significativité (Figure 15).

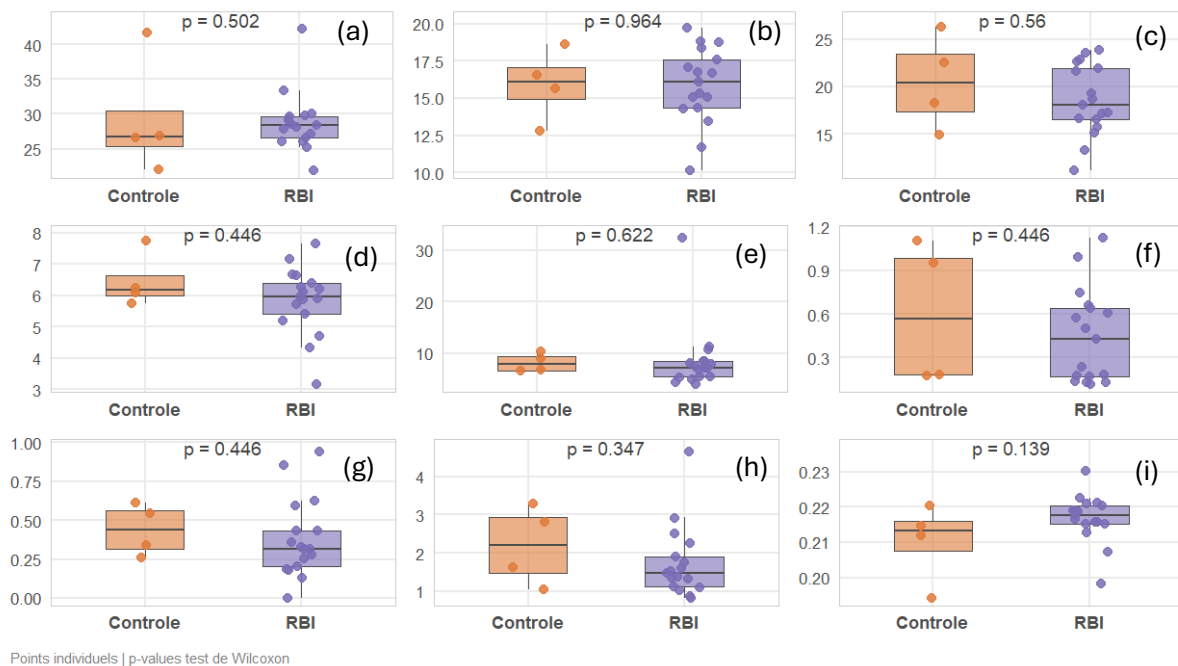


Figure 15 : Comparaison des métriques LiDAR de structure forestière entre placettes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). De haut en bas et de gauche à droite : (a) hauteur maximale ($zmax$), (b) hauteur moyenne ($zmean$), (c) nombre de strates (enl), (d) hétérogénéité verticale globale (zsd) et (e) centrale ($ziqr$), (f) densité de sous-canopée 7-13 m ($mid1_7_13_dens_prop$), (g) densité de canopée > 20 m ($high_20_dens_prop$), (h) variabilité de la canopée haute ($high_20_zsd$) et de (i) la strate basse ($vlow_0_75_1_5_zsd$).

La PERMANOVA confirme l'absence de différence de structure forestière globale entre RBI et Contrôle ($R^2 = 0,026$, $p = 0,788$) : le statut de protection n'explique que 2,6 % de la variation multivariée de structure forestière, indiscernable du hasard. Le test de betadisper (Figure 16) révèle des dispersions internes quasi identiques entre les deux groupes (Contrôle = 2,40 ; RBI = 2,36 ; $p = 0,935$), indiquant que les RBI ne sont pas structurellement plus hétérogènes que les Contrôles dans l'espace des métriques LiDAR structurales utilisées. Le graphique de dispersion confirme visuellement ces résultats : les centroïdes des deux groupes sont très proches et l'ellipse des Contrôles est entièrement incluse dans celle des RBI, à l'exception d'une placette Contrôle présentant une valeur extrême sur le second axe.

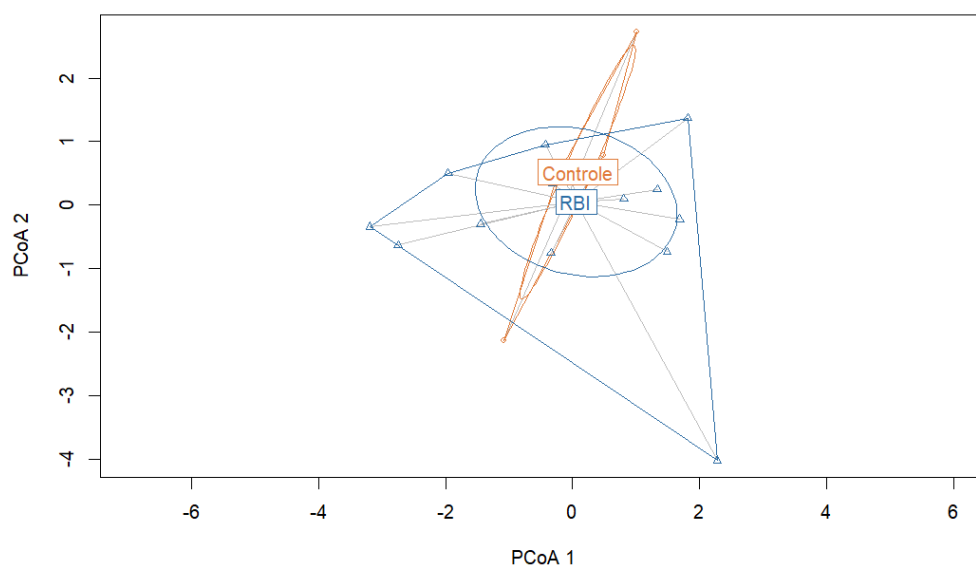


Figure 16 : Analyse de la dispersion multivariée (betadisper, distance euclidienne) des métriques LiDAR entre placettes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). Les axes PCoA 1 et 2 résument la variabilité structurale entre placettes ; les ellipses et les segments illustrent la dispersion interne à chaque groupe autour de son centroïde.

La PCA sur les 7 métriques LiDAR ($PC1 = 30,6 \%$, $PC2 = 24,9 \%$, soit $55,5 \%$ de variance cumulée) confirme visuellement l'absence de séparation entre RBI et Contrôle dans l'espace structural multivarié (Figure 17). Les points des deux groupes sont entièrement mélangés au centre de l'espace d'ordination. L'ellipse des Contrôles apparaît plus étendue que celle des RBI, tirée par deux placettes Contrôle structuralement atypiques dans des directions opposées (12 et 24), tandis que les deux autres Contrôles sont indiscernables des RBI centraux. Ce résultat illustre l'hétérogénéité interne du groupe Contrôle plutôt qu'une différence systématique avec les RBI.

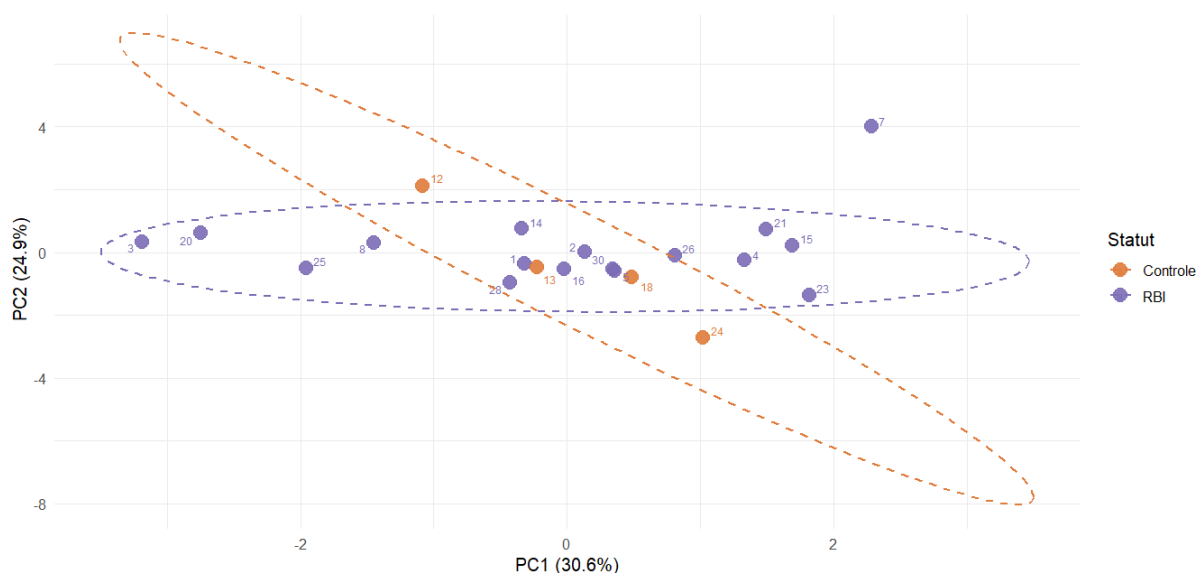


Figure 17 : ACP des métriques LiDAR ($PC1 = 30,6 \%$; $PC2 = 24,9 \%$; variance cumulée = $55,5 \%$) pour les placettes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). Les ellipses en pointillés délimitent l'espace occupé par chaque groupe ; leur chevauchement indique une structure forestière similaire entre les deux types de placettes.

4.3. État T0 de la mise en RBI sur diversité/abondance/composition des communautés de coléoptères

L'absence de différences structurelles préexistantes entre RBI et Contrôle a conduit à examiner si ces deux types de peuplements diffèrent du point de vue de leur communautés entomologiques.

Les distributions des quatre indices de diversité alpha et de l'abondance totale sont représentées dans la figure 18. La richesse spécifique S tend à être plus élevée dans les placettes Contrôle (médiane ≈ 51) que dans les placettes RBI (médiane ≈ 44), avec toutefois une variabilité importante dans les deux groupes. Les indices de Shannon H' présentent des distributions quasi identiques entre les deux groupes (médiane $\approx 2,3$ dans les deux cas). L'indice de Simpson 1-D est légèrement plus élevé dans les RBI (médiane $\approx 0,83$) que dans les Contrôles (médiane $\approx 0,81$), tandis que l'équitabilité de Pielou J' est similaire entre les deux groupes (médiane $\approx 0,60$). L'abondance totale N présente une médiane plus élevée dans les placettes Contrôle ($\sim 1\,600$ ind.) que dans les placettes RBI ($\sim 1\,200$ ind.), avec une moyenne également supérieure (Contrôle = $1\,698$ ind. ; RBI = $1\,459$ ind.). Dans l'ensemble, les distributions se superposent considérablement pour tous les indices et ne permettent pas de distinguer visuellement les deux groupes.

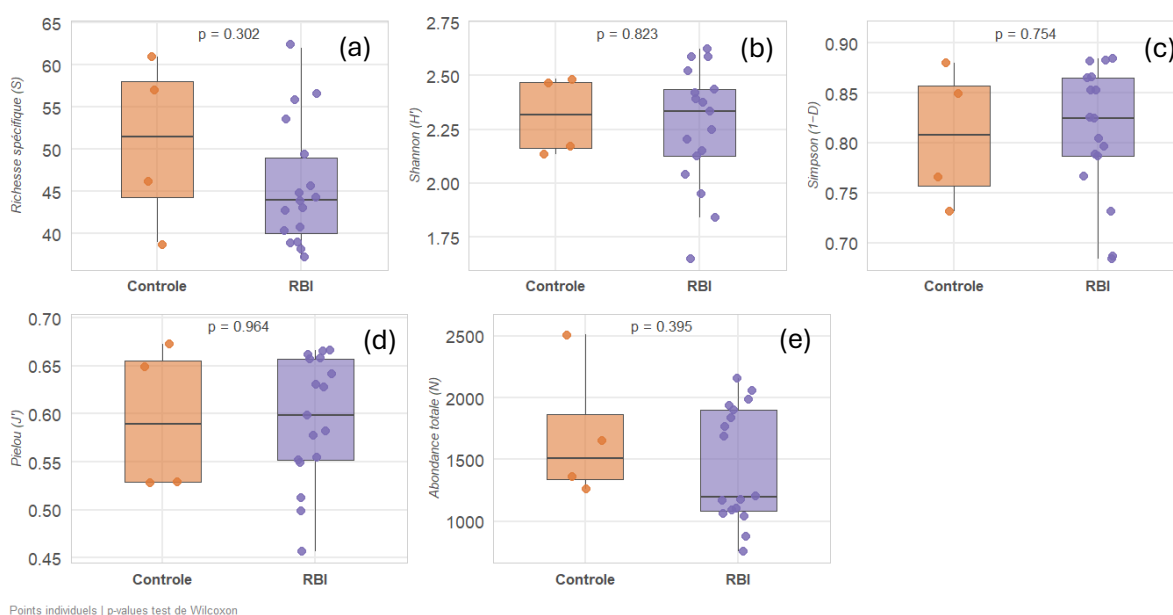


Figure 18 : Distribution des indices de diversité alpha et de l'abondance. (a) Richesse spécifique. (b) Shannon (H'). (c) Simpson (1-D). (d) Pielou (J'). (e) Abondance totale (N).

Ces observations sont confirmées par les tests de Wilcoxon–Mann-Whitney, qui ne détectent aucune différence significative entre RBI et Contrôle pour aucune des variables testées (S : $p = 0,302$; H' : $p = 0,823$; Simpson 1-D : $p = 0,754$; N : $p = 0,395$). Ces résultats sont toutefois à interpréter avec prudence : le faible effectif du groupe Contrôle ($n = 4$) limite considérablement la puissance statistique des tests, et l'absence de significativité ne peut être interprétée comme une absence de différence biologique réelle.

Les courbes de raréfaction des placettes RBI et Contrôle sont quasi superposées sur l'ensemble de la phase d'interpolation (Figure 19). Les deux groupes accumulent des espèces au même rythme. En phase d'extrapolation, les richesses asymptotiques estimées sont de 160 espèces pour les RBI et de 183 espèces pour les Contrôles, avec des intervalles de confiance se chevauchant largement. La richesse brute observée est de 156 espèces pour les RBI contre 103 pour les Contrôles, un écart attribuable au déséquilibre d'échantillonnage (ratio de 3,7×).

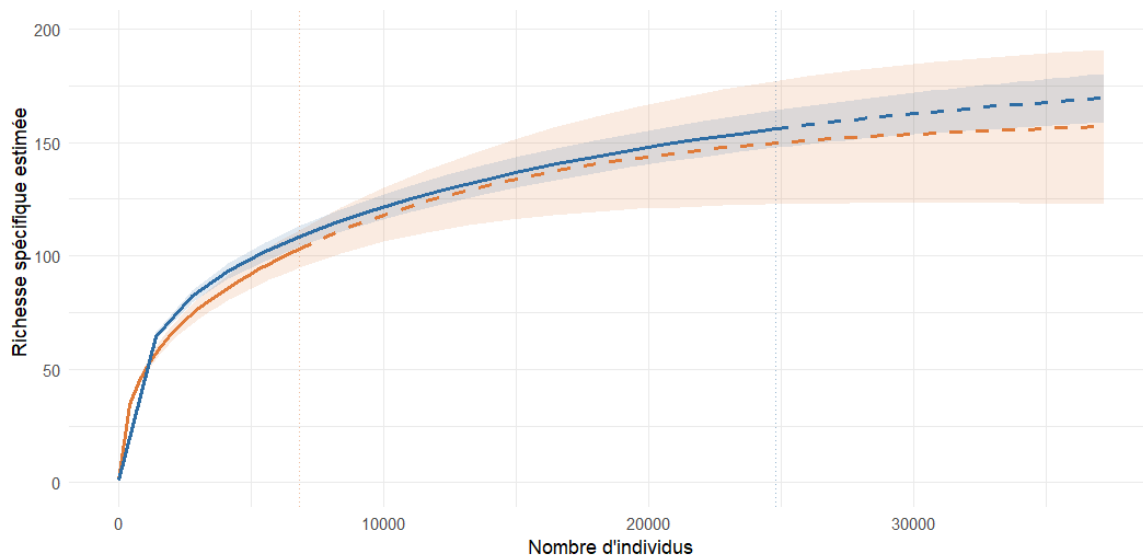


Figure 19 : Courbes de raréfaction/extrapolation de la richesse spécifique (iNEXT, $q = 0$) pour les groupes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). Trait plein = raréfaction ; pointillés = extrapolation ; zone ombrée = IC 95 % ; lignes verticales = abondances observée

L'ordination NMDS à trois dimensions (indice de Bray-Curtis, stress satisfaisant $< 0,20$) ne montre pas de séparation nette des placettes RBI et Contrôle dans l'espace d'ordination (Figure 20). Les ellipses de confiance des deux groupes se chevauchent largement sur les plans 1-2 et 1-3. Le groupe RBI présente une dispersion visuelle plus grande que le groupe Contrôles. La variabilité interne du groupe RBI est plus grande que celle du groupe Contrôle, reflétant l'hétérogénéité des placettes entre elles. Trois gradients indépendants de variation sont nécessaires pour décrire

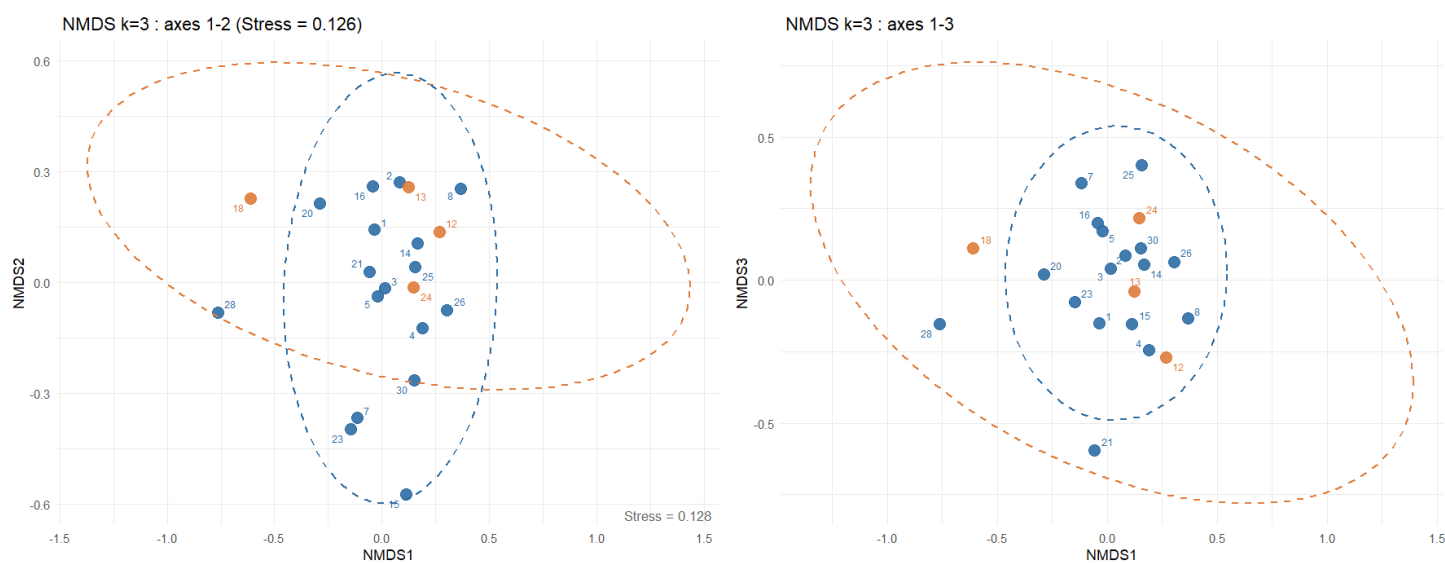


Figure 20 : Ordination par analyse de positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS, $k = 3$, distance de Bray-Curtis) des communautés de coléoptères des placettes RBI (bleu) et Contrôle (orange).

correctement la structure des communautés, suggérant que plusieurs facteurs écologiques agissent simultanément sur la composition.

La PERMANOVA confirme l'absence de différence significative de composition entre les placettes RBI et Contrôle ($R^2 = 0,031$, $p = 0,827$) : le statut de protection n'explique que 3,1 % de la variation totale de composition, une proportion indiscernable de ce qu'on obtiendrait par simple effet du hasard. La validité de ce résultat est assurée par le test de betadisper, qui ne détecte pas de différence significative de dispersion intra-groupe ($p = 0,213$), confirmant l'homogénéité des variances et la fiabilité de l'interprétation de la PERMANOVA. Cette homogénéité est également perceptible graphiquement : le centroïde du groupe Contrôle est proche de celui du groupe RBI, et le polygone Contrôle s'inscrit largement dans le polygone RBI (Figure 21).

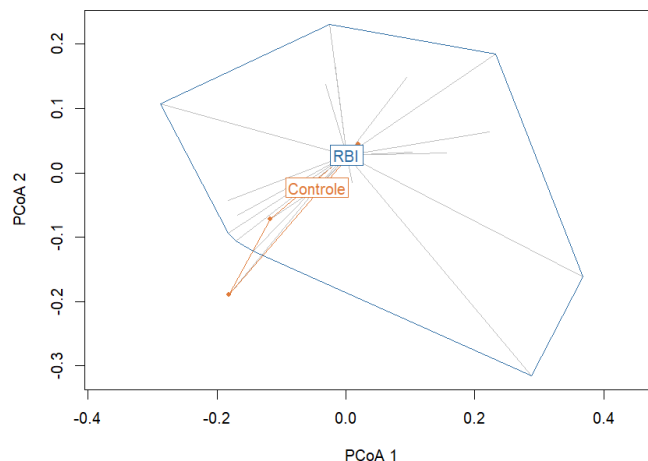


Figure 21 : Analyse de la dispersion multivariée (betadisper) des indices de composition entre placettes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). Les axes PCoA 1 et 2 résument la variabilité structurale entre placettes ; les ellipses et les segments illustrent la dispersion interne à chaque groupe autour de son centroïde.

L'analyse des distances de dissimilarité intra- et inter-groupes confirme ces résultats (voir Annexe B). La similarité de Sørensen moyenne est comparable entre les trois types de paires : intra-RBI (QS = 0,583), inter-groupes (QS = 0,580) et intra-Contrôle (QS = 0,551), sans différence significative entre ces catégories (Kruskal-Wallis, $H = 1,95$, $df = 2$, $p = 0,377$). Les communautés varient d'une placette à l'autre (la diversité bêta est réelle) mais cette variation est aussi importante à l'intérieur de chaque groupe qu'entre les deux groupes (Fig. 38 annexe C).

Espèces exclusives

Sur les 174 espèces détectées, 85 (49 %) sont communes aux deux groupes, 71 (40 %) sont exclusives aux placettes RBI et 18 (11 %) sont exclusives aux placettes Contrôle. Parmi les espèces exclusives aux RBI, on note notamment *Mycetophagidae* sp. (présent dans 7 placettes RBI), *Leistus rufomarginatus* (6 placettes), *Cychrus caraboides* (5 placettes), *Leiopus nebulosus* (3 placettes) et *Cerylonidae* sp. (2 placettes). Les espèces exclusives aux Contrôles comprennent notamment *Xylosandrus germanus* et *Carabus coriaceus*.

Heatmap

La heatmap des profils d'abondance log-transformée pour les 25 espèces les plus abondantes ne révèle pas de séparation visuelle nette entre les groupes RBI et Contrôle (Figure 22). Un ensemble d'espèces et 1 famille sont présent de manière homogène dans l'ensemble des placettes des deux groupes, notamment *Abax parallelepipedus*, *Carabus auronitens*, *Carabus nemoralis*, *Pterostichus cristatus*, *Pterostichus madidus*, *Pterostichus oblongopunctatus* et *Staphylinidae* sp. Les profils des placettes Contrôles sont visuellement similaires à ceux des placettes RBI. Quelques placettes RBI présentent néanmoins des profils atypiques : la placette 23 se distingue par une forte abondance de *Lymexylidae* sp., la placette 30 par une forte abondance de *Staphylinidae* sp., et la placette 14 par une présence marquée sur un grand nombre d'espèces.

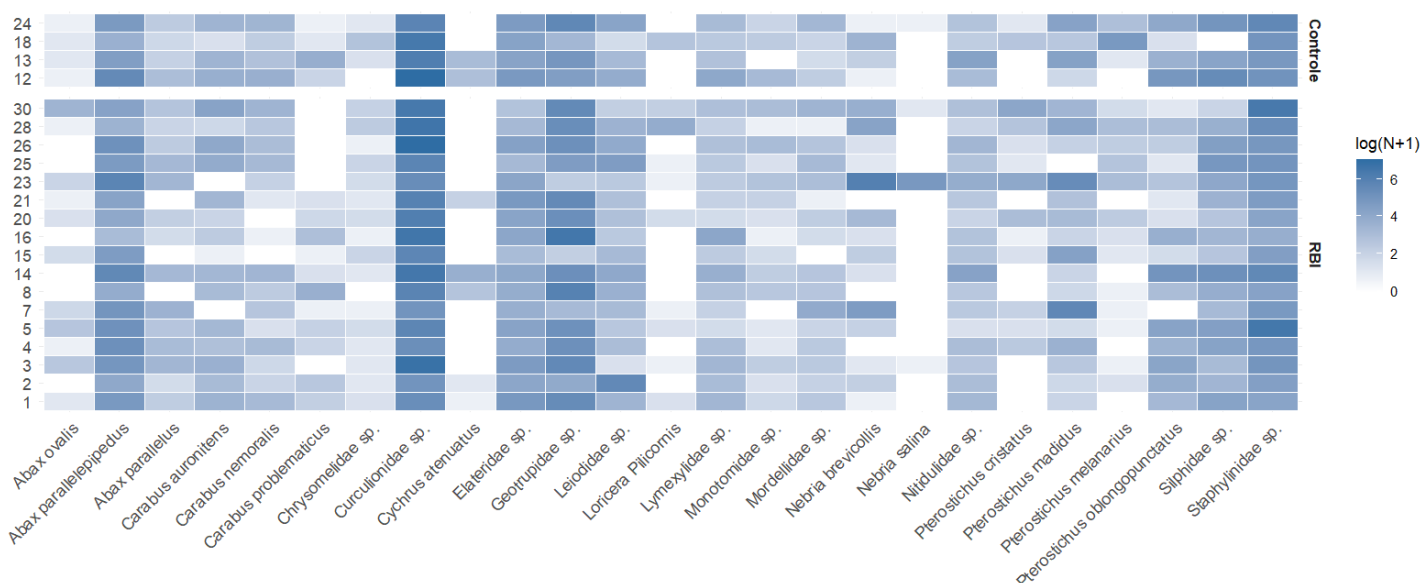


Figure 22 : Heatmap des abondances log-transformées [$\log(N+1)$] des 25 taxons les plus abondants pour les 21 placettes, regroupées selon le statut RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$). Les placettes sont ordonnées par groupe (Contrôle en haut, RBI en bas). L'intensité du bleu est proportionnelle à l'abondance log-transformée ; le blanc indique l'absence du taxon dans la placette."

L'analyse de valeur indicatrice (IndVal) identifie trois espèces significativement associées au groupe Contrôle : *Rhagium mordax* (stat = 0,887, $p = 0,034$), *Agonum nigrum* (stat = 0,707, $p = 0,031$) et *Bembidion lampros* (stat = 0,707, $p = 0,041$). Aucune espèce indicatrice significative n'est détectée pour le groupe RBI.

4.4. Facteurs LiDAR les plus explicatifs de la diversité/ abondance/ composition des communautés

Les corrélations de Spearman entre les 50 métriques LiDAR et les indices de diversité présentent des coefficients modérés. Les deux corrélations les plus robustes concernent la densité de la sous-canopée intermédiaire (mid1_7_13_dens_prop, $\rho = +0,40$ avec Shannon H') et l'asymétrie de la distribution verticale (lskew, $\rho = +0,57$ avec la richesse spécifique S). Les quinze métriques présentant les corrélations les plus élevées sont présentées en Annexe F.

Le modèle de forêts aléatoires appliqué à la prédiction de Shannon H' présente un R^2 OOB de 0,064 (Figure 23). Le classement des variables par importance (%IncMSE) place la densité de la sous-canopée (mid1_7_13_dens_prop) en première position avec un score de 9,57, soit environ deux fois supérieur aux variables suivantes : la densité de la strate haute (zl4, %IncMSE = 4,51), la variabilité de la canopée basse (mid2_13_20_zcv, %IncMSE = 4,27) et le nombre effectif de strates (enl, %IncMSE = 3,16).

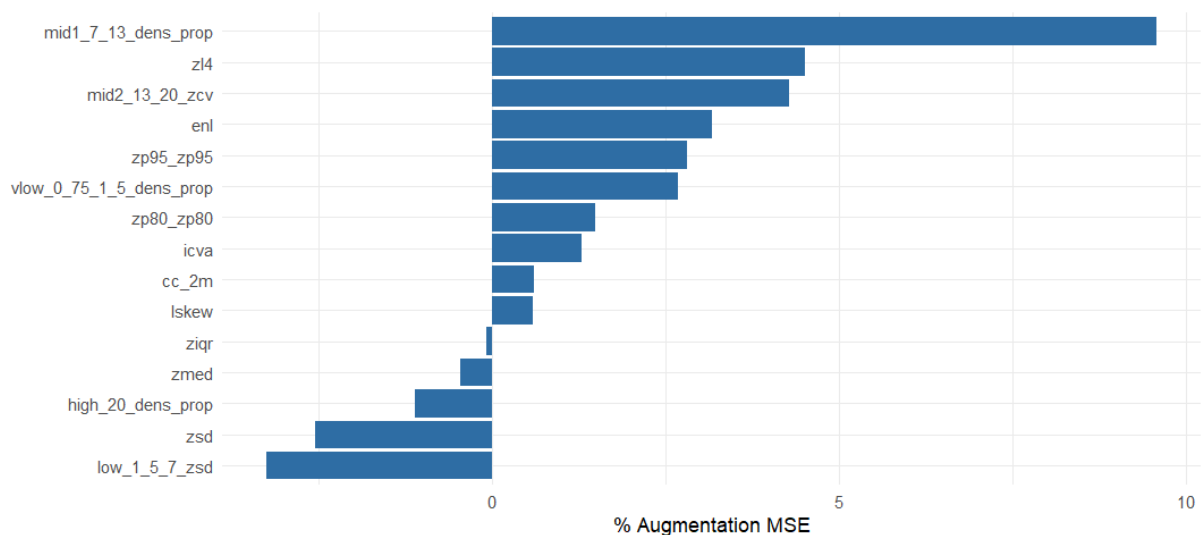


Figure 23 : Importance des variables LiDAR (% augmentation MSE) pour la prédiction de l'indice de Shannon par Random Forest (R^2 OOB = 0,064).

Les relations bivariées entre Shannon H' et les quatre principales variables identifiées par le Random Forest sont présentées en Annexe D.

La PERMANOVA marginale appliquée à dix des quinze métriques LiDAR non redondantes identifie la densité de sous-canopée 7–13 m (`mid1_7_13_dens_prop`) comme seule variable significativement associée à la composition des communautés ($R^2 = 0,138$, $p = 0,003$) ; les neuf autres variables testées ne montrent pas d'effet significatif (toutes $p > 0,10$). Le tableau des résultats complets et l'explication sont présentés en Annexe G.

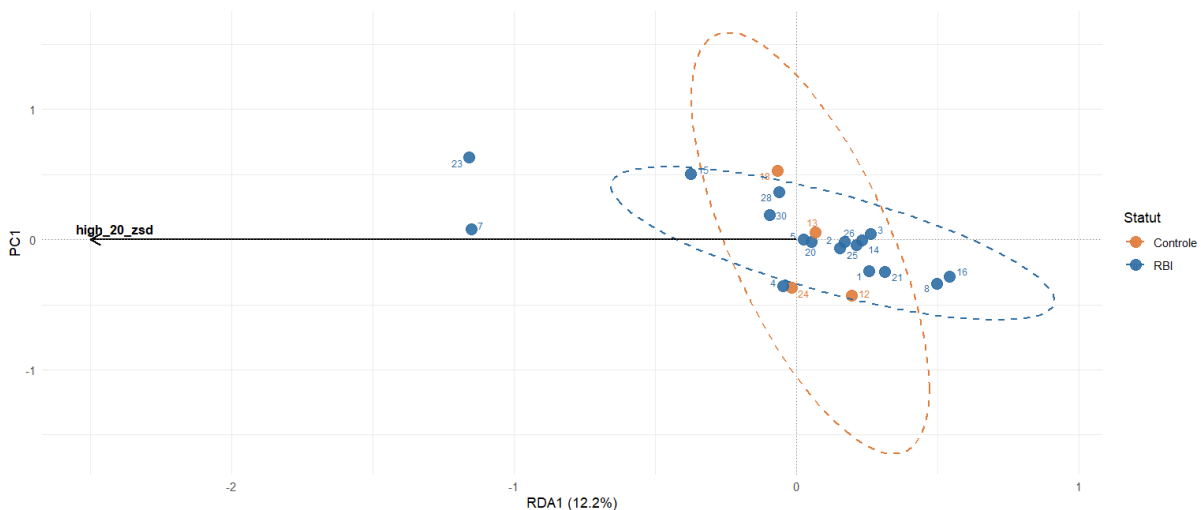


Figure 24 : RDA de la composition en coléoptères contrainte par `high_20_zsd` (variabilité de la canopée > 20 m) ; R^2 ajusté = 0,076, $p = 0,014$. L'axe RDA1 explique 12,2 % de la variance totale. Les ellipses en pointillés représentent les groupes RBI ($n = 17$) et Contrôle ($n = 4$).

La procédure de sélection forward appliquée aux quinze métriques LiDAR non redondantes (voir section 3.3.4.) n'a sélectionné qu'une seule variable explicative significative : la variabilité des hauteurs dans la canopée haute (`high_20_zsd`, $p = 0,01$). Le modèle final explique 7,6 % de la variation de composition (R^2 ajusté = 0,076, $p = 0,014$). L'axe contraint RDA1 (Figure 24), entièrement défini par la variabilité des hauteurs dans la canopée haute, capture 12,2 % de la

variance totale de composition. Aucune variable supplémentaire n'a atteint le seuil de significativité lors des étapes suivantes de la sélection.

La projection des variables environnementales sur le NMDS (envfit) identifie la variabilité des hauteurs dans la strate arbustive basse (0,75–1,5 m) (vlow_0_75_1_5_zsd) comme variable significativement associée à la structure de l'ordination (Figure 25). Cette variable pointe positivement sur l'axe NMDS1. Les autres variables testées ne présentent pas de projection significative.

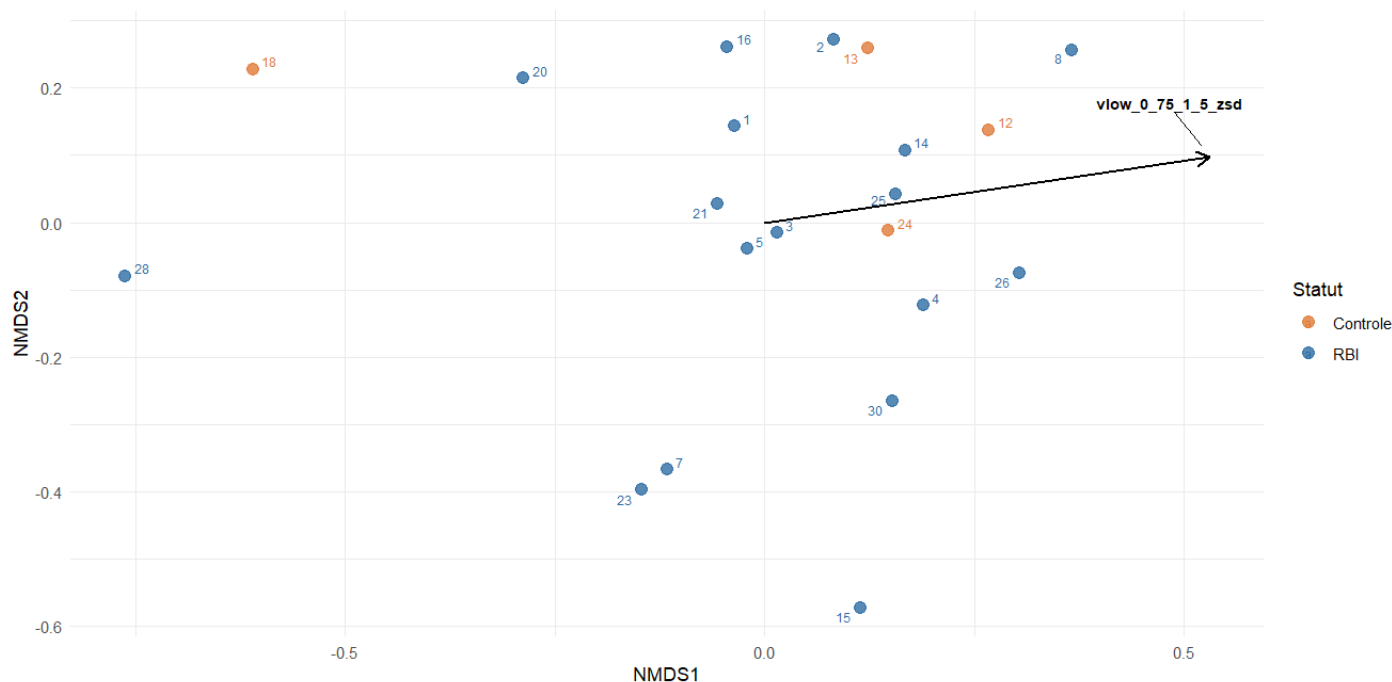


Figure 25 : Envfit des métriques LiDAR sur l'ordination NMDS (axes 1-2, distance de Bray-Curtis). Seule vlow_0_75_1_5_zsd (variabilité de la strate arbustive basse (0,75–1,5 m) présente une corrélation significative avec la composition spécifique ($r^2 = 0,29$, $p = 0,035$) ; les autres métriques LiDAR testées ne sont pas représentées ($p \geq 0,05$).

Au total de ces différents tests, trois métriques LiDAR distinctes ressortent comme significativement associées à la composition selon les méthodes utilisées : la variabilité des hauteurs dans la strate haute (high_20_zsd) (RDA), la densité sous canopée intermédiaire (mid1_7_13_dens_prop) (PERMANOVA marginale) et la variabilité des hauteurs dans la strate arbustive basse (0,75–1,5 m) (vlow_0_75_1_5_zsd) (envfit).

Analyse exploratoire post-hoc : Sous canopée dense vs faible

La densité de la sous-canopée intermédiaire (mid1_7_13_dens_prop) constitue la variable LiDAR la plus robuste de cette étude, ressortant de manière cohérente à travers l'ensemble des approches analytiques : corrélations de Spearman ($\rho = +0,40$ avec Shannon H'), Random Forest (importance = 9,57, rang 1) et PERMANOVA marginale ($R^2 = 0,138$, $p = 0,003$). Pour approfondir son rôle, les placettes ont été scindées en deux groupes selon sa valeur médiane. Testée non plus comme gradient continu (cfr 4.4) mais comme facteur binaire (dense vs faible), cette partition

explique une part comparable de la variation de composition ($R^2 = 0,149$, $p = 0,003$).

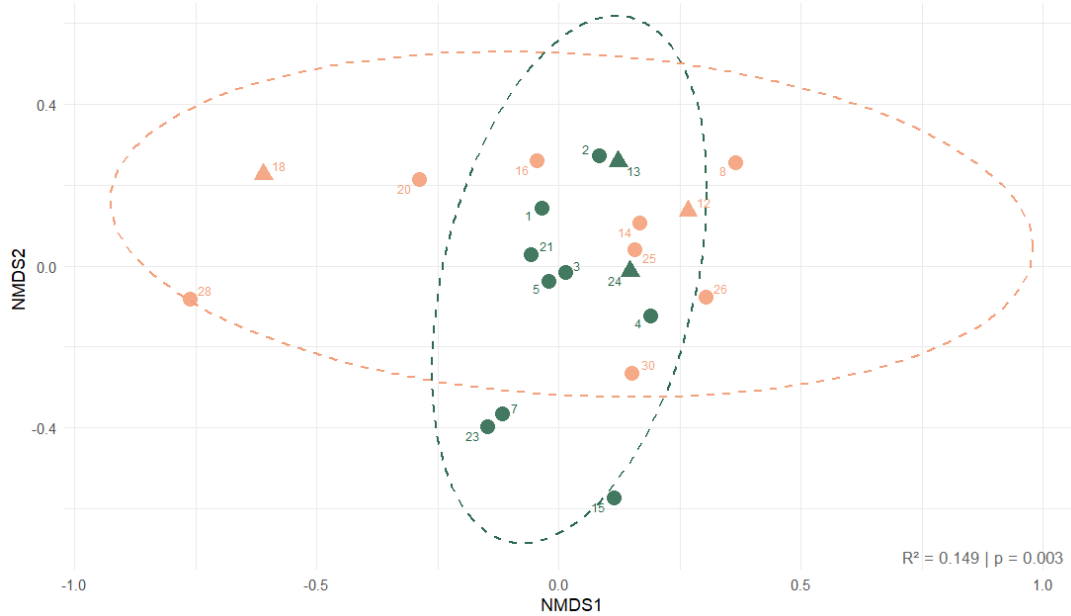


Figure 26: NMDS (Bray-Curtis) des communautés de coléoptères selon la densité de sous-canopée 7-13 m dichotomisée à la médiane (PERMANOVA sur facteur binaire dense/faible : $R^2 = 0,149$, $p = 0,003$). Vert = sous-canopée dense ($>$ médiane) ; Saumon = sous-canopée faible ($<$ médiane) ; cercles = RBI ; triangles = Contrôle.

Le regroupement des 21 placettes en deux groupes selon la densité médiane de la strate intermédiaire (7-13 m) donne deux groupes équilibrés NMDS1 (Figure 26), chacun comprenant deux placettes Contrôle et huit à neuf placettes RBI. La PERMANOVA sur ce regroupement est significative ($R^2 = 0,149$, $p = 0,003$).

Les forêts à sous-canopée dense présentent un indice de Simpson 1-D significativement plus élevé (0,853 vs 0,782, $p = 0,038$). L'indice de Shannon H' montre une tendance dans la même direction sans atteindre le seuil de significativité ($p = 0,098$). L'abondance totale est plus élevée dans les forêts à sous-canopée faible ($p = 0,053$). La richesse spécifique ne diffère pas entre les deux groupes ($p = 0,698$) (Figure 27).

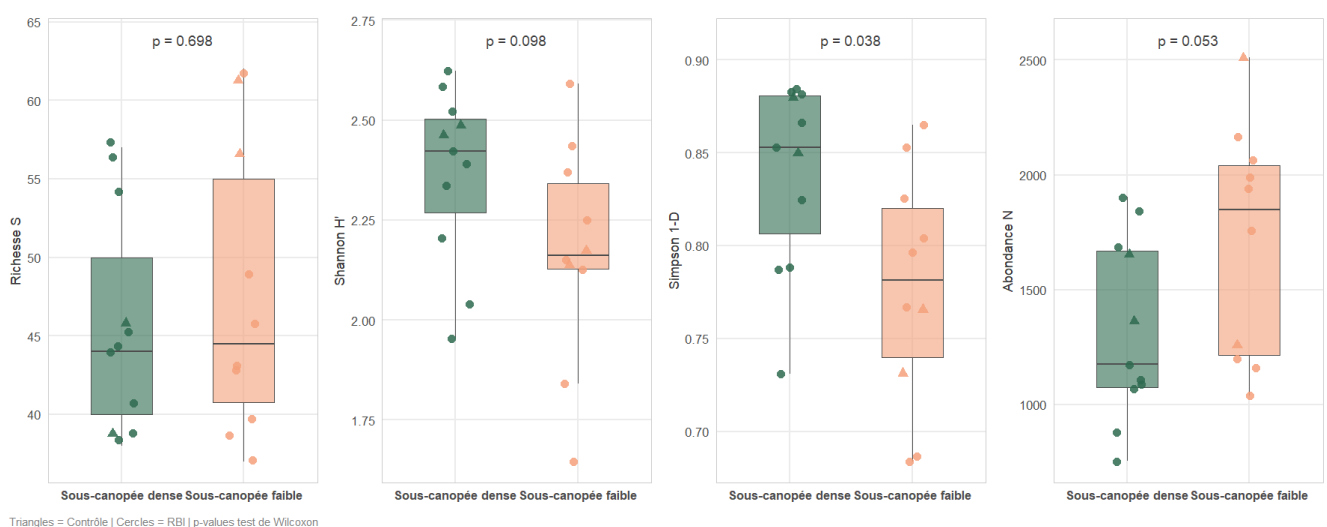


Figure 27: Indices de diversité alpha (S , H' , Simpson 1-D, abondance N) selon la densité de sous-canopée 7-13 m ($mid1_7_13_dens_prop$) ; vert = dense ($n = 11$), rose = faible ($n = 10$). Triangles = Contrôle ; cercles = RBI. Seul l'indice de Simpson diffère significativement entre les deux groupes ($p = 0,038$; test de Wilcoxon).

Ensuite, d'un point de vue des métriques LIDAR, il s'agit essentiellement de la densité sous canopée intermédiaire qui permet une différence significative. Cependant, la hauteur moyenne (zmean, $p = 0,062$) et le nombre de strates effectives (enl, $p = 0,098$) permettent d'expliquer une tendance entre la densité de sous peuplement mais non significatif (Figure 28 et 29).

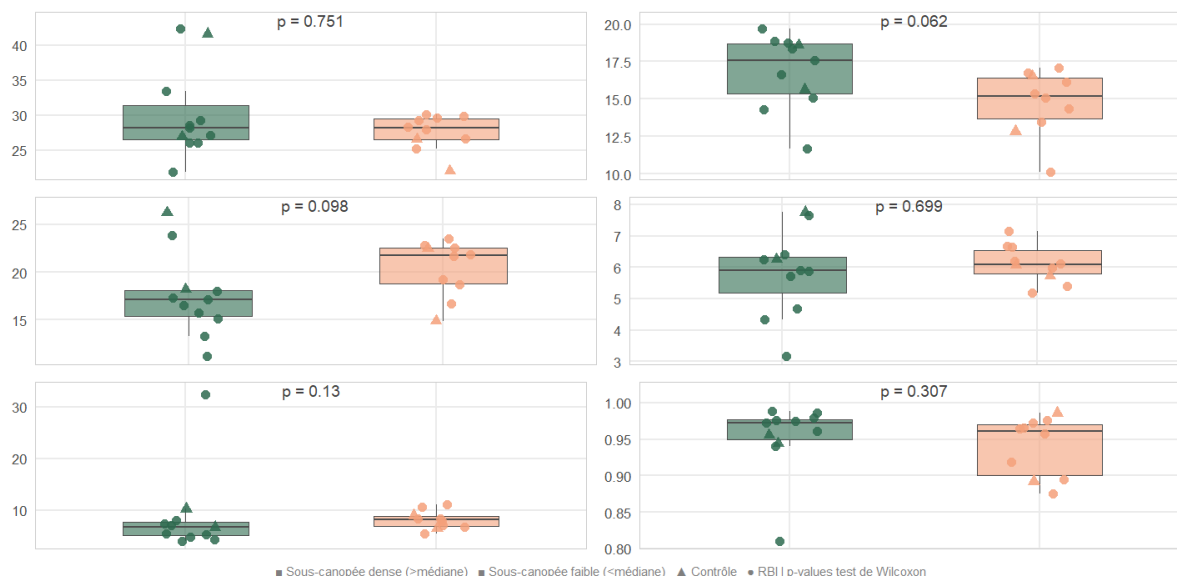


Figure 29 : Distribution des métriques LiDAR de structure forestière selon la densité de sous-canopée (7–13 m) pour les 21 placettes étudiées. Les placettes sont divisées en deux groupes selon la médiane de mid1_7_13_dens_prop : sous-canopée dense (vert, $n = 11$) et sous-canopée faible (rose saumon, $n = 10$). De gauche à droite et de haut en bas : hauteur maximale (zmax), hauteur moyenne (zmean), nombre de strates effectives (enl), hétérogénéité verticale globale (zsd), hétérogénéité centrale (ziqr), couverture canopée (cc_2m). Aucune métrique ne présente de différence significative entre les deux groupes ($p > 0,05$; test de Wilcoxon–Mann–Whitney).

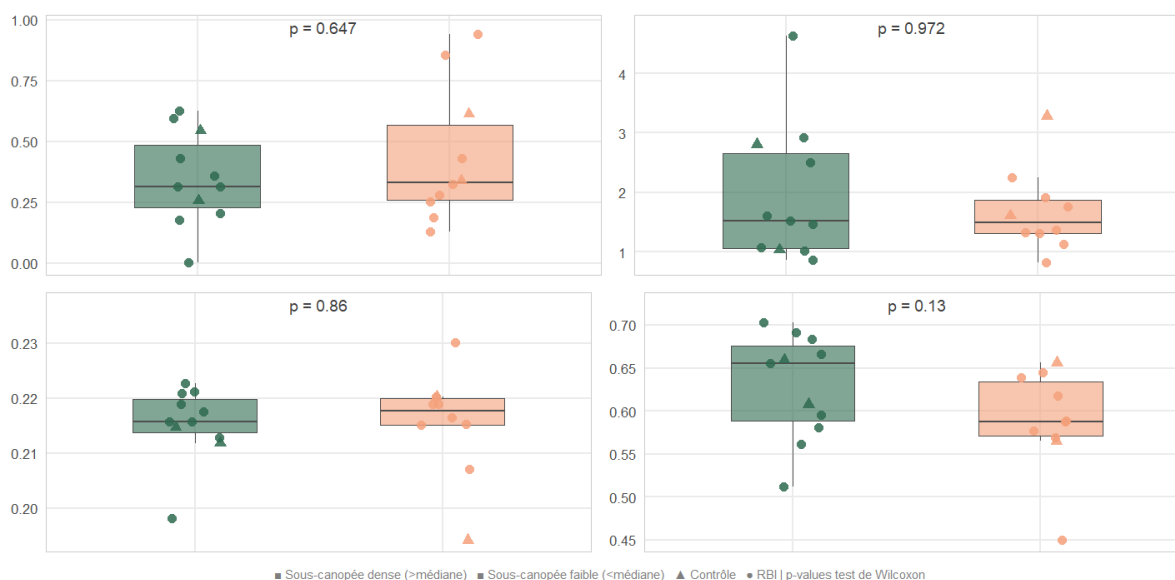


Figure 28 : Distribution des métriques LiDAR de structure forestière selon la densité de sous-canopée (7–13 m) pour les 21 placettes étudiées. Suite : densité de canopée > 20 m (high_20_dens_prop), variabilité de la canopée haute (high_20_zsd), variabilité de la strate basse (vlow_0_75_1_5_zsd) et asymétrie de la canopée (pgf_zmean).

Les courbes de raréfaction indiquent une richesse asymptotique extrapolée numériquement plus élevée dans les forêts à sous-canopée faible (~170 espèces vs ~140), avec des intervalles de confiance se chevauchant (Figure 30).

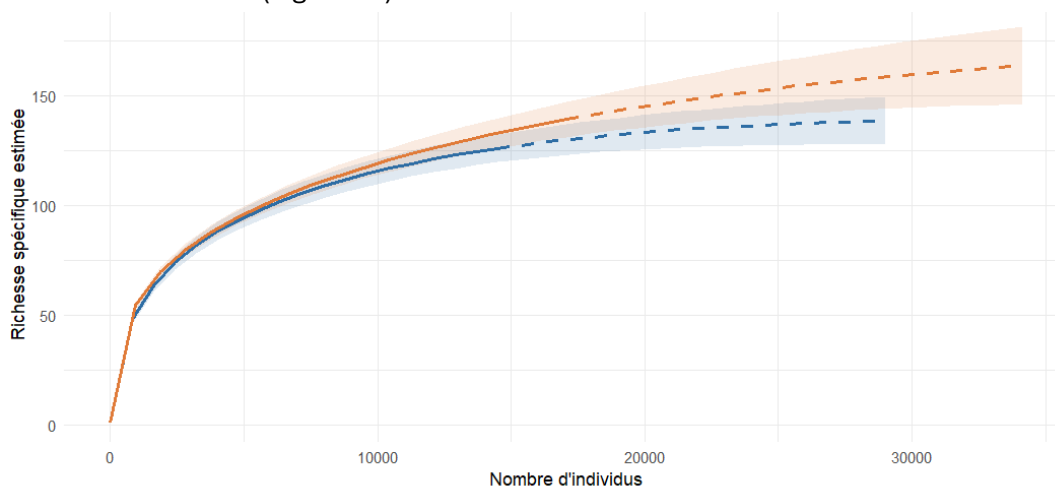


Figure 30 : Courbes de raréfaction/extrapolation de la sous-canopée (iNEXT, $q = 0$) pour les groupes dense (bleu) et faible (orange). Trait plein = raréfaction ; pointillés = extrapolation ; zone ombrée = IC 95 % ; lignes verticales = abondances observées par groupe. Bleu = dense ; orange = faible.

Pour donner du contenu biologique à cette différence de structure des communautés, une analyse des espèces indicatrices (IndVal) identifie la famille des *Melandryidae* sp. comme indicateur significatif des forêts à sous-canopée dense (stat = 0,674, $p = 0,046$), *Rhagium mordax* (stat = 0,821, $p = 0,028$) et *Carabus granulatus* (stat = 0,632, $p = 0,036$) comme indicateurs des forêts à sous-canopée faible.

Enfin dans la heatmap des espèces (Figure 31), la sous-canopée dense présente des profils plus homogènes entre placettes avec plusieurs espèces présentes dans la majorité des placettes. 23 se distingue par une forte abondance de *Lymexylidae* sp. (saproxylique). Alors que dans la sous-canopée faible, les profils sont plus hétérogènes avec certaines placettes possédant des espèces absentes chez d'autres. 30 et 20 ont des profils très distincts du reste du groupe.

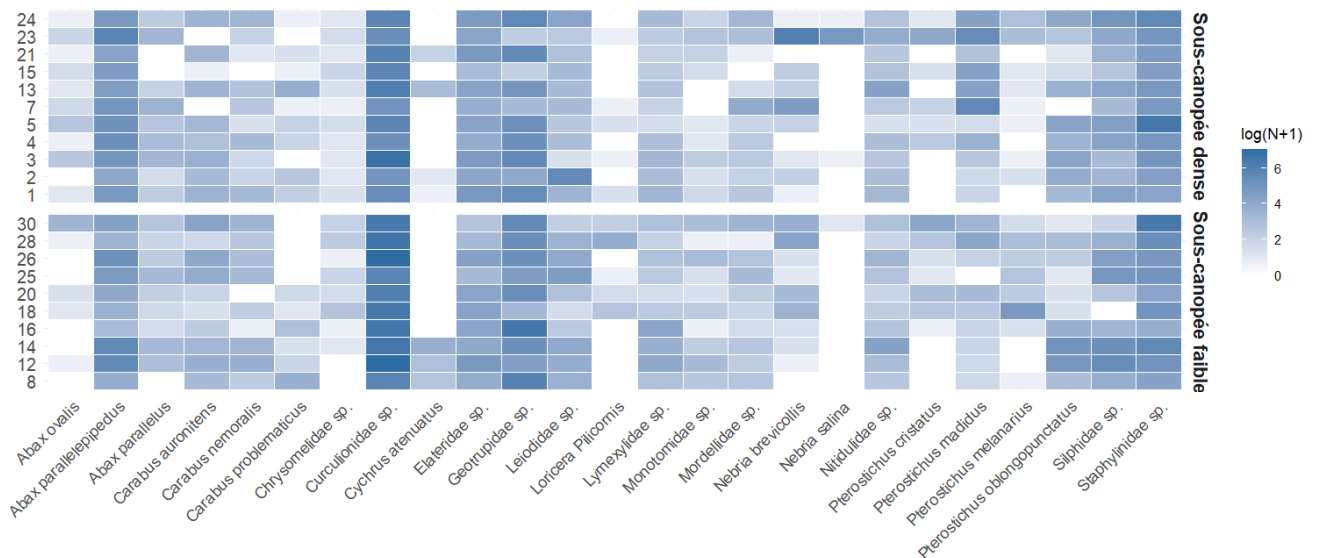


Figure 31 : Heatmap des abondances $\log(N+1)$ des 25 taxons les plus abondants pour les 21 placettes, regroupées selon la densité de sous-canopée 7-13 m (dense, $n = 11$; faible, $n = 10$). Le blanc indique l'absence du taxon dans la placette.

Analyse exploratoire post-hoc : Séparation par type de piège et famille cible

Les pièges à fosse et les Polytrap ciblant des guildes fonctionnelles distinctes, les corrélations de Spearman entre métriques LiDAR et indices de diversité ont été recalculées séparément pour quatre sous-groupes : pièges à fosse toutes familles confondues (PF-Tout), pièges à fosse *Carabidae* seuls, Polytrap toutes familles confondues (Polytrap-Tout) et Polytrap *Cerambycidae* seuls. Les *Scarabaeidae* ont été écartés de cette analyse en raison d'effectifs insuffisants ($n = 8$ placettes, 34 individus).

La séparation révèle des signaux nettement distincts selon le type de piège et la famille considérée. Pour le Polytrap-Tout (Figure 32, tableau de droite), la densité de sous-canopée



Figure 32 : Corrélations de Spearman (p) entre les métriques LiDAR et les indices de diversité (Shannon H' et richesse S) selon le type de piège et la famille cible. Bleu = corrélation positive, rouge = négative ; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; . $p < 0,10$. Seules les variables présentant au moins une corrélation significative ($p < 0,05$) dans un sous-groupe sont représentées. $n = 21$ placettes, sauf *Cerambycidae* $n = 19$. H' = Indice de Shannon, S = Richesse spécifique.

intermédiaire (mid1_7_13_dens_prop) demeure la variable la plus corrélée avec Shannon H' ($p = +0,66$, $p < 0,01$), confirmant le signal identifié dans l'analyse globale. Ce signal est vraisemblablement porté par les *Curculionidae*, famille très abondante dans les Polytrap, dont la dominance numérique oriente les corrélations de l'ensemble du groupe vers les variables de sous-canopée. Pour les *Cerambycidae* seuls, le signal se déplace vers la variabilité de la sous-canopée (mid1_7_13_zsd, $p = -0,49$, $p < 0,05$) et la strate très basse (vlow_0_75_1_5_zsd, $p = +0,46$, $p < 0,05$).

Pour les pièges à fosse (Figure 32, tableau de gauche), l'analyse globale (PF-Tout) ne fait émerger aucune variable LiDAR significative, le signal étant diffus entre de nombreuses familles aux niches écologiques variées. En revanche, l'isolation des *Carabidae* fait apparaître un signal robuste et convergent sur les deux indices de diversité : le nombre effectif de strates (ENL, $p_H = +0,62$, $p < 0,01$) et l'hétérogénéité verticale globale (zsd, $p_H = +0,61$, $p < 0,01$; $p_S = +0,47$, $p < 0,05$) sont positivement associés à la diversité en *Carabidae*. Le dixième percentile des hauteurs (zp10) présente une corrélation négative significative ($p_H = -0,66$, $p < 0,01$), indiquant que les placettes à couvert plus fermé et homogène abritent une diversité en *Carabidae* plus faible.

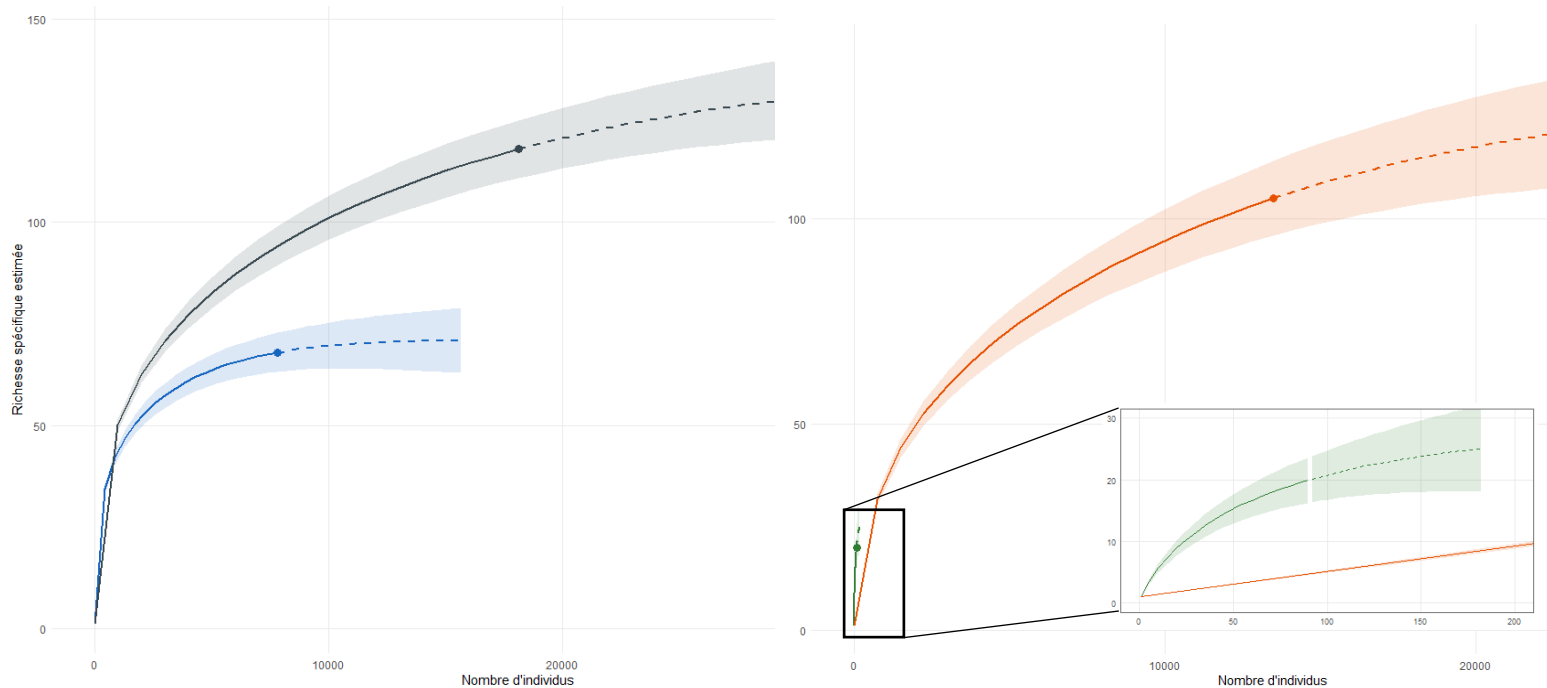


Figure 33 : Courbes de raréfaction/extrapolation (iNEXT, $q = 0$) par type de piège et famille cible. Panneau gauche : pièges à fosse (PF-Tout en gris, Carabidae en bleu) ; panneau droit : Polytrap (Polytrap-Tout en orange, Cerambycidae en vert, avec encart zoomé). Trait plein = raréfaction ; pointillés = extrapolation ; zone ombrée = IC 95 % ; point = abondance observée.

Les courbes de raréfaction par type de piège et famille (Figure 33) illustrent par ailleurs le déséquilibre d'échantillonnage entre groupes. Les *Carabidae* (7 819 individus, 68 espèces) et le Polytrap-Tout (13 491 individus, 105 espèces) présentent des courbes bien développées atteignant un plateau marqué. Les *Cerambycidae* (91 individus, 20 espèces) reposent sur un effectif beaucoup plus faible, mais leur courbe amorce néanmoins un infléchissement vers l'asymptote dès la phase d'extrapolation, suggérant qu'une part substantielle de la diversité accessible à ce piège a été capturée. Ce groupe atteint en effet 20 espèces pour seulement 91 individus, soit un ratio espèces/individus nettement supérieur à celui des *Carabidae* (68 espèces

pour 7 819 individus), traduisant la forte diversité et la faible dominance caractéristiques de cette famille. Les corrélations obtenues pour les *Cerambycidae* restent toutefois à interpréter avec une certaine prudence compte tenu du faible nombre d'individus, qui élargit les intervalles de confiance.

4.5 Pouvoir explicatif comparé du LiDAR, des variables topo/hydro et de l'IBP

Aucune relation significative n'est détectée entre les variables topographiques, hydrographiques et les indices de diversité alpha.

En revanche, des corrélations significatives ont été identifiées entre ces mêmes variables et plusieurs métriques LiDAR structurales. L'altitude est négativement corrélée à l'hétérogénéité de la canopée haute (high_20_zsd : $p = -0,589$, $p = 0,005$) et à la couverture du couvert (cc_2m : $p = -0,567$, $p = 0,007$) : les forêts de basse altitude présentent une canopée haute plus hétérogène et un couvert moins fermé. La pente est positivement associée à la couverture de canopée (cc_2m : $p = +0,510$, $p = 0,019$) et à la hauteur moyenne (zmean : $p = +0,447$, $p = 0,044$), indiquant que les peuplements sur versants plus abrupts tendent à développer un couvert plus fermé et plus haut. Enfin, la distance au cours d'eau est négativement corrélée au nombre effectif de couches (ENL : $p = -0,660$, $p = 0,002$) : les placettes situées à proximité des cours d'eau présentent une stratification verticale plus développée. L'ensemble de ces résultats indique que la topographie et l'hydrographie influencent la structure forestière mesurée par LiDAR.

La PERMANOVA marginale appliquée aux variables topo/hydro individuellement confirme que ce contexte stationnel structure également la composition des communautés de coléoptères. La distance au cours d'eau constitue la variable la plus significativement associée à la composition ($R^2 = 0,112$, $p = 0,011$), suivie de l'altitude qui présente une tendance ($R^2 = 0,081$, $p = 0,079$). La pente, l'aspect et l'indice topographique de mouillure (TWI) ne montrent pas d'effet significatif sur la composition (toutes $p > 0,10$).

Le tableau 1 synthétise le pouvoir explicatif de chaque bloc de variables sur les trois réponses entomologiques. Les résultats détaillés des RDA partielles pour chaque réponse entomologique sont présentés en Annexe J.

*Tableau 1 : Synthèse du pouvoir explicatif des trois blocs de variables (LiDAR, topo/hydro, IBP) sur la composition, la diversité (Shannon H') et l'abondance des communautés de coléoptères. La composition et l'abondance sont évaluées par RDA partielle à sélection forward (R^2 ajusté) ; la diversité alpha par régression linéaire à sélection forward (R^2 ajusté) et, pour le LiDAR, par Random Forest (R^2 out-of-bag). 999 permutations. R^2 ajusté = variance expliquée ; ns = non significatif. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Pour la diversité alpha, deux estimations du pouvoir explicatif du LiDAR sont rapportées — le R^2 out-of-bag du Random Forest (performance prédictive, 6,4 %) et le R^2 ajusté de la régression (qualité d'ajustement, 28,2 %) ; l'écart entre les deux est discuté en section 5.3.*

	LiDAR	Topo/Hydro	IBP
Composition	7,6 % **	**16,9 % ***	0 % ns
Shannon H'	6,4 % (RF, OOB) / 28,2 % (régression) *	0 % ns	5,1 % ns
Abondance	4,8 % ns	**16,4 % ***	0 % ns

Le LiDAR est le seul bloc à expliquer significativement la diversité alpha, tandis que la topo/hydro domine pour la composition et l'abondance. L'IBP ne prédit aucune des trois réponses de manière significative.

Résultats annexes.

Le tableau 1 a permis de comparer le pouvoir explicatif global de chaque bloc de variables sur les trois réponses entomologiques. Afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à ces résultats ; et notamment pourquoi la topo/hydro structure davantage la composition que le LiDAR, et pourquoi l'IBP ne prédit aucune des trois réponses. Les relations entre ces variables et la diversité, la structure forestière et les composantes de l'IBP sont examinées individuellement dans les annexes H.

Les résultats de la séparation par type de piège et famille cible post-hoc, entre composantes IBP et diversité des coléoptères se trouve en Annexe I.

5. Discussion

5.1 État initial des peuplements et absence de différenciation Réserves Biologique Intégrales/Contrôles.

Le premier objectif de cette étude avait pour but de vérifier si des différences émergeaient ou non dans la structure initiale des peuplements forestiers mais également sur la diversité, l'abondance et la composition des coléoptères saproxyliques, car il n'est pas sans rappeler, que le projet duquel ce mémoire découle pour le contexte, s'inscrit dans une vision à long terme de l'impact des réserves intégrales dans le PNESEM. Posséder des placettes similaires en début de projet est donc une bonne chose pour la rigueur scientifique du projet.

Comme attendu suite à la récente mise en réserve intégrale, aucune différence significative ne fut détectée au niveau de la structure forestière des peuplements. Une nuance est quand même à apporter concernant les variables de densité de sous canopée intermédiaire et de variabilité des hauteurs dans la strate haute, où les placettes contrôles possédaient une structure forestière plus importante que les RBI. La variation de structure forestière totale n'était que de l'ordre de 2,6 %.

Cependant, les réserves étaient plus hétérogènes au niveau de la structure forestière que les contrôles d'un point de vue des métriques LiDAR utilisées, ce qui reflète vraisemblablement la diversité des conditions stationnelles couvertes par les 17 RBI du PNESEM plutôt qu'un effet propre de la mise en réserve. Cette hétérogénéité s'explique vraisemblablement par l'absence d'archives du DNF concernant les dernières interventions sylvicoles menées avant l'officialisation de la mise en RBI : si deux placettes ont reçu le statut à une même date mais que l'arrêt effectif des interventions est distinct de quelques années, il est logique d'observer des différences intra-RBI. De même, si antérieurement la sylviculture était de type Pro Silva — approche qui consiste à imiter la nature pour optimiser la forêt (circulaire n° 2718 DNF) — des différences avec des placettes en sylviculture conventionnelle sont également attendues. Ces

écarts restent cohérents avec la littérature : sur le plan structural, les forêts sous statut de protection présentent généralement des volumes de bois mort plus importants, une diversité de classes d'âge plus élevée et une stratification verticale plus complexe que les forêts gérées (Christensen et al., 2005 ; Kruys et al., 1999 ; Paillet et al., 2010).

Aucune différence significative n'a été non plus observée entre les placettes en RBI et les placettes contrôles sur les paramètres entomologiques. Ainsi, par exemple, la variation de composition n'était que de 3,1 %, indiscernable du hasard. L'analyse relative à l'abondance des insectes a néanmoins révélé une abondance plus importante dans les placettes de contrôles comparativement aux placettes RBI. Une explication plausible pourrait se trouver dans les caractéristiques propres aux forêts gérées avec une différence de continuité du couvert forestier, favorisant l'entrée de lumière, pouvant localement favoriser une abondance plus importante de certains coléoptères saproxyliques héliophiles (Graf et al., 2022; Haeler et al., 2024).

Toutefois, l'absence de différence statistique ne signifie pas absence de différence biologique. D'un point de vue espèces stricto-sensu, une différence est quand même à discerner comme l'affirment des études réalisées par Karpiński et al. (2021) dans lesquels les forêts gérées et non gérées présentent des différences en ce qui concerne les caractéristiques des populations et la composition en espèces de divers groupes d'organismes. En ce qui concerne la diversité beta, l'indice de Sørensen a montré qu'il n'existait pas une différence significative entre les catégories de placettes. Néanmoins, les communautés changent d'une placette à une autre à hauteur de 40% à 45%. Dans notre cas, 40% des espèces collectées se trouvaient être exclusives aux RBI, alors que seulement 11% étaient exclusives aux contrôles (Figure 34). La famille des *Mycetophagidae* (présente dans 7/17 placettes RBI) est une famille de petits coléoptères (1,5 à 6,5 mm) appelés "coléoptères des champignons". Ils se nourrissent principalement de spores, de mycélium et de moisissures associés au bois en décomposition ou aux champignons poussant sur les arbres, environnement privilégié dans les forêts sous statuts de réserve intégrale où le retrait de bois mort ne se fait plus. Des *Carabidae* dont *Leistus rufomarginatus* (6/17 placettes) ou encore la famille des *Cerylonidae* (2/17 placettes) sont des espèces saproxyliques nécessitant dès lors du bois mort ou en décomposition pour leur cycle de vie. Les espèces exclusives aux Contrôles comprennent notamment *Xylosandrus germanus* et *Carabus coriaceus*. Le premier est un scolyte invasif provenant d'Asie de l'Est, souvent associé à des contextes de stress forestiers, pouvant être plus présents dans les parcelles gérées et moins résilientes. Le second est le plus grand carabe présent en Belgique et qualifié d'espèce généraliste. Ces informations entomologiques coïncident avec les résultats de Eckelt et al. (2018) qui montrent que les réserves hébergent davantage d'espèces rares, spécialistes ou dépendantes d'une certaine continuité du couvert forestier. Ainsi, dès l'état initial, une signature de composition propre aux RBI est déjà perceptible, là même où les indices synthétiques de diversité et d'abondance ne décèlent encore aucun contraste.

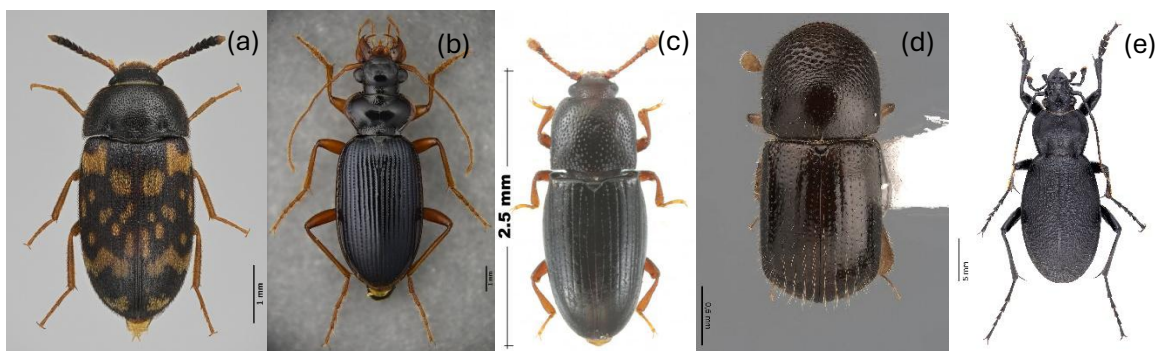


Figure 34 : Espèces ou familles exclusives. (a) *Mycetophagidae* sp. (Observation.be), (b) *Leistus rufomarginatus* (Observation.be), (c) *Cerylonidae* sp. (@P.Deschamps), (d) *Xylosandrus germanus* (inaturalist.org), (e) *Carabus coriaceus* (@Laurie Magnin).

Plusieurs éléments peuvent expliquer cette absence de différence significative, recherchée dans un premier temps mais qui reste sujette à discussion compte tenu de l'absence d'archives d'arrêt de gestion. D'une part, la durée de mise en réserve peut être insuffisante pour que des différences structurales et biologiques mesurables émergent clairement ; Perlík et al. (2023) montrant que les modifications du couvert forestier induisent des réponses des communautés saproxyliques sur des échelles de temps relativement longues. D'autre part, les placettes Contrôle sélectionnées présentaient des caractéristiques structurales comparables aux RBI au moment de l'étude, limitant le contraste entre les deux groupes. Une autre étude de Murray et al. (2017), permet d'expliquer un déclin de la diversité fonctionnelle suite à l'absence d'habitats de début de succession forestière. Une explication à cela, du moins pour les réserves, est que lorsque l'exploitation sylvicole s'arrête, la libre évolution qui s'ensuit va très rapidement reprendre l'espace qui était libre pour faciliter l'exploitation forestière. Les canopées vont rapidement refermer les ouvertures présentes, un ou des sous étages vont se développer entre la cime des arbres et le sol. Cela va pouvoir se faire d'une part, en un laps de temps relativement rapide pour la faune présente et d'autre part de manière désordonnée, menant à des pertes de milieux forestiers ouverts telles que les clairières pourtant nécessaires pour un certain nombre de taxons. Dans les peuplements toujours en activité, ces espaces ouverts profitant des rayons du soleil sont régulièrement créés lors des coupes de bois. De plus, les éclaircies réalisées dans les placettes de contrôles ont une influence pendant au moins dix ans en augmentant d'un tiers le nombre d'espèces présentes (Gran & Götmark, 2019).

Ce résultat soulève néanmoins la question de la valeur de conservation à court terme des réserves intégrales : les mêmes auteurs montrent que les bénéfices d'une mise en réserve ne sont pas effectifs immédiatement, une période de 30 ans minimum étant nécessaire avant de mesurer des augmentations d'abondance, de diversité et de composition. Si la nature peut reprendre assez rapidement l'espace qui lui est laissé (friches industrielles, catastrophes, réserve...), offrir l'ensemble des habitats et biotopes qui existaient autrefois prend un certain temps. Selon Horák et al. (2016), il faut environ 400 ans pour qu'une forêt secondaire récupère une grande partie des services d'une forêt primaire. Une absence de coupes ne voudra toutefois plus dire une absence d'ouverture dans la canopée ; en substitution, comme le faisait remarquer Bouget (2005), les chablis et perturbations naturelles pourront recréer ces milieux plus ouverts et ainsi diversifier les habitats possibles.

Une distinction importante doit être faite entre la disponibilité des habitats et l'utilisation effective de ces habitats. Ce constat est renforcé par l'absence de relation significative entre l'IBP et l'abondance des communautés : certaines placettes présentant des scores IBP élevés

n'hébergeaient pas pour autant des communautés plus abondantes. La qualité structurale locale ne suffit pas si les placettes sont déconnectées des réseaux de dispersion. Les insectes n'atteignent donc pas les habitats disponibles faute de corridors écologiques fonctionnels, d'autant plus vrai pour les *carabidae* souvent épigés ne pouvant pas voler. Gran (2024) l'illustre en montrant que la diversité locale des coléoptères xylophages est positivement associée à la présence de forêt feuillue aux alentours, indépendamment des caractéristiques structurales locales. Ce résultat suggère que l'effet de la connectivité paysagère s'exprime à des échelles bien supérieures à celle de la placette. C'est une dimension entièrement absente des analyses conduites ici, où seules des variables locales ont été mobilisées. La variance résiduelle non expliquée par le LiDAR, la topo/hydro et l'IBP pourrait donc refléter en partie des effets de dispersion et d'accessibilité des habitats à l'échelle du paysage. Assurer non seulement la disponibilité mais aussi la colonisation effective des habitats est dès lors indispensable pour réduire la sensibilité des insectes aux perturbations et renforcer leur résilience face aux changements climatiques (Chowdhury et al. 2023).

5.2 Facteurs structuraux LiDAR explicatifs des communautés

Le second objectif de cette étude, était de sélectionner des facteurs de la structure forestière mesurée via le LIDAR qui pourraient être le plus explicatifs de la diversité, l'abondance et la composition des communautés d'insectes saproxyliques.

Trois variables sont ressorties des analyses, la première et la moins expérimentée, c'est la variabilité des hauteurs (écart-type) dans la strate très basse de végétation, comprise entre 0,75 et 1,5 mètre (*vlow_0_75_1_5_zsd*). Elle décrit donc l'hétérogénéité structurale du sous-bois arbustif bas ; une strate peu étudiée dans la littérature LiDAR mais potentiellement informative sur la diversité des microhabitats proches du sol, notamment pour les espèces terrestres capturées par les pièges à fosse mais aussi, de façon plus inattendue pour les *Cerambycidae* volants. Ensuite, nous avons la variabilité des hauteurs (écart-type) dans la strate de canopée haute, au-dessus de 20 mètres (*high_20_zsd*). Elle capture l'hétérogénéité horizontale du couvert dominant : une canopée haute irrégulière signalant la coexistence d'arbres de gabarits différents, de trouées et de zones denses, caractéristique des peuplements structurellement complexes. Elle est retenue par la sélection forward en RDA et explique 7,6 % de la variation de composition en termes de R^2 ajusté, soit 12,2 % de variance capturée sur l'axe contraint RDA1. Enfin, la troisième variable se trouve être la densité de sous-canopée (*mid1_7_13_dens_prop*). Il s'agit de la seule variable significative et relativement indépendante de son bloc de variables lors du corrélogramme. C'est d'ailleurs cette variable qui a été utilisée pour effectuer de nouvelles analyses en vue de discerner une différence entre les placettes à sous canopée faible et sous canopée dense. Drag et al. (2023) montrent d'ailleurs que la structure forestière 3D filtre les communautés saproxyliques principalement via les traits écologiques des espèces (niche de canopée, niche de décomposition et préférence d'hôte) ce qui offre une explication mécaniste au rôle structurant de la densité de sous-canopée sur la composition des communautés observée ici.

La comparaison des placettes à sous-canopée dense et faible, construite à partir de cette dernière variable, a révélé un indice de Simpson plus élevé en sous-canopée dense, mais une abondance et une richesse brute supérieures en sous-canopée faible. Les résultats issus de cette distinction semblent contre-intuitifs. La littérature (Christensen et al., 2005 ; Kruys et al., 1999 ; Paillet et al., 2010 et Parisi et al., 2016 et 2019) a cependant démontré qu'une multiplication des

couches dans la structure verticale de la forêt permettait d'obtenir des microclimats et des habitats plus diversifiés pour les espèces d'insectes. Ainsi, les forêts avec une structure irrégulière et une forte hétérogénéité abritent des assemblages plus riches et différents de ceux des forêts régulières (Hardersen et al., 2020). Dans notre étude, l'abondance totale et le nombre d'espèces étaient plus importants dans les placettes à sous canopée faible (+- 170 pour la sous canopée faible vs +- 140 pour la sous canopée dense). Trois mécanismes complémentaires, tous liés à l'ouverture du couvert, permettent d'expliquer ce résultat apparemment paradoxal.

Premièrement, l'abondance totale seule est un indicateur trompeur : elle ne reprend que la somme de tous les insectes collectés au sein d'une placette, sans distinguer généralistes et spécialistes, ni petites et grandes espèces — 500 individus peuvent aussi bien être 500 minuscules scolytes que 500 carabes de toutes tailles. Une espèce généraliste va en effet pouvoir plus facilement prospérer dans des endroits qui ne conviendraient pas pour des spécialistes, augmentant de facto le nombre d'individus sans pour autant augmenter le nombre d'espèces différentes. Dans cette étude, cela fut le cas pour les *Curculionidae* qui noyaient les résultats relatifs aux Polytraps. Dans les forêts exploitées, les espèces dominantes tendent justement à être plus généralistes, conduisant à des communautés numériquement abondantes mais écologiquement homogènes (Eckelt et al., 2018 ; Gossner et al., 2014 ; Seibold et al., 2019).

Deuxièmement, ce constat ne suffit cependant pas à expliquer pourquoi le nombre d'espèces total est lui aussi plus élevé en sous-canopée faible. Edelmann et al. (2022) apportent une réponse complémentaire en montrant que la gestion forestière affecte les coléoptères saproxyliques principalement via deux leviers : la composition en essences et la couverture de canopée. Une canopée plus ouverte, typique des forêts exploitées dans lesquelles des éclaircies sont régulièrement pratiquées, favorise des conditions microclimatiques plus chaudes et lumineuses qui profitent aux espèces généralistes et héliophiles, conduisant à des communautés plus abondantes mais moins spécialisées. Ce mécanisme pourrait expliquer pourquoi les placettes à sous-canopée faible ; structurellement plus proches des forêts gérées, présentent une abondance et une richesse brute plus élevées sans pour autant héberger des communautés plus équilibrées. L'absence d'archives d'exploitation de certaines placettes peut aussi impacter ce résultat.

Troisièmement, à cela s'ajoute un effet thermique direct. Une sous-canopée plus faible permet en effet aux rayons du soleil de pénétrer plus profondément dans la verticalité forestière et d'atteindre des branches mortes ou en décomposition dans les basses couches ou sur le sol. Or un sol ou des microhabitats ligneux réchauffés vont influencer positivement le métabolisme des œufs, des larves ainsi que des adultes de coléoptères, résultant en un foisonnement d'individus comparativement à des substrats moins réchauffés. De plus, certaines espèces ont précisément besoin de ces rayons et de cette chaleur pour accomplir leur cycle de vie (Sebek et al., 2022 ; Perlík et al., 2023). Du fait que la vaste majorité des insectes est ectothermique, de faibles augmentations de températures suffisent à se traduire par une augmentation significative de la reproduction et donc de l'abondance (Harvey et al., 2023). Ce mécanisme microclimatique est d'ailleurs cohérent avec les résultats de cette étude : la densité de sous-canopée (`mid1_7_13_dens_prop`) et la couverture de canopée sont corrélées à la topographie, qui conditionne l'ensoleillement et l'humidité du sol. La structure forestière mesurée par LiDAR capture donc indirectement des gradients microclimatiques qui médient la réponse des insectes ectothermes, sans que ces gradients aient pu être mesurés directement dans cette étude.

Enfin, à part, la séparation des *Carabidae* par rapport aux pièges à fosses a permis de faire émerger un signal fort avec les indices de diversité. Le nombre effectif de strates (ENL) et l'hétérogénéité verticale globale (zsd) sont positivement associés à leur diversité. Ce dernier signal, absent de l'analyse globale, suggère que la stratification verticale et la présence de grand arbres structure indirectement la diversité des *Carabidae*, vraisemblablement via son influence sur l'hétérogénéité du sol, la disponibilité en proies et les conditions microclimatiques au niveau de la litière (Bourdon et al., 2016). La couverture végétale dans la strate inférieure de la canopée constitue aussi une mesure générale de l'influence de la canopée sur les *Carabidae*, en raison de sa corrélation avec l'indice foliaire et son influence sur les niveaux lumineux au niveau du sol forestier (Spake et al., 2016).

5.3 LiDAR vs topo/hydro vs IBP : complémentarité des approches

Le dernier objectif de ce travail résidait dans la recherche d'autres paramètres plus facilement mesurables ou obtenables susceptibles de fournir des résultats comparables au LiDAR et si possible à moindre coût pour expliquer une variation dans la diversité, l'abondance, ou la composition des insectes et de la structure forestière. Cet objectif va permettre de savoir si l'utilisation de données LiDAR pour décrire des communautés d'insectes est efficace, utile et pratique, au regard des données de ce travail. En effet, étant une technologie assez récente et couteuse au début, peu de recherches se sont focalisées sur cet aspect.

Les variables topographiques et hydrographiques n'influencent les communautés d'insectes que de manière indirecte, via leur effet sur la structure forestière, comme le confirme la variance partagée entre ces deux blocs. La topographie et l'hydrographie jouent en effet principalement un rôle dans le développement de la structure forestière (Wu et al., 2015) : la pente influence l'implantation de certaines essences et l'hydrographie du sol peut conditionner la mise en place de forêts alluviales, bien différentes en structure de celle des forêts de plateaux. Habu et al. (2020) attribuent à la conjonction d'une humidité du sol élevée, d'une hétérogénéité structurale accrue et de perturbations occasionnelles par les crues, des assemblages riches de coléoptères. L'altitude conditionne l'hétérogénéité de la canopée haute, la proximité aux cours d'eau et la stratification verticale (ENL) ; or Rappa et al. (2022) montrent que la diversité en familles de coléoptères augmente avec l'ENL. Ce sont donc ces différences de structures forestières qui influencent *in fine* les communautés d'insectes. Malgré ce caractère indirect, ce bloc explique la plus grande part de variance de composition (16,9 %) et d'abondance (16,4 %), devant le LiDAR et l'IBP.

À l'inverse, les données IBP n'ont permis de caractériser significativement aucune des trois réponses entomologiques. La part de variance qu'elles captent sur la diversité alpha (R^2 ajusté = 5,1 %) reste non significative ($p = 0,166$), et demeure néanmoins supérieure à celle des variables topo/hydro, nulle pour cette réponse. On aurait pu s'attendre à ce que l'IBP, en renseignant les dendromicrohabitats et les caractéristiques intrinsèques de la parcelle (gros arbres, essences...) c'est-à-dire sa carte d'identité structurale, soit particulièrement à même d'expliquer la diversité locale. Or, ce n'est pas ce qu'observe ce travail, vraisemblablement en raison de la saturation des scores IBP dans des forêts toutes de bonne qualité écologique.

C'est néanmoins le LiDAR qui caractérise au mieux ce niveau local. Deux estimations du pouvoir explicatif du LiDAR sur la diversité alpha coexistent dans ce travail et méritent d'être mises en regard. Le Random Forest, évalué en validation out-of-bag, ne restitue qu'un R^2 de 6,4 % pour

l'indice de Shannon, tandis que la régression linéaire à sélection forward atteint un R^2 ajusté de 28,2 % (densité de sous-canopée (mid1_7_13_dens_prop) et asymétrie de la distribution des couches (lskew) ensemble ; 23,8 % pour la densité de sous-canopée seule). Cet écart ne traduit pas une contradiction mais la différence de nature des deux mesures. Le R^2 out-of-bag estime une performance prédictive sur des données non vues et constitue, à ce titre, une borne basse particulièrement sévère au vu du faible effectif ($n = 21$). Le R^2 ajusté de la régression mesure quant à lui la qualité d'ajustement sur l'échantillon, à partir des deux variables précisément retenues pour leur association avec la réponse ; il reste donc optimiste, la sélection capitalisant sur les particularités du jeu de données. La convergence des deux approches sur la même variable dominante (mid1_7_13_dens_prop) est plus informative que la valeur absolue de leur R^2 : elle indique un signal réel mais modeste, dont la portée prédictive demeure limitée à ce stade et devra être confirmée sur un effectif élargi.

Pour les variables LiDAR elles-mêmes, le pouvoir explicatif est proche du hasard pour l'abondance (4,8 %, non significatif) et atteint 7,6 % pour la composition. Pour cette dernière, une fraction de variance partagée de 8,8 % apparaît entre le LiDAR et la topographie, renforçant l'idée que la topographie et l'hydrographie influencent fortement la structure forestière elle-même.

Comme exposé en section 1.6. , le LiDAR n'a pas permis d'isoler les matières ligneuses grossières au sol ; non par défaut de pénétration du couvert, mais parce que la signature altimétrique d'un tronc couché se confond avec la microtopographie du sol (Labenski et al., 2023). S'il ne prédit pas les communautés entomologiques, l'IBP différencie en revanche la structure des peuplements, confirmant ce que l'on pressentait : les RBI présentent davantage de bois mort que les contrôles (composantes C et D significativement plus élevées). La seule variable se corrélant entre l'IBP global, les grands arbres et les données LiDAR se trouve être l'ENL (stratification verticale). Les deux méthodes sont complémentaires jusque dans leur calendrier : le piégeage s'étend sur l'ensemble de la saison d'activité des coléoptères (d'avril à octobre), tandis que l'IBP est relevé en période hivernale, lorsque l'absence de feuillage facilite l'identification des microhabitats. Elles ne sont donc pas substituables mais complémentaires avec un coût différent et des données plus ou moins importantes et précises, pour capturer à tout moment de l'année, la quasi-totalité des variables écologiquement favorables aux insectes saproxyliques mais dans ce cadre ci, aucune variance significative n'a pu être aperçue entre ces 2 méthodes du fait de l'absence de données LiDAR sur les MLG.

La synthèse comparative des trois approches testées (LiDAR, variables topo/hydro et IBP) montre qu'aucune d'entre elles ne constitue à elle seule un prédicteur universel des trois composantes des communautés de coléoptères étudiées. Le LiDAR est davantage associé à la diversité alpha (R^2 ajusté = 28,2 % pour Shannon H'), tandis que les variables topo/hydro structurent davantage la composition (R^2 ajusté = 16,9 %) et l'abondance (R^2 ajusté = 16,4 %). L'IBP, quant à lui, ne prédit significativement aucune des trois réponses entomologiques dans ce dispositif.

Ce dernier résultat ne remet pas en cause la pertinence de l'IBP comme outil de diagnostic de la biodiversité potentielle forestière, mais s'explique par les caractéristiques propres de l'échantillon. Les placettes étudiées étant toutes des forêts de bonne qualité écologique, plusieurs composantes de l'IBP présentaient une variance très réduite : la composante B (structure verticale) atteignait le score maximal dans 18 placettes sur 21 et la composante A (essences autochtones) était également quasi invariante. Dans ce contexte, l'IBP manquait du gradient nécessaire pour discriminer les communautés entomologiques. Ce constat rejoint les observations de Collard et al. (2026), qui signalent que la saturation des scores IBP dans les forêts de haute qualité limite la capacité des modèles à distinguer des gradients fins de maturité. L'IBP

reste néanmoins un outil précieux pour les gestionnaires forestiers et le grand public, en raison de sa simplicité d'interprétation et de sa capacité à rendre lisible l'enjeu des mises en réserve et de la libre évolution.

Ces résultats soulignent que le LiDAR apporte des informations complémentaires et non substituables aux méthodes existantes pour caractériser la structure forestière. Cependant, les R^2 des modèles LiDAR restent modestes (5%–28 % selon la variable réponse et la méthode), indiquant qu'une large part de la variation des communautés demeure inexpliquée. D'autres facteurs, non mesurés dans cette étude, contribuent vraisemblablement à structurer ces communautés : la composition floristique des peuplements, la connectivité paysagère entre habitats forestiers, ou encore la qualité intrinsèque des microhabitats liés au bois mort (MLG). Par ailleurs, les exigences écologiques des coléoptères saproxyliques médient leur réponse à la structure forestière (Ulyshen, 2011 ; Plewa et al., 2017), ce qui constitue une limite à l'interprétation biologique des gradients structuraux identifiés ici.

6. Perspectives et Limites

6.1. Bilan

Ce travail s'inscrit dans le cadre du suivi écologique à long terme des Réserves Biologiques Intégrales du Parc national de l'Entre-Sambre-et-Meuse, avec pour ambition principale de tester le potentiel du LiDAR aéroporté comme outil de monitoring des communautés de coléoptères saproxyliques. Les analyses menées ont permis de mettre en évidence l'absence de différences significatives entre les placettes en RBI et les placettes contrôles, ni au niveau de la structure forestière ni au niveau entomologique. Ce résultat est cohérent avec l'état initial actuel des réserves intégrales : relativement récentes, elles n'ont pas encore eu le temps d'exprimer pleinement les bénéfices écologiques attendus de la libre évolution, que la littérature situe à un horizon de 20 à 30 ans minimum. Un signal encourageant mérite néanmoins d'être souligné : 40 % des espèces collectées étaient exclusives aux RBI, dont plusieurs saproxyliques spécialistes dépendantes du bois mort. C'est un premier indice de la trajectoire écologique engagée par ces réserves.

6.2. Limites

Des limites sont toutefois apparues lors de cette étude.

Premièrement, la faible taille de l'échantillon a sûrement limité la significativité de certaines variables. En effet, avec 21 placettes seulement survolées par le Lidar, et seulement 4 placettes contrôles, la puissance statistique des analyses comparatives demeure limitée, réduisant la capacité à détecter des différences significatives même en présence d'un effet biologique réel. Ce manque de survol LiDAR est en partie une limite opérationnelle et non une fatalité. Ce faible effectif limite la puissance statistique où des variables potentiellement explicatives peuvent ne pas atteindre le seuil de significativité simplement par manque de puissance.

Une autre limite, due à la genèse du projet et qui pourrait sembler positif de prime abord, est le plafond de contraste au niveau des placettes choisies. Il est normal de ne pas détecter de différences de structures si ces placettes sont toutes des forêts de bonne qualité écologique tassées sur le haut du spectre structural. Même avec un échantillon de 200 placettes, les résultats resteront sensiblement les mêmes de ce point de vue- là. Cependant, dans le futur, avec la transformation des structures forestières de libre évolution, le gradient s'en trouvera surement élargi, permettant une distinction plus claire.

D'autre part, le LiDAR, bien qu'efficace pour caractériser la structure tridimensionnelle des peuplements, ne permet pas de quantifier directement les matières ligneuses grossières au sol, variable pourtant centrale pour les communautés saproxyliques. Comme développé en section 1.6. , cette limite n'est pas un défaut de pénétration du couvert mais une difficulté d'ordre structural. Le LiDAR ne peut dès lors approcher le bois mort au sol que de manière indirecte et probabiliste via des métriques de maturité du peuplement, sans le quantifier comme le ferait un inventaire terrain. Cette dépendance à une mesure indirecte explique en partie pourquoi le LiDAR n'a pas émergé comme prédicteur universel des trois composantes entomologiques étudiées, et pourquoi il reste complémentaire de l'IBP plutôt que substituable. Enfin, pour les futures analyses et le suivi des RBI, ignorer le contexte topographique reviendrait à attribuer à la gestion des effets qui relèvent en réalité du contexte stationnel. Collard et al. (2026) montrent d'ailleurs que les facteurs bois mort de l'IBP sont eux-mêmes davantage corrélés à la topographie (pente, altitude) qu'aux métriques LiDAR structurales *stricto sensu*.

Une limite réelle à mentionner est le risque d'avoir marginalisé des variables importantes, lors du corrélogramme d'une part avec la réduction progressive de 68/50 à 15 puis 7 variables (section 3.4), et d'autre part dans les méthodes de sélection elles-mêmes ; notamment le Random Forest dont l'estimation de l'importance des variables peut être biaisée en présence de multicollinéarité et la sélection forward. Cette dernière a pu manquer des combinaisons de variables qui ensemble expliqueraient mieux la variance mais dont aucune n'est suffisamment forte individuellement et les trois méthodes (RDA, PERMANOVA marginale, envfit) ne retiennent pas les mêmes variables, ce qui suggère que plusieurs métriques capturent des signaux partiels complémentaires. Cette limite est d'ailleurs mentionnée dans différentes études (Seibold, Cadotte, et al., 2018 ; Bouget, 2005), qui démontrent que les interactions entre organismes et environnement abiotique, à diverses échelles spatiales et temporelles sont complexes et nécessitent des approches multitrophiques ainsi qu'une réflexion avancée quant à des interactions simples du type cause conséquence.

Une autre limite concerne la taxonomie et l'identification des coléoptères. Plusieurs personnes ont contribué à l'identification des insectes, parfois jusqu'à la famille, parfois jusqu'à l'espèce. Certaines clés d'identifications nécessitaient une connaissance plus poussée des organes entomologiques qui n'étaient pas toujours les miennes. Pour pallier en partie ce problème, l'aide d'un expert entomologique a été utilisée pour certaines familles de coléoptères saproxyliques et pour une seconde vérification des identifications déjà effectuées.

Le regroupement des pièges à fosse et des Polytraps dans les analyses globales constitue une limite méthodologique assumée et sujette à amélioration (cfr 6.3.) Ces deux techniques ciblent des guildes fonctionnelles distinctes : des espèces épigées pour les premières et l'entomofaune aérienne pour les secondes (Hohbein & Conway, 2018). Cela est confirmé par Mendicino et al. (2025) et Micó et al. (2020), qui montrent que le type de piège contraint directement les guildes trophiques et les traits morphologiques des assemblages capturés. La séparation des Cerambycidae dans les Polytraps a ainsi fait émerger un signal distinct, orienté vers la variabilité

de la sous-canopée (mid1_7_13_zsd) et la strate très basse (vlow_0_75_1_5_zsd). Bien que le faible effectif (91 individus, 20 espèces) limite la puissance des corrélations, la courbe de raréfaction amorce une asymptote, indiquant une caractéristique biologique de la famille plutôt qu'un défaut de protocole ce qui est cohérent avec Allison et al. (2019), qui montrent que certains Cerambycidae sont plus abondants en lisière qu'en forêt dense.

Une dernière limite, d'ordre statistique, tient à la structure spatiale du dispositif. Les placettes étant toutes situées au sein d'un même massif (PNESEM), des placettes géographiquement proches ne constituent pas nécessairement des répliquats pleinement indépendants : elles partagent un même contexte climatique, géologique et topographique, ainsi que des sources de colonisation communes. Or les analyses conduites ici ne comportent aucun terme spatial explicite et ne mobilisent que des variables locales. Une partie des relations observées entre structure forestière et communautés pourrait donc refléter une autocorrélation spatiale d'autant que la topographie, dont le rôle structurant a été souligné plus haut, est elle-même spatialement organisée.

6.3. Perspectives

Pour la suite, trois priorités se dégagent. La première est d'étendre le survol LiDAR à l'ensemble des 30 placettes entomologiques, ce qui permettrait à la fois d'augmenter le nombre de placettes contrôles disponibles et d'étayer considérablement le jeu de données pour les analyses futures. La seconde est de poursuivre ce monitoring sur le long terme : c'est seulement à cet horizon que les divergences structurales et biologiques entre RBI et forêts gérées deviendront suffisamment marquées pour être détectées avec précision. À cet horizon, des différences de structure forestière entre RBI et forêts gérées via l'accumulation de bois mort, le développement d'une sous-canopée dense, une hétérogénéité accrue de la canopée, devraient progressivement se traduire par des signaux entomologiques détectables. Une troisième piste consisterait à enrichir les analyses futures de descripteurs spatiaux et paysagers. L'intégration d'un terme spatial explicite permettrait de distinguer les effets propres de la structure forestière de ceux liés à la simple proximité géographique entre placettes. Surtout, l'ajout de variables de connectivité tel que le volume de forêt feuillue dans un rayon donné autour des placettes, dont Gran (2024) a montré le rôle sur la diversité locale des coléoptères xylophages, permettrait de saisir une dimension qui s'exprime à des échelles bien supérieures à celle de la placette, et qui pourrait expliquer une part de la variance résiduelle non captée par les variables locales mobilisées ici.

Une autre voie d'amélioration serait d'analyser les communautés non plus seulement par taxons, mais par traits fonctionnels ce qui a été en partie fait lors de la distinction de densité de sous canopée. L'approche taxonomique adoptée ici agrège en effet des espèces aux exigences écologiques contrastées, ce qui peut diluer le lien entre structure forestière et réponse des communautés. Or Drag et al. (2023) montrent que la structure tridimensionnelle filtre les assemblages saproxyliques précisément à travers les traits des espèces : niche de canopée, niche de décomposition, préférence d'hôte. Regrouper les coléoptères selon ces traits plutôt que selon leur appartenance taxonomique permettrait de relier plus directement les métriques LiDAR, qui décrivent l'habitat physique, à la réponse écologique des communautés, là où l'analyse par espèces semble plafonner.

Enfin, un enseignement méthodologique se dégage du dispositif lui-même. Les deux types de pièges utilisés ciblaient dès l'origine des guildes distinctes (cfr 6.2.). L'analyse séparée de ces

deux compartiments a révélé des relations avec la structure forestière que l'analyse agrégée masquait, l'addition de guildes aux réponses contrastées diluant les signaux propres à chacune. Ce résultat souligne tout l'intérêt d'exploiter pleinement cette stratification fonctionnelle dans les suivis à venir, en traitant systématiquement les deux compartiments de façon distincte plutôt qu'agrégée.

Dans ce cadre, le LiDAR constitue un outil de monitoring particulièrement adapté : sa reproductibilité, sa couverture spatiale exhaustive et sa capacité à quantifier des métriques structurales fines en font un instrument idéal pour documenter l'évolution de la structure forestière sur le long terme, indépendamment des variations d'effort d'échantillonnage terrain (Collard et al., 2026). La similarité actuelle entre RBI et les placettes contrôles constitue à cet égard un atout. Elle offre une ligne de base solide à partir de laquelle les divergences structurales futures pourront être mesurées avec précision.

Enfin, il convient de rappeler que les bénéfices attendus de la libre évolution vont au-delà du cadre entomologique. Le développement de structures forestières matures, telles que de grands arbres vivants, du bois mort en décomposition ou une stratification verticale complexe, soutiennent une diversité fonctionnelle étendue, bénéfique pour de nombreux autres groupes taxonomiques ainsi que pour des services écosystémiques tels que le stockage du carbone ou la régulation du microclimat.

7. Bibliographie

- Acharya, S., Indumathi, S. M., Jadhav, A. V., Verma, V. V., & Vikram, V. (2025). Forest entomology in the Anthropocene: Managing pests in a changing environment. *Journal of Entomological Research*, 49(3), 869–877. <https://doi.org/10.5958/0974-4576.2025.00149.5>
- Adhikari, H., Valbuena, R., Pellikka, P. K. E., & Heiskanen, J. (2020). Mapping forest structural heterogeneity of tropical montane forest remnants from airborne laser scanning and Landsat time series. *Ecological Indicators*, 108, 105739. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105739>
- Allison, J., Strom, B., Sweeney, J., & Mayo, P. (2019). Trap deployment along linear transects perpendicular to forest edges : Impact on capture of longhorned beetles (Coleoptera:

- Cerambycidae). *Journal of Pest Science*, 92(1), 299-308. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1008-7>
- Bach, A., Mateus, L. A. F., Peres, C. A., Haugaasen, T., Louzada, J., Hawes, J. E., Azevedo, R. A., Lucena, E. F., Ferreira, J. V. A., & Vaz-de-Mello, F. Z. (2023). Bait attractiveness changes community metrics in dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Ecology and Evolution*, 13(4), e9975. <https://doi.org/10.1002/ece3.9975>
- Balestra, M., Marselis, S., Sankey, T. T., Cabo, C., Liang, X., Mokroš, M., Peng, X., Singh, A., Stereńczak, K., Vega, C., Vincent, G., & Hollaus, M. (2024a). LiDAR Data Fusion to Improve Forest Attribute Estimates : A Review. *Current Forestry Reports*, 10(4), 281-297. <https://doi.org/10.1007/s40725-024-00223-7>
- Barthod, C., Dupouey, J.-L., Larrère, R., & Sarrazin, F. (2021a). La libre évolution, un concept aux multiples facettes. *Revue forestière française*, 73(2–3 : “Des forêts en libre évolution”), Article 2–3. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5421>
- Bouget, C. (2005). Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests : Part I: Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management*, 216(1), 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.037>
- Bourdon, J.-F., Work, T. T., & Spence, J. R. (2016). Does variable stand structure associated with multi-cohort forests support diversity of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) communities in the central Nearctic boreal forest? *Journal of Forestry Research*, 27, 1191–1200. <https://doi.org/10.1007/s11676-016-0269-6>
- Bourdouxhe, A., Wibail, L., Claessens, H., & Dufrêne, M. (2023). Modeling potential natural vegetation : A new light on an old concept to guide nature conservation in fragmented and degraded landscapes. *Ecological Modelling*, 481, 110382. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110382>

- Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., & Jactel, H. (2011). Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *Journal of Insect Conservation*, 15(5), 653-669. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9364-5>
- Byriel, D. B., Justesen, M. J., Kepfer-Rojas, S., Gottlieb, L., & Schmidt, I. K. (2026). Unmanaged forest swamps benefit saproxylic and soil-inhabiting crane fly communities. *Insect Conservation and Diversity*, 19(2), 349-359. <https://doi.org/10.1111/icad.70028>
- Campeol, M. (2025). Etude de la diversité des coléoptères au sein des forêts en réserves biologiques intégrales du Parc National de l'Entre-Sambre-et-Meuse. <http://hdl.handle.net/2268.2/24215>
- Chowdhury, S., Jennions, M. D., Zalucki, M. P., Maron, M., Watson, J. E. M., & Fuller, R. A. (2023). Protected areas and the future of insect conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(1), 85-95. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.09.004>
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E., Ódor, P., Standovár, T., Roženberger, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., & Vrška, T. (2005). Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 210, 267-282. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.032>
- Coordination Libre Évolution. (s. d.). La libre évolution. Consulté le 03/06/2026, à l'adresse <https://www.coordination-libre-evolution.fr/la-libre-evolution/>
- Définition de saproxylique | Dictionnaire français. (2024, juillet 18). La langue française. <https://www.lalanguefrancaise.com/dictionnaire/definition/saproxylique>
- Deschamps, P. (2018, 2 mai). *Cerylon histeroides* [Photographie]. *Galerie-insecte.org*. <https://www.galerie-insecte.org/galerie/ref-203670.htm>
- Dieler, J., Uhl, E., Biber, P., Müller, J., Rötzer, T., & Pretzsch, H. (2017). Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *European Journal of Forest Research*, 136(4), 739-766. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1056-1>

- Drag, L., Burner, R. C., Stephan, J. G., Birkemoe, T., Doerfler, I., Gossner, M. M., Magdon, P., Ovaskainen, O., Potterf, M., Schall, P., Snäll, T., Sverdrup-Thygeson, A., Weisser, W., & Müller, J. (2023). High-resolution 3D forest structure explains ecomorphological trait variation in assemblages of saproxylic beetles. *Functional Ecology*, 37(1), 150-161. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14188>
- Duffey, E. (1990). The conservation of nature in western Europe*. *Bolletino Di Zoologia*, 57(2), 139-143. <https://doi.org/10.1080/11250009009355688>
- Eckelt, A., Müller, J., Bense, U., Brustel, H., Bußler, H., Chittaro, Y., Cizek, L., Frei, A., Holzer, E., Kadej, M., Kahlen, M., Köhler, F., Möller, G., Mühle, H., Sanchez, A., Schaffrath, U., Schmidl, J., Smolis, A., Szallies, A., & Seibold, S. (2018). “Primeval forest relict beetles” of Central Europe : A set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *Journal of Insect Conservation*, 22. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0028-6>
- Edelmann, P., Ambarlı, D., Gossner, M. M., Schall, P., Ammer, C., Wende, B., Schulze, E.-D., Weisser, W. W., & Seibold, S. (2022). Forest management affects saproxylic beetles through tree species composition and canopy cover. *Forest Ecology and Management*, 524, 120532. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120532>
- Farooq, M., Khan, U., Adnan, M., Younas, W., Qureshi, N. B., Yasir, Q. M., Cai, Q., & Chiu, M.-C. (2025). Global decline of aquatic and terrestrial insects driven by climate change and anthropogenic impacts : The interaction of multiple stressors and disruption of niche conservatism. *Biological Conservation*, 308, 111181. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111181>
- Ferret-Bouin, P., 1995. Clé illustrée des familles des coléoptères de France.
- Forêt & Naturalité, & ULiège Gembloux Agro-Bio Tech. (2025). Perceptions liées à la mise en œuvre d'une politique de libre évolution dans les aires protégées en forêt : identification des freins et leviers pour une meilleure efficacité et gouvernance. Forêt & Naturalité

asbl. https://foret-naturalite.be/wp-content/uploads/2025/04/Foret__Naturalite_Perceptions_Libre_Evolution-Rapport_complet_WEB.pdf

Gossner, M. M., Schall, P., Ammer, C., Ammer, U., Engel, K., Schubert, H., Simon, U., Utschick, H., & Weisser, W. W. (2014). Forest management intensity measures as alternative to stand properties for quantifying effects on biodiversity. *Ecosphere*, 5(9), art113. <https://doi.org/10.1890/ES14-00177.1>

Graf, M., Seibold, S., Gossner, M. M., Hagge, J., Weiß, I., Bässler, C., & Müller, J. (2022). Coverage based diversity estimates of facultative saproxylic species highlight the importance of deadwood for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 517, 120275. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120275>

Gran, O. (2024). Wood-living beetle diversity is enriched by surrounding broadleaf forest in a conifer forestry landscape. *Landscape Ecology*, 39(12), 215. <https://doi.org/10.1007/s10980-024-02014-8>

Gran, O., & Götmark, F. (2019). Long-term experimental management in Swedish mixed oak-rich forests has a positive effect on saproxylic beetles after 10 years. *Biodiversity and Conservation*, 28(6), 1451-1472. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01736-5>

Habu, A., Konuma, A., Yasuda, M., & Sota, T. (2020). Characteristics and temporal trends of a ground beetle (Coleoptera: Carabidae) community in Ooyamazawa riparian forest. *Dans Forest Responses to Climate Change* (pp. 151–168). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-15-3009-8_10

Haeler, E., Stillhard, J., Hindenlang Clerc, K., Pellissier, L., & Lachat, T. (2024). Dead wood distributed in different-sized habitat patches enhances diversity of saproxylic beetles in a landscape experiment. *Journal of Applied Ecology*, 61(2), 316-327, 456-467. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14554>

- Hardersen, S., Macagno, A. L. M., Chiari, S., Audisio, P., Gasparini, P., Lo Giudice, G., Nardi, G., & Mason, F. (2020). Forest management, canopy cover and geographical distance affect saproxylic beetle communities of small-diameter beech deadwood. *Forest Ecology and Management*, 467, 118152. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118152>
- Harris. (2007). The role of soil microbiology in restoration . Department of Natural Resources ; SER Europe Summer School. Consulté 27 mars 2026, à l'adresse <https://ser-europe.org/files/2012/08/Harris.pdf>
- 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., ... Chown, S. L. (2023). Scientists' warning on climate change and insects. *Ecological Monographs*, 93(1), e1553. <https://doi.org/10.1002/ecm.1553>
- Heyninck, C. (2009). APPEL POUR UN RÉSEAU DE RÉSERVES INTÉGRALES DE QUALITÉ EN RÉGION WALLONNE.
- Hollens-Kuhr, H., Gathof, A. K., Grossmann, A. J., & Buchholz, S. (2026). Air pollution and its multifaceted effects on insect pollinators : A review. *Ecological Entomology*, 51(1), 1-17. <https://doi.org/10.1111/een.70028>
- Horák, J., Kout, J., Vodka, Š., & Donato, D. C. (2016). Dead wood dependent organisms in one of the oldest protected forests of Europe : Investigating the contrasting effects of within-stand variation in a highly diversified environment. *Forest Ecology and Management*, 363, 229-236. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.041>
- iNaturalist. (s. d.). *Xylosandrus germanus* [Fiche taxon]. Consulté le [date de consultation], à l'adresse <https://www.inaturalist.org/taxa/233855-Xylosandrus-germanus>
- InfoFauna. (s. d.). *Carabus coriaceus coriaceus* [Portrait d'espèce]. Atlas de la faune de Suisse. Consulté le [date de consultation], à l'adresse <https://species.infofauna.ch/groupe/101/portrait/1786>

- Intergovernmental Panel On Climate Change (Ipcc). (2023). Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability : Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (1re éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Kapusta, P., Kurek, P., Piechnik, Ł., Szarek-Łukaszewska, G., Zielonka, T., Żywiec, M., & Holeksa, J. (2020). Natural and human-related determinants of dead wood quantity and quality in a managed European lowland temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 459, 117845. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117845>
- Karpiński, L., Maák, I., & Wegierek, P. (2021). The role of nature reserves in preserving saproxylic biodiversity : Using longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) as bioindicators. *The European Zoological Journal*, 88(1), 487-504. <https://doi.org/10.1080/24750263.2021.1900427>
- Khapekar, Y., Sankathala, S., Chaturvedi, K., Shrivastav, A., Das, S., (2024). Climate Change Risks : An Overview [Chapter]. IGI Global Scientific Publishing. (climate-change-risks). <https://services.igi-global.com/resolvedoi/resolve.aspx?doi=10.4018/979-8-3373-3972-6.ch002>. <https://doi.org/10.4018/979-8-3373-3972-6.ch002>
- Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B., Lämås, T., & Ståhl, G. (1999). Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research-revue Canadienne De Recherche Forestiere - CAN J FOREST RES*, 29, 178-186. <https://doi.org/10.1139/cjfr-29-2-178>
- Larrieu, L., & Gonin, P. (2008). L'indice de biodiversité potentielle (ibp) : Une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, (6). <https://doi.org/10.4267/2042/28373>
- Larrieu, L., Gonin, P., & Deconchat, M. (2012). Le domaine d'application de l'indice de biodiversité potentielle (IBP). *Revue Forestière Française*, (5). <https://doi.org/10.4267/2042/50657>

- Larrieu, L., Gosselin, M., 2015. Des peuplements en libre évolution permanente pour la conservation de la bio-complexité des forêts.
- Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Bütler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A. K., Regnery, B., & Vandekerkhove, K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests : A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, 84, 194-207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>
- Locquet, A., & Héritier, S. (2020). Questioning nature and wildness in relation to the establishment of wilderness areas in Europe!. *Cybergeog: European Journal of Geography*.
- Lompe, A., 2024. Coléoptères d'Europe [WWW Document]. URL <https://www.coleonet.de/coleo/texte/coleoptera.htm#anKer25> (accessed 5.19.25).
- Morel, L. De la ruralité à la féralité: dynamique de recomposition des facettes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés d'espèces lors des processus de reboisement spontanés. *Biodiversité et Ecologie*. Museum national d'histoire naturelle-MNHN PARIS, 2018. Français. <NNT: 2018MNHN0032>. <tel-03529900>
- Morel, L., & Bretagne Vivante. (2021). Forêts anciennes et boisements féraux d'Armorique : conserver le patrimoine d'hier et protéger la nature de demain. *Penn ar Bed*, 241-242. <https://bretagne-environnement.fr/notice-documentaire/penn-ar-bed-n241-242---forets>
- Möller, G. (2009). Struktur- und Substratbindung holzbewohnender Insekten, Schwerpunkt Coleoptera—Käfer. <https://doi.org/10.17169/refubium-10868>
- Murray, B. D., Holland, J. D., Summerville, K. S., Dunning Jr., J. B., Saunders, M. R., & Jenkins, M. A. (2017). Functional diversity response to hardwood forest management varies across taxa and spatial scales. *Ecological Applications*, 27(4), 1064-1081. <https://doi.org/10.1002/eap.1532>
- Norton, T. W. (1996). Conservation of biological diversity in temperate and boreal forest ecosystems. *Forest Ecology and Management, Conservation of Biological Diversity in*

- Temperate and Boreal Forest Ecosystems, 85(1), 1-7. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03745-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03745-0)
- Observations.be. (s. d.). Bienvenue [Base de données naturalistes]. Consulté le 06/06/2026, à l'adresse <https://observations.be/>
- Ohsawa, M. (2008). Different effects of coarse woody material on the species diversity of three saproxylic beetle families (Cerambycidae, Melandryidae, and Curculionidae). *Ecological Research*, 23(1), 11-20. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0335-6>
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Meszaros, I., Sebastia, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., & Virtanen, R. (2010). Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests : Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, 24, 101-112. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x>
- Parc national de l'Entre-Sambre-et-Meuse. (2024). Rapport annuel 2024. https://www.parc-national-esem.be/uploads/PDF/Rapport-annuel-2024_PN-ESEM.pdf
- Parisi, F., Di Febbraro, M., Lombardi, F., Biscaccianti, A. B., Campanaro, A., Tognetti, R., & Marchetti, M. (2019). Relationships between stand structural attributes and saproxylic beetle abundance in a Mediterranean broadleaved mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 432, 957-966. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.040>
- Parisi, F., Frate, L., Lombardi, F., Tognetti, R., Campanaro, A., Biscaccianti, A. B., & Marchetti, M. (2020). Diversity patterns of Coleoptera and saproxylic communities in unmanaged forests of Mediterranean mountains. *Ecological Indicators*, 110, 105873. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105873>
- Parisi, F., Innangi, M., Tognetti, R., Lombardi, F., Chirici, G., & Marchetti, M. (2021). Forest stand structure and coarse woody debris determine the biodiversity of beetle communities in

- Mediterranean mountain beech forests. *Global Ecology and Conservation*, 28, e01637.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01637>
- Perlík, M., Kraus, D., Bußler, H., Neudam, L., Pietsch, S., Mergner, U., Seidel, D., Sebek, P., & Thorn, S. (2023a). Canopy openness as the main driver of aculeate Hymenoptera and saproxylic beetle diversity following natural disturbances and salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 540, 121033. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121033>
- Plewa, R., Jaworski, T., Hilszczański, J., & Horák, J. (2017a). Investigating the biodiversity of the forest strata : The importance of vertical stratification to the activity and development of saproxylic beetles in managed temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 402, 186-193. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.052>
- Rappa, N. J., Staab, M., Frey, J., Winiger, N., & Klein, A.-M. (2022). Multiple forest structural elements are needed to promote beetle biomass, diversity and abundance. *Forest Ecosystems*, 9, 100056. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100056>
- Région wallonne. (2008). Code forestier (Décret du 15 juillet 2008 relatif au Code forestier).
<https://environnement.wallonie.be/legis/foret/foret010.htm>
- Réserve biologique intégrale (RBI)—Parc national ESEM. (s. d.). Parc national de l'Entre-Sambre-et-Meuse. Consulté 29 mars 2026, à l'adresse <https://www.parc-national-esem.be/fr/glossaire/reserve-biologique-integrale-rbi>
- Rodrigues, W. G., Vieira, G. S., Cabacinha, C. D., Bulcão-Neto, R. F., & Soares, F. (2024). Applications of artificial intelligence and LiDAR in forest inventories : A Systematic Literature Review. *Computers and Electrical Engineering*, 120, 109793.
<https://doi.org/10.1016/j.compeleceng.2024.109793>
- Roger, J.-L., Jambon, O., Bouger, G., 2010. Clé de détermination des carabidés.
- Ruchin, A. B., & Egorov, L. V. (2021). Vertical stratification of beetles in deciduous forest communities in the centre of european russia. *Diversity*, 13(11).
<https://doi.org/10.3390/d13110508>

- Ruchin, A. B., & Egorov, L. V. (2022). Vertical Stratification and Seasonal Dynamics of Coleoptera in Open Biotopes of Forest Ecosystems (Centre of European Russia). *Forests*, 13(7), 1014. <https://doi.org/10.3390/f13071014>
- Ruiz-Benito, P., Ratcliffe, S., Jump, A. S., Gómez-Aparicio, L., Madrigal-González, J., Wirth, C., Kändler, G., Lehtonen, A., Dahlgren, J., Kattge, J., & Zavala, M. A. (2017). Functional diversity underlies demographic responses to environmental variation in European forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26(2), 128-141. <https://doi.org/10.1111/geb.12515>
- Scherber, C., Kirse, A., Kempel, A., Ott, D., & Hartke, T. (2026). Insect declines : Challenges and solutions. *Current Opinion in Insect Science*, 75, 101497. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2026.101497>
- Sebek, P., Cizek, L., Hauck, D., Miklin, J., Konvicka, O., Vodka, S., & Thorn, S. (2022). Changes in β -diversity of saproxylic beetles along environmental gradients in temperate forests depend on species relative abundances. *Journal of Biogeography*, 49(3), 551-562. <https://doi.org/10.1111/jbi.14329>
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., Ulyshen, M. D., & Müller, J. (2016). Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 934-943. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12607>
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., & Müller, J. (2015). Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology*, 29(2), 382-390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>
- Seibold, S., Cadotte, M. W., MacIvor, J. S., Thorn, S., & Müller, J. (2018). The Necessity of Multitrophic Approaches in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(10), 754-764. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.001>

- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J. C., Linsenmair, K. E., Nauss, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671-674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>
- Seibold, S., Hagge, J., Müller, J., Gruppe, A., Brandl, R., Bässler, C., & Thorn, S. (2018). Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylic beetle conservation. *Forest Ecology and Management*, 409, 564-570. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.052>
- Spake, R., Barsoum, N., Newton, A. C., & Doncaster, C. P. (2016). Drivers of the composition and diversity of carabid functional traits in UK coniferous plantations. *Forest Ecology and Management*, 359, 300–308. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.008>
- SPW. (s. d.). Réseau Natura 2000. La biodiversité en Wallonie. Consulté 22 avril 2026, à l'adresse <https://biodiversite.wallonie.be/home/Sites-interet/reseau-natura-2000.html>
- Vallauri, D., André, J., & Blondel, J. (2003). Dead wood—A typical shortcoming of managed forests. *Revue Forestiere Francaise*, 55(2), 99-112.
- Vanderwel, M. C., Malcolm, J. R., Smith, S. M., & Islam, N. (2006). Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 225(1), 190-199. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.051>
- Wagenaar, L. F., Olsson, O., Stjernman, M., & Smith, H. G. (2025). A systematic meta-review : The relationship between forest structures and biodiversity in deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 596, 123072. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.123072>
- Wu, J., Pan, H., Zhang, J., Yang, S., & Zhao, M. (2015). Effect of sun exposure on saproxylic beetle assemblages may change with topoclimate in a subtropical forest of east China. *Journal of Insect Conservation*, 19(5), 877–889. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9805-2>

Zeller, L., Baumann, C., Gonin, P., Heidrich, L., Keye, C., Konrad, F., Larrieu, L., Meyer, P., Sennhenn-Reulen, H., Müller, J., Schall, P., & Ammer, C. (2022). Index of biodiversity potential (IBP) versus direct species monitoring in temperate forests. *Ecological Indicators*, 136, 108692. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108692>

Zoom Nature. (s. d.). Champignons saproxyliques : les magiciens du bois mort. Consulté le [date de consultation], à l'adresse <https://www.zoom-nature.fr/champignons-saproxyliques-les-magiciens-decomposeurs-du-bois-mort/>

8. Annexes

Annexe A : Cartes ArcGis

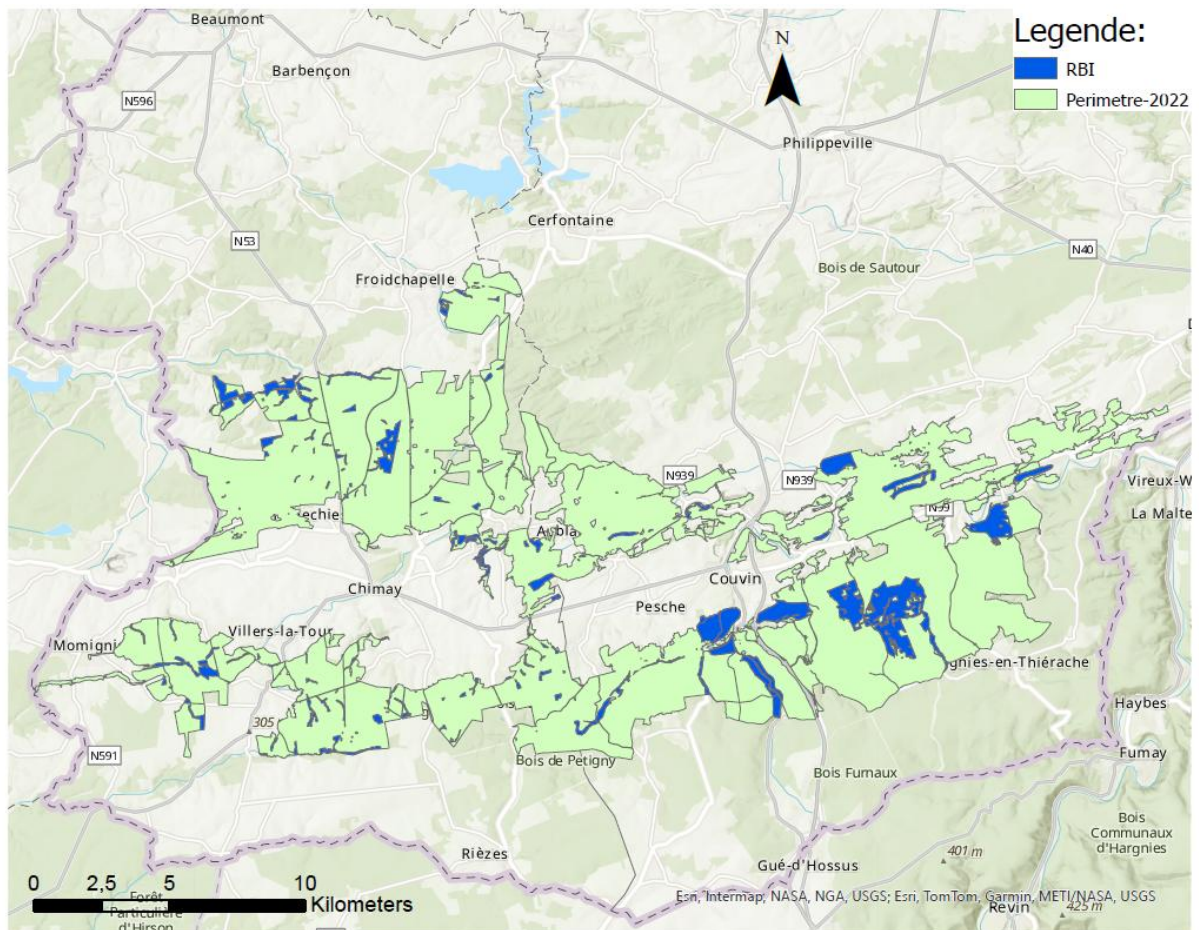


Figure 35 : Cartographie des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) au sein du périmètre de référence du parc nationale en 2022 (PNESEM).

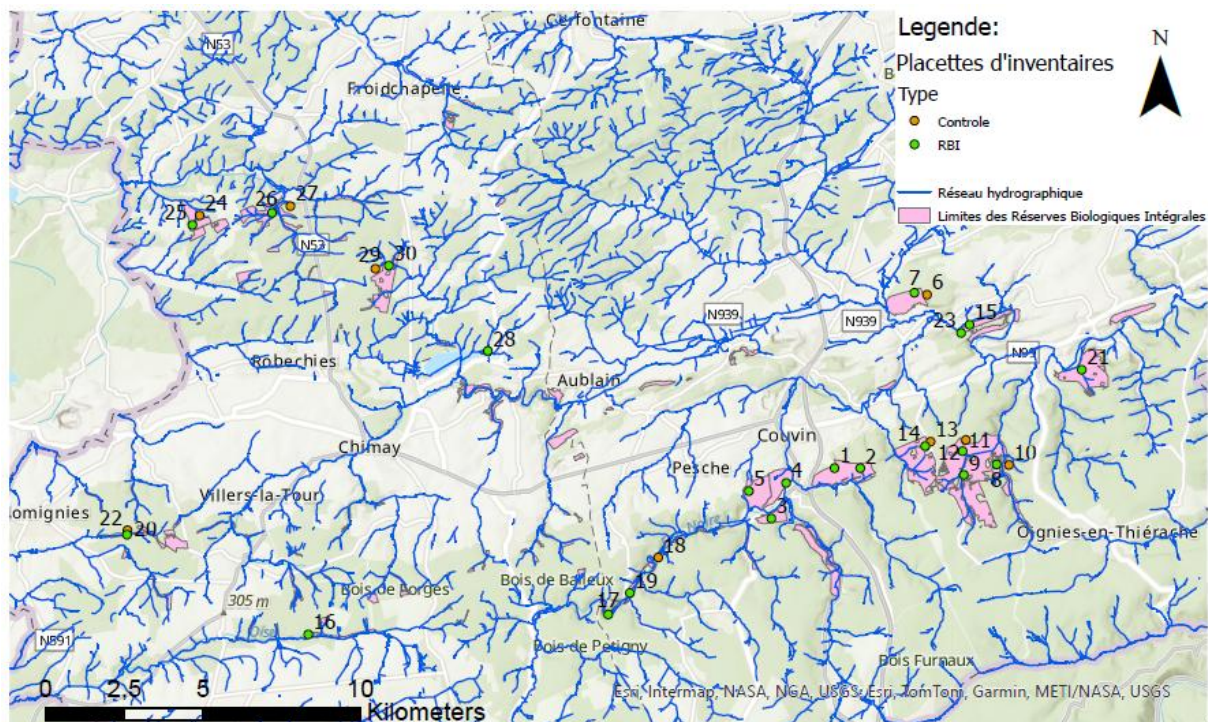


Figure 36 : Localisation des placettes d'inventaires au sein des Réserves Biologiques Intégrales (RBI) (vert) et dans les zones de contrôles (orange) et leur proximité au réseau hydrographique.

Annexe B : Bray-Curtis

Les distances de dissimilarité de Bray-Curtis décomposées entre paires intra-RBI, intra-Contrôle et inter-groupes donnent les valeurs moyennes suivantes : intra-RBI = 0,458, inter-groupes = 0,424, intra-Contrôle = 0,418 (Figure 37). Le test de Kruskal-Wallis ne révèle pas de différence significative entre ces trois catégories ($H = 3,81$, $df = 2$, $p = 0,149$). Le test post-hoc de Dunn indique une tendance entre intra-RBI et inter-groupes ($p = 0,088$ après correction de Bonferroni). Les RBI présentent une dispersion autour de leur centroïde plus grande que les Contrôles (0,314 vs 0,253), sans que cette différence soit significative (Betadisper, $p = 0,213$).

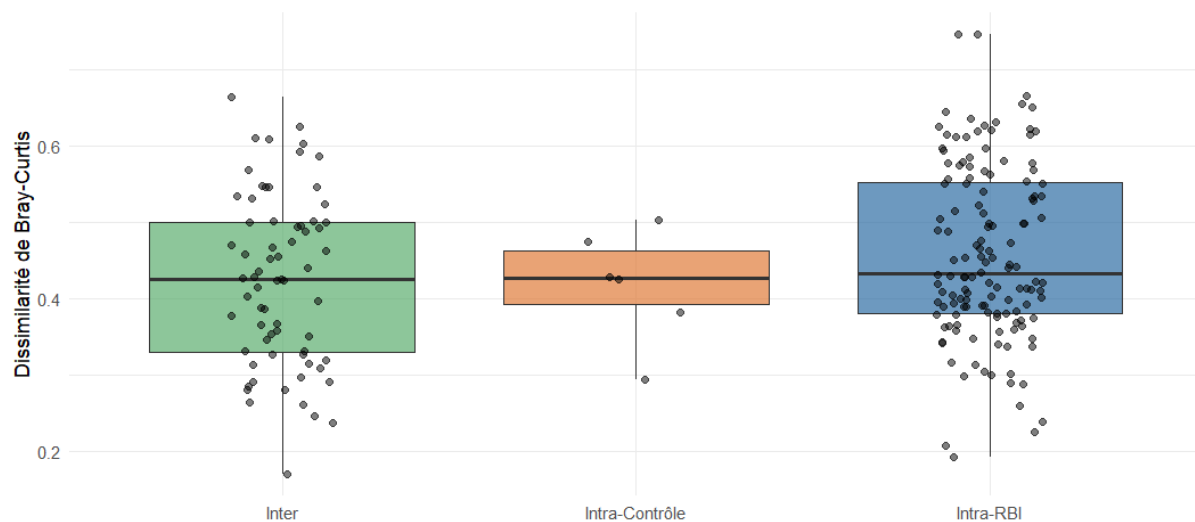


Figure 37 : Variabilité intra vs inter-classe (Bray-Curtis), Distances de dissimilarité entre paires de placettes.

Annexe C : Sørensen

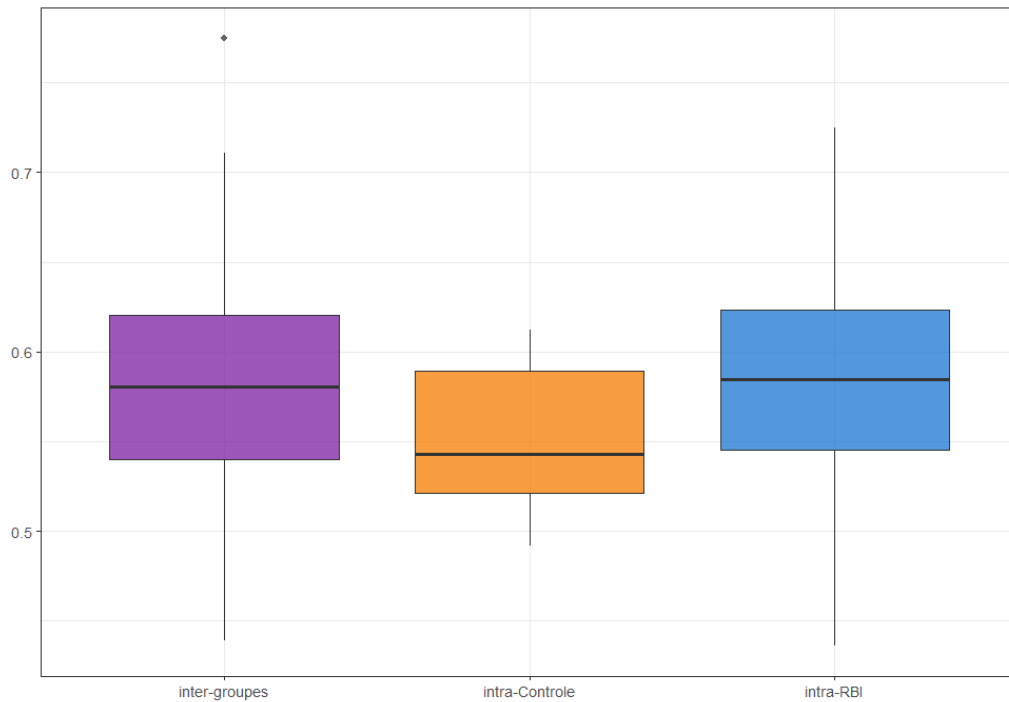


Figure 38 : Similarité de Sørensen ($QS = 2c / a+b$) entre paires de placettes, selon le type de comparaison : inter-groupes (RBI × Contrôle, $n = 68$ paires), intra-Contrôle ($n = 6$ paires) et intra-RBI ($n = 136$ paires). Aucune différence significative n'est détectée entre les trois catégories (Kruskal-Wallis, $H = 1,95$, $df = 2$, $p = 0,377$), indiquant que la variation de composition entre RBI et Contrôle n'est pas supérieure à la variation observée au sein de chaque groupe.

Annexe D : Représentation bivariable

La représentation bivariable des quatre premières variables montre une relation positive visible pour mid1_7_13_dens_prop et une relation négative modérée pour mid2_13_20_zcv. Les variables zl4 et enl ne présentent pas de relation linéaire claire avec Shannon H' en analyse bivariable. (Figure 39)

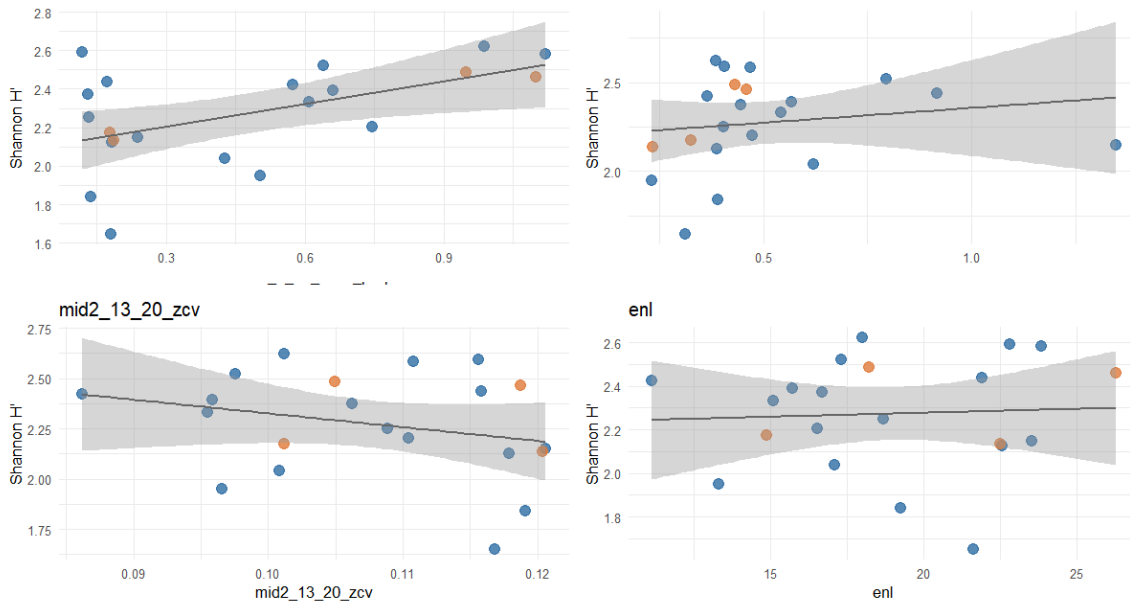


Figure 39 : Nuages de points entre l'indice de Shannon H' et les quatre principaux descripteurs LiDAR sélectionnés par Random Forest (*mid1_7_13_dens_prop*, *zl4*, *mid2_13_20_zcv*, *enl*). La droite et la zone grisée représentent la régression linéaire et son IC 95 % ; points bleus = RBI ($n = 17$), points orange = Contrôle ($n = 4$).

Annexe E : Corrélogramme

Corrélogramme des descripteurs LiDAR

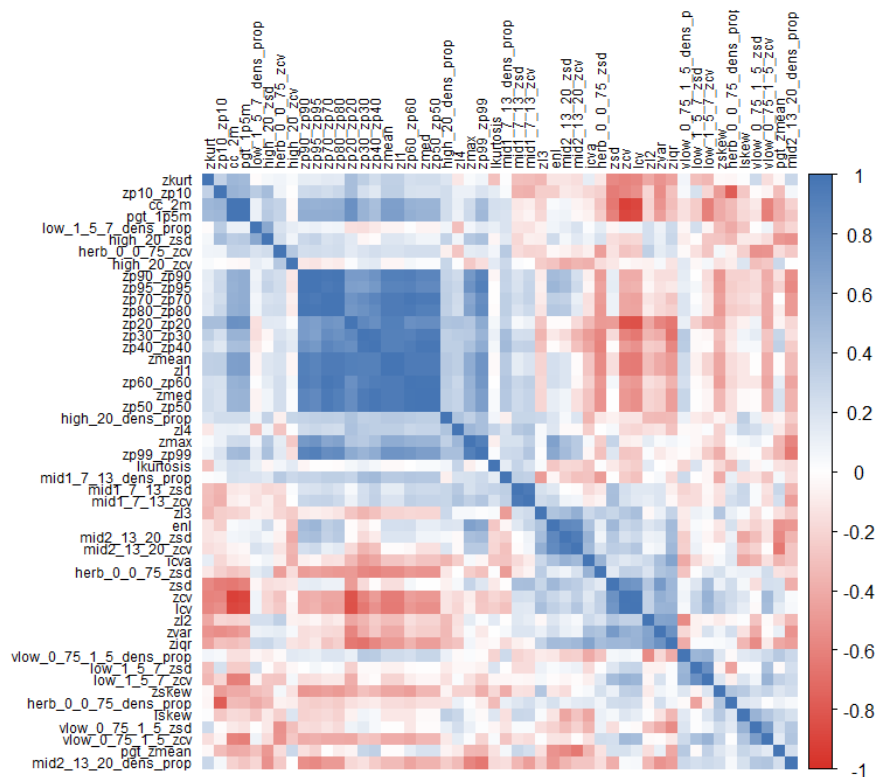


Figure 40 : Corréllogramme de Spearman des 50 métriques LiDAR ($n = 21$ placettes), ordonnées par clustering hiérarchique. Bleu = corrélation positive, rouge = négative ; l'intensité de la couleur est proportionnelle à $|\rho|$. Les blocs visibles reflètent les groupes de métriques redondantes, justifiant la sélection de variables pour les analyses multivariées.

Annexe F : Données brutes des corrélations de Spearman

Tableau 2 : Coefficients de corrélation de Spearman entre les 15 métriques LiDAR les plus corrélées avec l'indice de Shannon (H') et la richesse spécifique (S) (n = 21 placettes).

Les variables sont classées par ordre décroissant de $|\rho|$ avec Shannon H'. Seules les 15 premières variables sur les 50 testées sont présentées ; le tableau complet figure en annexe.

Rang	Variable LiDAR	ρ Shannon (H')	ρ Richesse (S)
1	<i>mid1_7_13_dens_prop</i>	0.397	0.003
2	<i>vlow_0_75_1_5_dens_prop</i>	0.345	0.187
3	<i>zl4</i>	0.317	-0.150
4	<i>lskew</i>	0.291	0.569
5	<i>zp40_zp40</i>	0.275	0.045
6	<i>zmax</i>	0.256	0.133
7	<i>mid2_13_20_zcv</i>	-0.249	0.049
8	<i>zp30_zp30</i>	0.243	0.052
9	<i>zmed</i>	0.240	0.074
10	<i>zp50_zp50</i>	0.240	0.074
11	<i>zkurt</i>	0.236	0.268
12	<i>zp60_zp60</i>	0.225	0.064
13	<i>low_1_5_7_zcv</i>	0.219	0.202
14	<i>zmean</i>	0.197	0.048
15	<i>zl1</i>	0.197	0.048

Annexe G : Données Brutes de la Permanova marginale

Sur les quinze métriques non redondantes, dix ont pu être intégrées simultanément dans la PERMANOVA marginale. Au-delà, le rapport variables/observations ($n = 21$) ne laissait pas assez de degrés de liberté résiduels pour estimer les effets marginaux de façon fiable.

Tableau 3 : Résultats de la PERMANOVA marginale (adonis2, distance de Bray-Curtis, 999 permutations) testant l'effet individuel de 10 métriques LiDAR sur la composition en coléoptères ($n = 21$ placettes).

Les effets marginaux sont estimés en maintenant les autres variables dans le modèle. R^2 = proportion de variance expliquée ; F = statistique de Fisher ; ns = non significatif. ** $p < 0,01$.

Variable	Df	SumOfSqs	R^2	F	p
<i>high_20_zsd</i>	1	0.125	5,9 %	1.342	0,210
<i>pgt_zmean</i>	1	0.135	6,4 %	1.448	0,165
<i>vlow_0_75_1_5_zsd</i>	1	0.091	4,3 %	0.978	0,438
<i>herb_0_0_75_zcv</i>	1	0.146	6,9 %	1.564	0,117
<i>mid1_7_13_dens_prop</i>	1	0.291	13,8 %	3.124	0,003 **
<i>zmax</i>	1	0.096	4,5 %	1.029	0,418
<i>zsd</i>	1	0.112	5,3 %	1.199	0,298
<i>icva</i>	1	0.059	2,8 %	0.635	0,774
<i>lskew</i>	1	0.070	3,3 %	0.748	0,688
<i>zp50_zp50</i>	1	0.139	6,6 %	1.486	0,177
Résidus	10	0.933	44,1 %		
Total	20	2.116	100 %		

Annexe H : Analyses complémentaires : variables topographiques, hydrographiques et Indice de Biodiversité Potentielle

Les analyses présentées dans cette annexe approfondissent l'interprétation des résultats comparatifs obtenus en section 4.5. Elles examinent individuellement les relations entre les variables topographiques et hydrographiques, l'IBP et les réponses entomologiques, ainsi que les liens entre ces variables et la structure forestière mesurée par LiDAR. Ces résultats ne sont pas au cœur de la démarche comparative principale mais contribuent à mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux patterns observés.

H.1. Variables topographiques et hydrographiques

H.1.1. Relations avec la diversité alpha

Aucune variable topographique ou hydrographique n'influence directement et significativement les indices de diversité des coléoptères (tous $p > 0,10$). Des tendances non significatives sont néanmoins observables : une relation négative légère entre l'altitude et l'indice de Shannon H' , une relation négative entre la pente et la diversité, et une relation positive entre la distance aux cours d'eau et H' . L'aspect et le TWI ne montrent aucune relation avec la diversité locale.

Variables topo/hydro vs Shannon H'

Cercles = RBI | Triangles = Contrôle

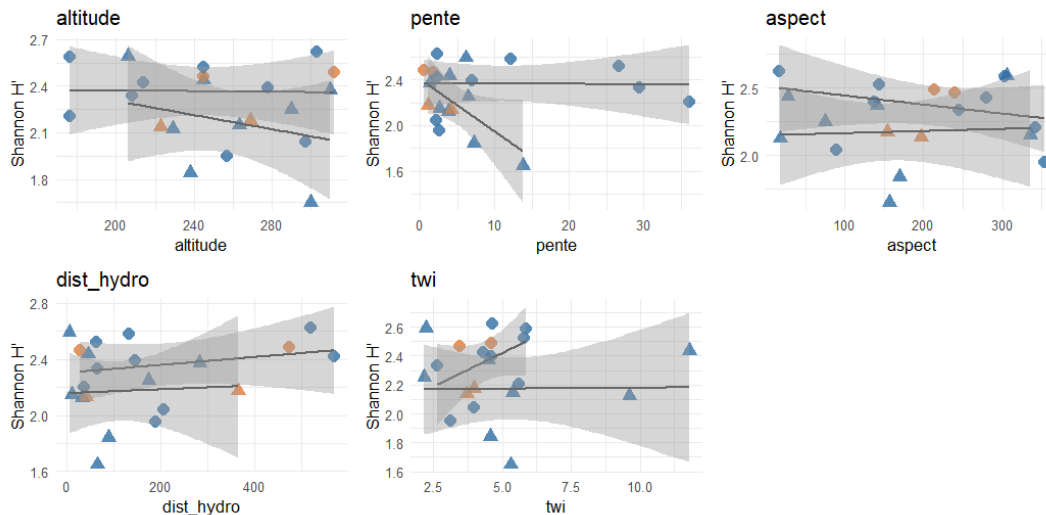


Figure 41 : Nuages de points entre l'indice de Shannon H' et les cinq descripteurs topo/hydrologiques (altitude, pente, aspect, dist_hydro, TWI) pour les 21 placettes. Droite = régression linéaire avec IC 95 % ; cercles = RBI ; triangles = Contrôle.

H.1.2. Relations entre variables topo/hydro et structure forestière LiDAR

Plusieurs corrélations significatives ont été identifiées entre les variables topographiques et hydrographiques et les métriques de structure forestière dérivées du LiDAR, suggérant que la

Relations topo/hydro ~ structure LiDAR

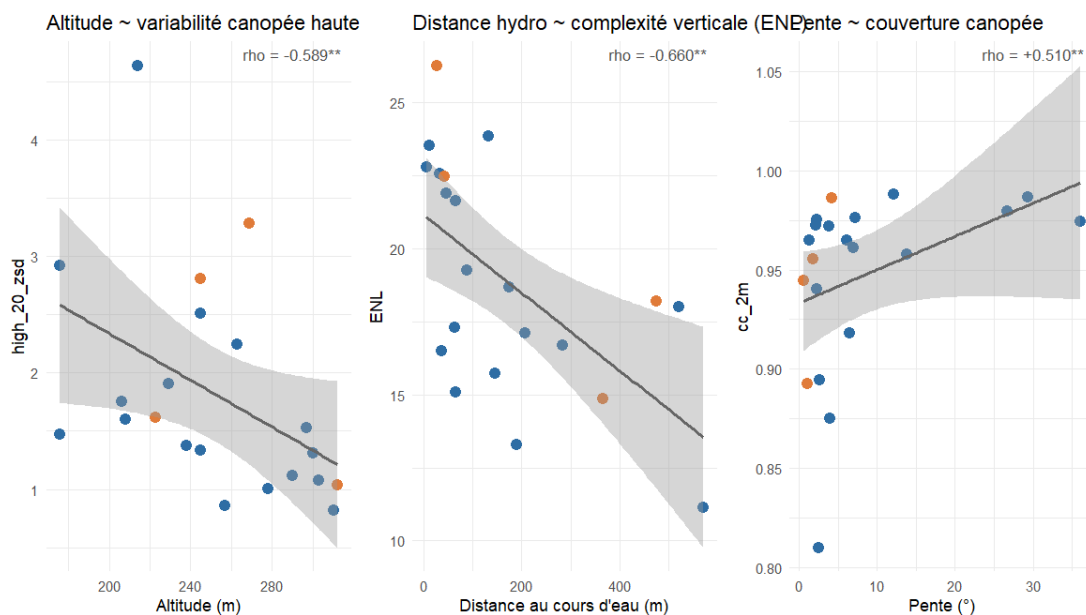


Figure 42 : Trois relations significatives (Spearman) entre descripteurs topo/hydrologiques et métriques LiDAR : altitude ~ high_20_zsd ($p = -0,589$), distance hydro ~ ENL ($p = -0,660$) et pente ~ cc_2m ($p = +0,510$) ; ** $p < 0,01$ dans les trois cas. Points bleus = RBI ; points orange = Contrôle.

topographie et l'hydrographie agissent sur les coléoptères de manière indirecte, via leur effet sur la structure du peuplement.

L'altitude présente une corrélation négative significative avec la variabilité de la canopée haute (high_20_zsd : $p = -0,589$, $p = 0,005$) et la couverture de canopée (cc_2m : $p = -0,567$, $p = 0,007$) : les forêts de basse altitude présentent une canopée dominante plus hétérogène, potentiellement en lien avec une composition floristique plus diversifiée et des dynamiques de trouées plus actives dans les fonds de vallée. La pente est positivement corrélée avec la couverture de canopée (cc_2m : $p = +0,510$, $p = 0,019$) et la hauteur moyenne (zmean : $p = +0,447$, $p = 0,044$) : les versants abrupts favorisent des peuplements plus denses et plus hauts, vraisemblablement en raison d'une pression d'exploitation historiquement plus faible. La distance au cours d'eau présente la corrélation la plus forte de l'ensemble de cette analyse, avec le nombre effectif de strates (ENL : $p = -0,660$, $p = 0,002$) : les forêts riveraines, plus proches des cours d'eau, sont caractérisées par une stratification verticale plus complexe, cohérente avec la présence de formations alluviales naturellement multi-étagées (aulnaies, frênaies).

H.1.3. Influence sur la composition des communautés

La visualisation de la composition des communautés sur le NMDS en fonction des gradients topographiques et hydrographiques révèle des structures cohérentes avec les résultats de la RDA présentés en section 4.5.

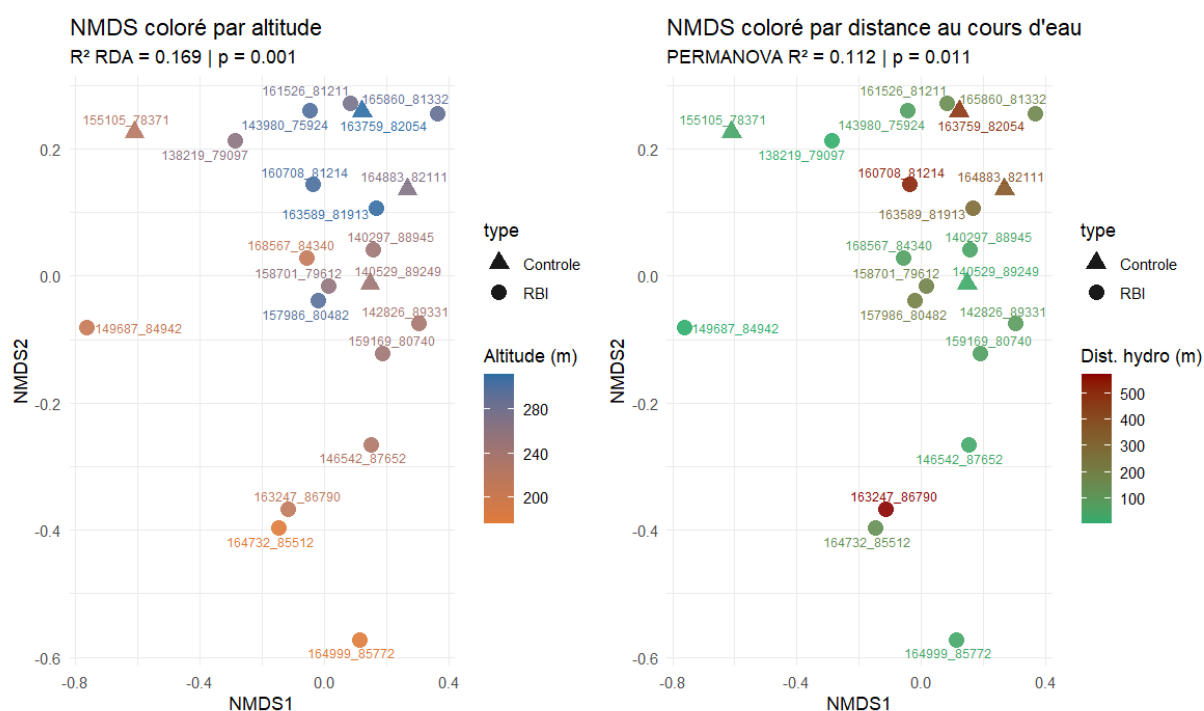


Figure 43 : Ordination NMDS (Bray-Curtis) des communautés de coléoptères colorée selon l'altitude (panneau gauche) et la distance au cours d'eau le plus proche (panneau droit) pour les 21 placettes.

Le gradient de couleur illustre la variation de chaque variable topographique/hydrologique entre les placettes. L'altitude structure significativement la composition des communautés (RDA : $R^2 = 0,169$, $p = 0,001$), tout comme la distance au cours d'eau (PERMANOVA : $R^2 = 0,112$, $p = 0,011$). Les triangles représentent les placettes Contrôle et les cercles les placettes RBI.

Un gradient altitudinal est clairement lisible : les placettes de haute altitude (> 280 m) se regroupent dans la partie supérieure droite de l'espace d'ordination, tandis que les placettes de basse altitude (< 220 m) occupent des positions plus périphériques. De même, les placettes proches des cours d'eau (< 50 m) se distinguent nettement des placettes éloignées (> 400 m), reflétant des communautés associées aux forêts riveraines plus stratifiées verticalement. Le tableau ci-dessous rappelle les résultats de la PERMANOVA marginale appliquée à chaque variable topo/hydro individuellement.

Tableau 4 : Résultats de la PERMANOVA marginale (adonis2, distance de Bray-Curtis, 999 permutations) testant l'effet individuel de chaque variable topographique et hydrographique sur la composition en coléoptères (n = 21 placettes). Les variables sont classées par ordre croissant de p. R² = proportion de variance expliquée ; p = niveau de significativité. Seuil de significativité : $\alpha = 0,05$.

Variable	R2	p
Distance hydro	0.112	0.011
Altitude	0.081	0.079
Pente	0.066	0.156
TWI	0.024	0.868
Aspect	0.020	0.913

H.2. Indice de Biodiversité Potentielle (IBP)

H.2.1. Statistiques descriptives et comparaison RBI / Contrôle

Les statistiques descriptives de l'IBP sont calculées sur un ensemble de 32 placettes (soit 23 RBI et 9 Contrôles), dont 30 relèvent également de l'inventaire entomologique. Cela a été fait afin de maximiser la représentativité de la comparaison. Les analyses croisées avec les données LiDAR et entomologiques sont en revanche restreintes aux 21 placettes communes aux trois jeux de données (17 RBI et 4 contrôles).

Les scores IBP plafonnés s'échelonnent de 15 à 41 points. Les placettes RBI présentent un score moyen de $27,2 \pm 6,2$ (médiane = 28), contre $25,0 \pm 6,3$ (médiane = 25) pour les Contrôles. La distribution par classes IBP est présentée dans le tableau ci-dessous.

Tableau 5 : Distribution des placettes RBI et Contrôle par classe IBP plafonné.

Classe IBP	Description	RBI (n=23)	Contrôle (n=9)
2★ (12–17)	Potentiel faible	2	2
3★ (18–22)	Potentiel modéré	3	1
4★ (23–27)	Potentiel assez élevé	6	2
5★ (28–33)	Potentiel élevé	9	3

Classe IBP	Description	RBI (n=23)	Contrôle (n=9)
6★ (>33)	Potentiel très élevé	3	1

Le test de Mann-Whitney ne révèle aucune différence significative entre les deux groupes pour le score plafonné ($W = 123$, $p = 0,423$) ni pour le score déplafonné ($W = 97$, $p = 0,801$). En revanche, les composantes liées aux bois morts distinguent significativement les deux groupes : le score C – Bois morts sur pied est significativement plus élevé en RBI (moy. = 2,74 vs 1,56 ; $p = 0,048$) ainsi que le score D – Bois morts au sol (moy. = 2,43 vs 1,00 ; $p = 0,010$). Ces résultats confirment que les RBI accumulent davantage de bois mort que les placettes Contrôle, même si leurs scores IBP globaux restent comparables.

H.2.2. Relation IBP / Diversité des coléoptères

Les corrélations de Spearman entre le score IBP plafonné et les métriques de diversité des coléoptères sont calculées sur les 30 placettes disposant à la fois d'un relevé IBP et de données entomologiques.

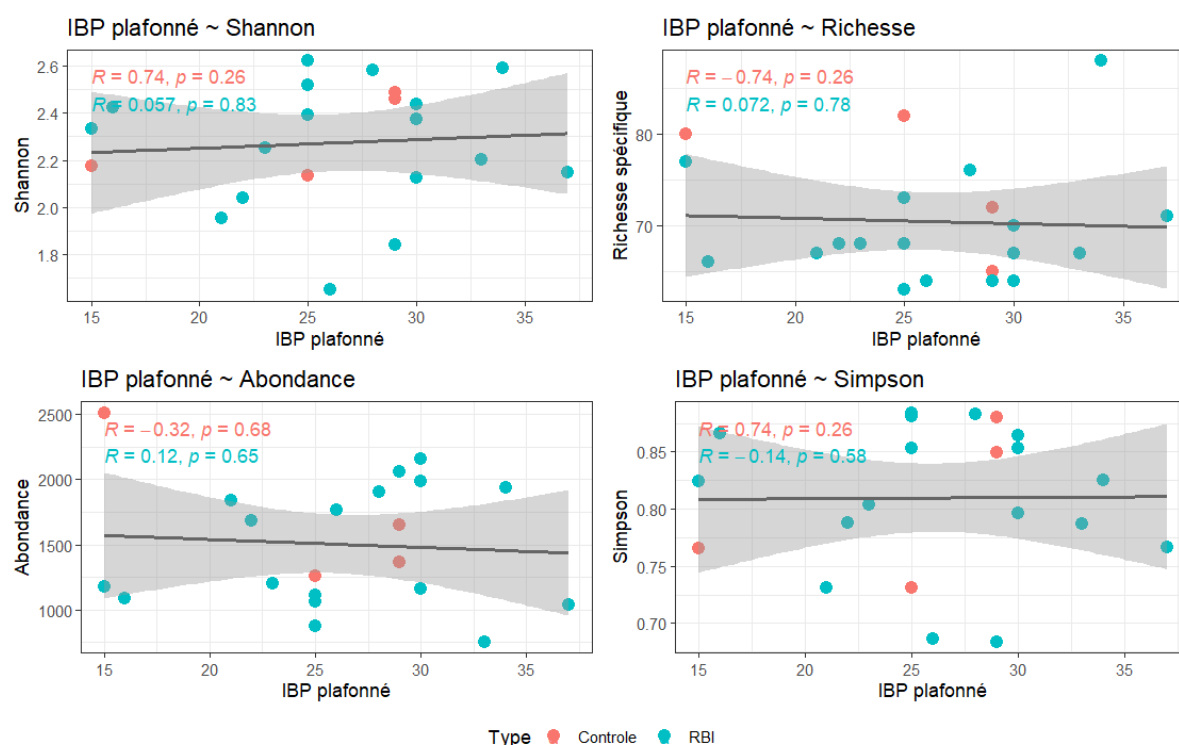


Figure 44 : Corrélations de Spearman entre l'IBP plafonné et les indices de diversité alpha (Shannon H' , richesse S , abondance N , Simpson 1-D) pour les placettes RBI (turquoise, $n = 17$) et Contrôle (rouge, $n = 4$). Les coefficients R et p -values sont indiqués par groupe ; aucune relation n'est significative.

Aucune corrélation significative n'est détectée entre l'IBP et les indices de diversité entomologique. Les coefficients sont proches de zéro pour l'abondance ($\rho = 0,08$, $p = 0,675$), la richesse spécifique ($\rho = -0,14$, $p = 0,460$), l'indice de Shannon ($\rho = -0,08$, $p = 0,672$) et l'indice de

Simpson ($p = -0,17$, $p = 0,359$). Ce résultat est cohérent à travers l'ensemble des sous-composantes de l'IBP, aucune d'entre elles ne présentant de corrélation significative avec les métriques entomologiques.

H.2.3. Relation LiDAR — Composantes IBP

Afin d'évaluer dans quelle mesure les métriques LiDAR capturent les dimensions de l'IBP mesurées sur le terrain, les corrélations de Spearman entre métriques LiDAR et composantes IBP ont été calculées sur les 21 placettes communes aux deux jeux de données.

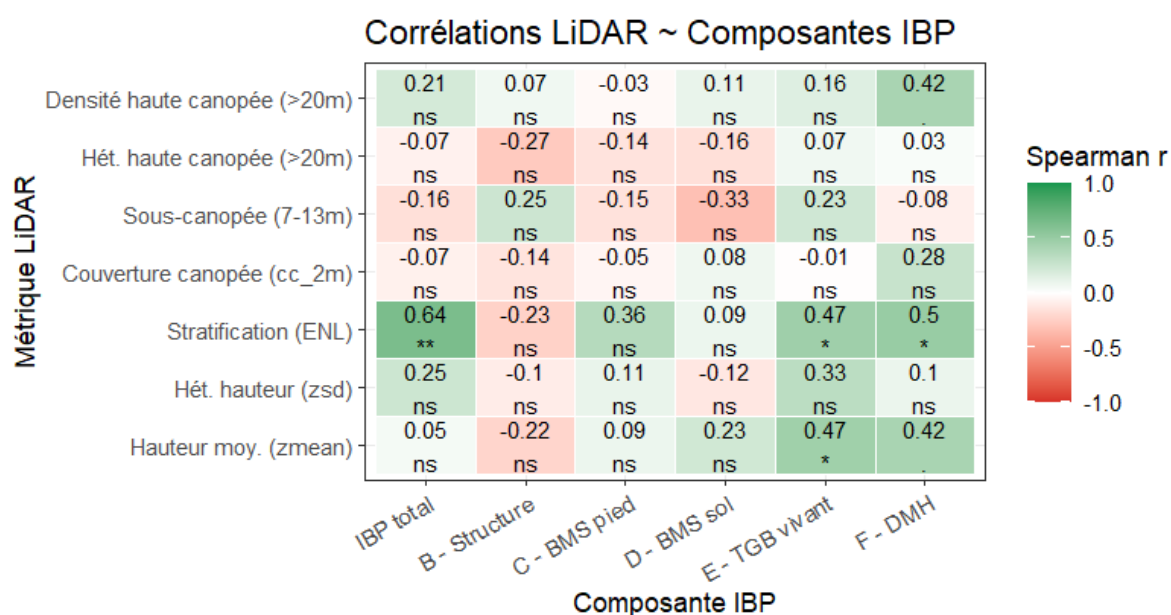


Figure 45 : Matrice de corrélations de Spearman (p) entre sept métriques LiDAR et les six composantes IBP ($n = 21$ placettes). Vert = corrélation positive, rouge = négative ; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; . $p < 0,10$; ns = non significatif.

L'indice de stratification verticale (ENL) est la seule métrique LiDAR significativement corrélée avec le score IBP global plafonné ($p = 0,644$, $p = 0,002$), ainsi qu'avec la composante E – Très gros bois vivant ($p = 0,471$, $p = 0,031$) et la composante F – DMH ($p = 0,502$, $p = 0,020$). La hauteur moyenne de canopée (zmean) présente également une corrélation significative avec E – TGB vivant ($p = 0,466$, $p = 0,033$). En revanche, aucune métrique LiDAR ne présente de corrélation significative avec les composantes C – Bois morts sur pied et D – Bois morts au sol, confirmant la complémentarité des deux approches pour caractériser l'habitat saproxylique.

Annexe I : Analyse exploratoire post-hoc : séparation par type de piège et famille cible

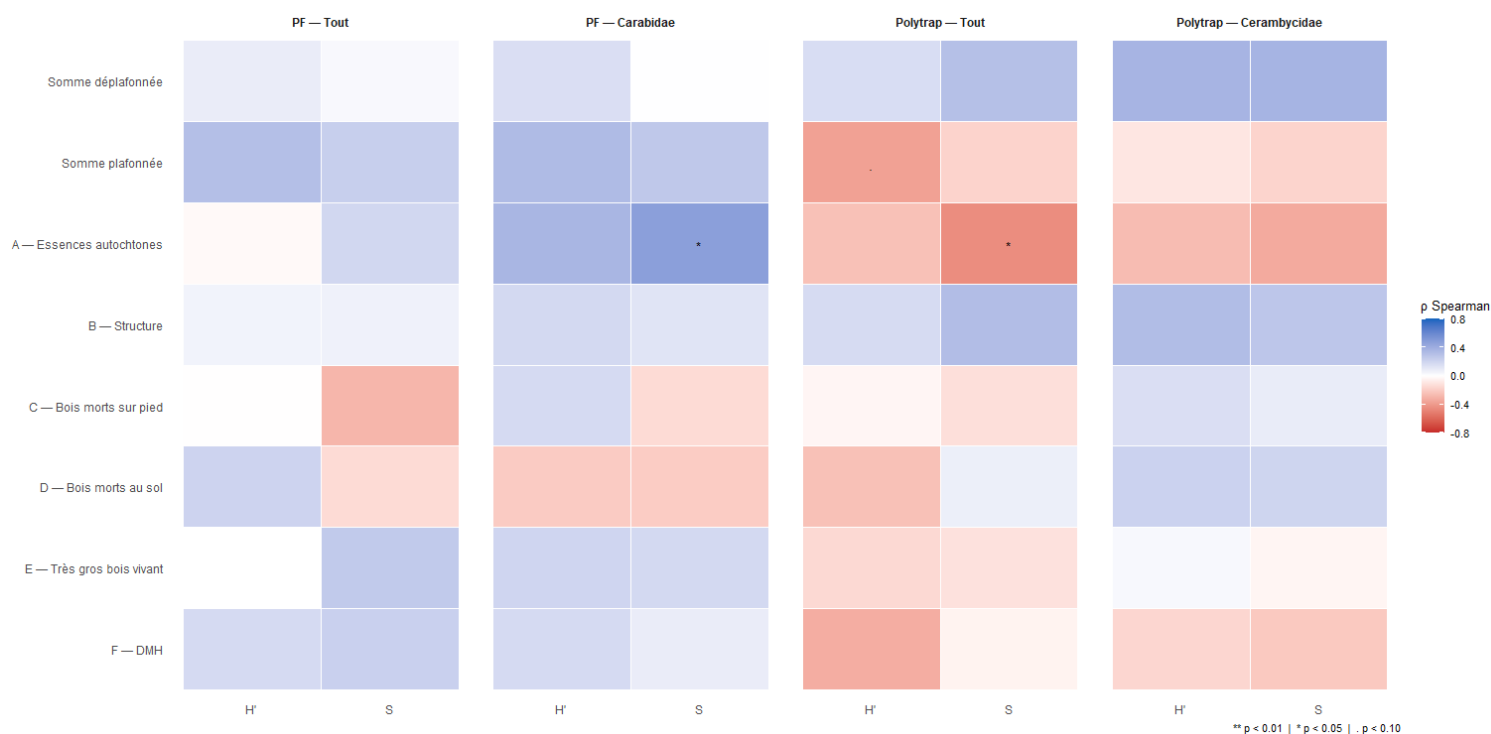


Figure 46 : Corrélations de Spearman (ρ) entre les composantes IBP et les indices de diversité (Shannon H' et richesse S) selon le type de piège et la famille cible. Bleu = corrélation positive, rouge = négative ; * $p < 0,05$; . $p < 0,10$. $n = 21$ placettes, sauf Cerambycidae $n = 19$.

Afin de tester si le regroupement des captures masquait des relations différenciées entre composantes IBP et diversité des coléoptères, les corrélations de Spearman ont été recalculées séparément pour les quatre sous-groupes (fig 45) définis en section 4.4.

La séparation confirme l'absence de signal IBP généralisé : aucune composante ne présente de corrélation significative pour le Polytrap-Tout ni pour les Cerambycidae. Une seule relation significative émerge : la composante A — Essences autochtones est positivement corrélée avec la richesse spécifique des Carabidae ($\rho = +0,48$, $p < 0,05$), signal absent de l'analyse globale. Ce résultat isolé suggère que la diversité en essences ligneuses autochtones pourrait favoriser la richesse de ce groupe épigé, vraisemblablement via la diversification des microhabitats et des ressources trophiques au sol. Dans l'ensemble, la séparation par type de piège et famille cible ne fait pas émerger de signal IBP là où il n'en existait pas, confirmant la conclusion de l'analyse globale.

Annexe J : résultats détaillés des RDA

J.1. Composition

La première variable réponse examinée est la composition des communautés de coléoptères.

Les RDA séparées révèlent des différences marquées de pouvoir explicatif entre les blocs testés (Tableau X). Les variables topo/hydro constituent le déterminant le plus fort de la composition des communautés : la sélection forward retient l'altitude et la distance au cours d'eau, expliquant 16,9 % de la variation de composition (R^2 ajusté = 0,169, $p = 0,001$). Parmi les métriques LiDAR testées (section 3.4), la sélection forward retient uniquement high_20_zsd (hétérogénéité de la canopée haute), avec un R^2 ajusté de 7,6 % ($p = 0,007$). Le test individuel des 7 métriques structurales confirme ce résultat : seules high_20_zsd (R^2 ajusté = 7,6 %, $p = 0,017$) et mid1_7_13_dens_prop (R^2 ajusté = 4,5 %, $p = 0,032$) structurent significativement la composition, les cinq autres métriques (zmean, zsd, lskew, enl, cc_2m) ne présentant aucun effet significatif (toutes $p > 0,15$). Aucune composante IBP ne structure significativement la composition des communautés (R^2 ajusté = 0 %, toutes $p > 0,35$).

Tableau 6 : RDA partielles par bloc de variables sur la composition en coléoptères (999 permutations). R^2 ajusté = variance expliquée ; ns = non significatif. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Bloc	Variables retenues	R^2 ajusté	p
Topo/Hydro	Altitude + distance hydro	16,9 %	0,001 ***
LiDAR	high_20_zsd	7,6 %	0,007 **
mid1_7_13_dens_prop	—	4,5 %	0,028 *
IBP	Aucune	0 %	ns

La partition de variance entre high_20_zsd seule et le bloc topo/hydro révèle que la fraction d'explication pure du LiDAR est non significative (R^2 ajusté = -0,012, $p = 0,754$), tandis que la fraction pure topo/hydro reste significative (R^2 ajusté = 9,8 %, $p = 0,021$). Une fraction de variance partagée de 8,8 % est estimée entre les deux blocs, cohérente avec la corrélation négative déjà identifiée entre l'altitude et high_20_zsd ($p = -0,589$, $p = 0,005$) : les forêts de basse altitude présentent une canopée haute plus hétérogène, ce qui explique que le signal LiDAR capte partiellement un gradient topographique. Ces résultats suggèrent que, à l'échelle des 21 placettes étudiées et sous réserve des limites liées au faible effectif, les variables topo/hydro — dérivées de couches SIG librement disponibles — expliquent davantage de variation de composition que les métriques LiDAR, et que le signal explicatif de ces dernières est en partie un reflet du contexte topographique plutôt qu'un effet indépendant de la structure forestière per se.

J.2. Diversité alpha

Tableau 7 : RDA partielles par bloc de variables sur la diversité en coléoptères (999 permutations). R^2 ajusté = variance expliquée ; ns = non significatif. * $p < 0,05$.

Bloc	Variables retenues	R^2 ajusté	p
LiDAR	mid1_7_13 + lskew	28,2 %	0,020 *
mid1_7_13 seule	—	23,8 %	0,014 *
IBP	IBP déplafonné	5,1 %	0,166 ns
Topo/Hydro	Aucune	0 %	ns

Les régressions linéaires avec sélection forward révèlent que la diversité alpha répond à des gradients structuraux différents de ceux structurant la composition des communautés (Tableau 7). Le bloc LiDAR constitue le meilleur prédicteur de la diversité alpha : la sélection forward retient mid1_7_13_dens_prop et lskew comme variables explicatives, expliquant ensemble 28,2 % de la variation de Shannon H' (R^2 ajusté = 0,282, $p = 0,020$). Testée seule, mid1_7_13_dens_prop explique déjà 23,8 % de cette variation ($p = 0,014$), confirmant sa robustesse comme prédicteur de la diversité alpha à travers l'ensemble des analyses. Le bloc IBP retient le score déplafonné total comme unique variable, mais son pouvoir explicatif reste faible et non significatif (R^2 ajusté = 5,1 %, $p = 0,166$). Enfin, aucune variable topo/hydro n'est retenue par la sélection forward pour expliquer la diversité alpha (R^2 ajusté = 0 %).

J.3. Abondance

Les résultats pour l'abondance diffèrent de ceux obtenus pour la diversité alpha et la composition. La pente est la seule variable retenue par la sélection forward, expliquant 16,4 % de la variation d'abondance ($p = 0,039$). Le bloc LiDAR retient mid1_7_13_dens_prop mais son effet n'est pas significatif (R^2 ajusté = 4,8 %, $p = 0,174$). L'IBP n'explique aucune variation d'abondance.

Tableau 8 : RDA partielles par bloc de variables sur l'abondance en coléoptères (999 permutations). R^2 ajusté = variance expliquée ; ns = non significatif. * $p < 0,05$.

Bloc	Variables retenues	R^2 ajusté	p
Topo/Hydro	Pente	16,4 %	0,039 *
LiDAR	mid1_7_13	4,8 %	0,174 ns
mid1_7_13 seule	—	4,8 %	0,174 ns
IBP	Aucune	0 %	ns

Annexe K : Liste des 68 métriques LiDAR utilisées et explication.

Le tableau 9 présente l'ensemble des 68 métriques de structure forestière dérivées du nuage de points LiDAR, telles que définies dans Collard et al. (2026) et calculées via le package lidR (v4.0.3) dans R. Les codes correspondent exactement aux noms de colonnes du fichier de données brutes (data_jointes_brutes.csv).

Les 32 premières métriques sont calculées sur l'ensemble du nuage de points normalisé de la placette. Les 36 métriques suivantes décrivent 6 étages de végétation (herb, vlow, low, mid1, mid2, high), chacun caractérisé par 6 variables internes : proportion de retours, écart-type, variance, coefficient de variation, asymétrie et indice de complexité verticale.

Tableau 9 : Ensemble des 68 métriques de structure forestière dérivées du nuage de points LiDAR, telles que définies dans Collard et al. (2026)

N°	Code	Catégorie / Strate	Description	Unité
Hauteur de canopée – statistiques générales (n = 8)				
1	zmax		Hauteur maximale détectée – présence d'arbres dominants ou émergents	m
2	zmean		Hauteur moyenne de tous les retours – gabarit général du peuplement	m
3	zmed		Hauteur médiane des retours – hauteur centrale, robuste aux extrêmes	m
4	zsd		Écart-type des hauteurs – variabilité absolue ; élevé si canopée irrégulière (trouées, étagement)	m
5	zvar		Variance des hauteurs – carré de l'écart-type (zsd^2)	m ²
6	zcv		Coefficient de variation des hauteurs ($zsd / zmean$) – variabilité relative	-
7	zskew		Asymétrie (skewness) de la distribution des hauteurs – positif si concentration basse + queue haute	-
8	zkurt		Aplatissement (kurtosis) – queues de distribution ; valeurs élevées = retours extrêmes fréquents	-
Profil vertical – percentiles de hauteur (n = 11)				

N°	Code	Catégorie / Strate	Description	Unité
9	zp10_zp10		10e percentile des hauteurs – niveau bas du couvert (strates herbacées, régénération basse)	m
10	zp20_zp20		20e percentile des hauteurs – strates très basses	m
11	zp30_zp30		30e percentile – transition sous-bois / arbustes	m
12	zp40_zp40		40e percentile – strate arbustive à arborée basse	m
13	zp50_zp50		50e percentile (médiane de la distribution cumulée) – strate médiane du couvert	m
14	zp60_zp60		60e percentile – masse principale de la végétation	m
15	zp70_zp70		70e percentile – partie supérieure de la strate dominée	m
16	zp80_zp80		80e percentile – seuil bas de la canopée dominante	m
17	zp90_zp90		90e percentile – quasi-canopée dominante, proxy du haut de peuplement	m
18	zp95_zp95		95e percentile – canopée supérieure, sensible aux grands arbres	m
19	zp99_zp99		99e percentile – hauteur maximale robuste, proxy de la hauteur dominante (H_{100})	m
Hétérogénéité et forme de la distribution des hauteurs (n = 1)				
20	ziqr		Écart interquartile des hauteurs – amplitude de la fourchette centrale (Q75 – Q25)	m
Complexité verticale et structure multi-couches (n = 9)				
21	enl		Effective Number of Layers – nombre effectif de couches basé sur la diversité de Shannon des hauteurs ; plus ENL est élevé, plus la structure est multi-étagée	-

N°	Code	Catégorie / Strate	Description	Unité
22	icva		Indice de complexité verticale absolu – combinaison de la variabilité inter-couches et de la densité de retours	-
23	zl1		Rapport de densité de retours dans la couche 1 (couche basse) – contribution relative de la strate basse à la structure verticale	-
24	zl2		Rapport de densité de retours dans la couche 2 (couche intermédiaire basse) – contribution de la strate intermédiaire basse	-
25	zl3		Rapport de densité de retours dans la couche 3 (couche intermédiaire haute) – contribution de la strate intermédiaire haute	-
26	zl4		Rapport de densité de retours dans la couche 4 (couche haute) – contribution de la strate dominante et émergente	-
27	lcv		Coefficient de variation des densités de couches (zl1–zl4) – hétérogénéité de la répartition verticale entre couches	-
28	lskew		Asymétrie de la distribution des densités de couches – dominance d'une couche particulière (basse vs haute)	-
29	lkurtosis		Aplatissement de la distribution des densités de couches – concentration ou dispersion relative entre couches	-
Couvert et fermeture du couvert (n = 3)				
30	cc_2m		Proportion de retours ≥ 2 m – proxy de fermeture du couvert arboré et arbustif	0–1
31	pgt_1p5m		Proportion de retours $> 1,5$ m – part de végétation non herbacée dans les retours	0–1
32	pgt_zmean		Proportion de retours supérieurs à la hauteur moyenne – dominance relative des retours hauts	0–1

N°	Code	Catégorie / Strate	Description	Unité
Stratification verticale par étages – 6 strates × 6 métriques = 36 variables				
33	herb_0_0_75_dens_prop	herb (0–0,75 m)	Proportion de retours dans la strate – densité de végétation très basse (litière, mousses, semis)	0–1
34	herb_0_0_75_zsd	herb (0–0,75 m)	Écart-type des hauteurs interne à la strate	m
35	herb_0_0_75_zvar	herb (0–0,75 m)	Variance des hauteurs interne à la strate	m²
36	herb_0_0_75_zcv	herb (0–0,75 m)	Coefficient de variation des hauteurs interne à la strate	-
37	herb_0_0_75_zskew	herb (0–0,75 m)	Asymétrie de la distribution des hauteurs interne à la strate	-
38	herb_0_0_75_icv	herb (0–0,75 m)	Indice de complexité verticale interne à la strate	-
39	vlow_0_75_1_5_dens_prop	vlow (0,75–1,5 m)	Proportion de retours – présence de régénération et végétation arbustive basse	0–1
40	vlow_0_75_1_5_zsd	vlow (0,75–1,5 m)	Écart-type des hauteurs interne à la strate	m
41	vlow_0_75_1_5_zvar	vlow (0,75–1,5 m)	Variance des hauteurs interne à la strate	m²
42	vlow_0_75_1_5_zcv	vlow (0,75–1,5 m)	Coefficient de variation des hauteurs interne à la strate	-
43	vlow_0_75_1_5_zskew	vlow (0,75–1,5 m)	Asymétrie de la distribution des hauteurs interne à la strate	-
44	vlow_0_75_1_5_icv	vlow (0,75–1,5 m)	Indice de complexité verticale interne à la strate	-
45	low_1_5_7_dens_prop	low (1,5–7 m)	Proportion de retours – densité de végétation arbustive haute et sous-bois arboré	0–1
46	low_1_5_7_zsd	low (1,5–7 m)	Écart-type des hauteurs interne à la strate	m
47	low_1_5_7_zvar	low (1,5–7 m)	Variance des hauteurs interne à la strate	m²
48	low_1_5_7_zcv	low (1,5–7 m)	Coefficient de variation des hauteurs interne à la strate	-

N°	Code	Catégorie / Strate	Description	Unité
49	low_1_5_7_zskew	low (1,5–7 m)	Asymétrie de la distribution des hauteurs interne à la strate	-
50	low_1_5_7_icv	low (1,5–7 m)	Indice de complexité verticale interne à la strate	-
51	mid1_7_13_dens_prop	mid1 (7–13 m)	Proportion de retours – densité de la strate arborée dominée basse	0–1
52	mid1_7_13_zsd	mid1 (7–13 m)	Écart-type des hauteurs interne à la strate	m
53	mid1_7_13_zvar	mid1 (7–13 m)	Variance des hauteurs interne à la strate	m²
54	mid1_7_13_zcv	mid1 (7–13 m)	Coefficient de variation des hauteurs interne à la strate	-
55	mid1_7_13_zskew	mid1 (7–13 m)	Asymétrie de la distribution des hauteurs interne à la strate	-
56	mid1_7_13_icv	mid1 (7–13 m)	Indice de complexité verticale interne à la strate	-
57	mid2_13_20_dens_prop	mid2 (13–20 m)	Proportion de retours – densité de la canopée dominante principale	0–1
58	mid2_13_20_zsd	mid2 (13–20 m)	Écart-type des hauteurs interne à la strate	m
59	mid2_13_20_zvar	mid2 (13–20 m)	Variance des hauteurs interne à la strate	m²
60	mid2_13_20_zcv	mid2 (13–20 m)	Coefficient de variation des hauteurs interne à la strate	-
61	mid2_13_20_zskew	mid2 (13–20 m)	Asymétrie de la distribution des hauteurs interne à la strate	-
62	mid2_13_20_icv	mid2 (13–20 m)	Indice de complexité verticale interne à la strate	-
63	high_20_dens_prop	high (> 20 m)	Proportion de retours – densité des grands arbres et émergents	0–1
64	high_20_zsd	high (> 20 m)	Écart-type des hauteurs interne à la strate – hétérogénéité des grands arbres	m
65	high_20_zvar	high (> 20 m)	Variance des hauteurs interne à la strate	m²

N°	Code	Catégorie / Strate	Description	Unité
66	high_20_zcv	high (> 20 m)	Coefficient de variation des hauteurs interne à la strate	-
67	high_20_zskew	high (> 20 m)	Asymétrie de la distribution des hauteurs interne à la strate	-
68	high_20_icv	high (> 20 m)	Indice de complexité verticale interne à la strate	-

Légende des strates : herb = 0–0,75 m | vlow = 0,75–1,5 m | low = 1,5–7 m | mid1 = 7–13 m | mid2 = 13–20 m | high = > 20 m

Pour chaque strate, 6 métriques internes sont calculées : `_dens_prop` (proportion de retours), `_zsd` (écart-type), `_zvar` (variance), `_zcv` (coefficient de variation), `_zskew` (asymétrie), `_icv` (indice de complexité verticale interne).

Métriques de complexité multi-couches (zl1–zl4) : rapports de densité de retours dans 4 couches verticales équidistantes ; `lcv`, `lskew` et `lkurtosis` en décrivent la distribution statistique inter-couches.

Référence : Collard et al. (2026) – *sélection de métriques LiDAR pertinentes pour le suivi à long terme de la structure forestière en contexte de libre évolution*.

Ci-dessous, il s'agit des 6 grandes catégories de variables LIDAR :

- **Hauteur de canopée.** La hauteur moyenne, médiane et maximale, ainsi que les percentiles élevés (P90, P99), renseignent sur le gabarit général du peuplement et la présence d'arbres dominants. Ces métriques sont directement liées à la maturité structurelle du peuplement et à la probabilité de présence de gros bois. Elles constituent les variables les plus corrélées à l'IBP selon Collard et al. (2026) et s'inscrivent dans la « Height Variation Hypothesis » proposée par Torresani et al. (2023).
- **Hétérogénéité des hauteurs.** La déviation standard, le coefficient de variation et l'étendue interquartile des hauteurs caractérisent l'irrégularité de la canopée. Une canopée hétérogène traduit généralement un mélange de classes de tailles, la présence de trouées ou un étagement des strates — autant de caractéristiques favorables à la diversité des niches écologiques disponibles.
- **Forme de la distribution verticale.** Les métriques d'asymétrie (skewness, L-skewness) et d'aplatissement (kurtosis) de la distribution des retours LiDAR capturent des signatures synthétiques de la structure verticale : une asymétrie positive signale une concentration des retours dans les strates basses (sous-bois dense, peu de grands arbres) tandis qu'une asymétrie négative indique une canopée bien développée avec un sous-bois ouvert. Ces métriques se sont révélées parmi les plus prédictives de la composition des communautés de coléoptères dans les analyses de ce travail.
- **Complexité verticale multi-couches.** Le nombre effectif de couches (ENL, *Effective Number of Layers*), basé sur une diversité de Shannon appliquée à la distribution verticale des retours, synthétise le degré de stratification du peuplement. Une valeur élevée d'ENL indique la coexistence de plusieurs strates végétales bien développées. Il s'agit de la métrique de complexité centrale de ce protocole : Collard et al. (2026) montrent qu'il est

le descripteur LiDAR le mieux corrélé au facteur de stratification verticale de l'IBP ($\rho = 0,59$) et au facteur grands arbres vivants ($\rho = 0,55$).

- **Couverture du couvert.** La proportion de retours LiDAR au-dessus d'un seuil de hauteur de 2 m fournit un proxy de la fermeture du couvert arboré. Cette métrique est anticorrélée avec l'ouverture de la canopée, variable déterminante pour les coléoptères saproxyliques héliophiles.
- **Stratification par strates.** Pour chaque strate de végétation définie selon le protocole IBP — herbacée (0–0,75 m), très basse (0,75–1,5 m), basse (1,5–7 m), moyenne basse (7–13 m) et moyenne haute (13–20 m) — la proportion de retours et leur variabilité interne (écart-type, coefficient de variation) sont calculées. Ces métriques décrivent explicitement la répartition verticale de la végétation à chaque niveau et se sont avérées particulièrement informatives dans les analyses de relations LiDAR–diversité (notamment la densité de la strate intermédiaire 7–13 m). La strate haute (> 20 m), représentée par la densité et la variabilité des hauteurs de la canopée dominante (high_20_dens_prop, high_20_zsd), complète ce tableau. Elle caractérise l'irrégularité interne des grands arbres et s'est révélée la variable la plus explicative de la composition des communautés dans l'analyse de redondance conduite dans ce travail.

Abstract

European temperate forests are among the ecosystems most heavily altered by human activity, which weakens the biodiversity they support ; particularly saproxylic beetles, which depend closely on deadwood and on the microhabitats characteristic of mature forests. In response, the establishment of Integral Biological Reserves (IBRs) based on the principle of free evolution within the Entre-Sambre-et-Meuse National Park represents a concrete answer, aimed at restoring the natural dynamics of Walloon broadleaved forests.

This work documents the initial state of these reserves and assesses the contribution of airborne LiDAR remote sensing to characterising forest structure in relation to beetle communities. An entomological inventory was coupled with a LiDAR characterisation of the stands, then compared with alternative, more easily obtained descriptors ; topographic and hydrographic variables, and the Potential Biodiversity Index. The analysis sought to detect possible differences between reserve and managed plots, to identify the structural factors most explanatory of the communities, and to situate LiDAR relative to these alternative approaches.

At this initial stage, no significant difference was found between reserves and controls, either in forest structure or in the diversity, abundance, or composition of the beetles — an expected result given the recent establishment of the reserves. The density of the intermediate stratum beneath the canopy nonetheless emerged as the most consistent structural factor explaining the communities. LiDAR proved best at accounting for local diversity, whereas the topographic and hydrographic context explained more of the composition and abundance; the three approaches appear complementary rather than substitutable, and a compositional signature specific to the reserves is already beginning to take shape.

In conclusion, this initial similarity provides a solid baseline for the long-term monitoring of the reserves, and LiDAR establishes itself as a promising and reproducible monitoring tool, complementary to — but not a replacement for — field inventories.

Structure forestière et communautés de coléoptères dans les forêts wallonnes en libre évolution : Apport de la télédétection LiDAR à l'établissement d'un état de référence (T0) des Réserves Biologiques Intégrales du PNESEM

Decamps Arthur

Les forêts tempérées européennes comptent parmi les écosystèmes les plus altérés par l'activité humaine, ce qui fragilise la biodiversité qu'elles abritent ; en particulier les coléoptères saproxyliques, étroitement dépendants du bois mort et des microhabitats propres aux forêts matures. Face à ce constat, la mise en place de Réserves Biologiques Intégrales (RBI) selon le principe de libre évolution au sein du Parc national de l'Entre-Sambre-et-Meuse représente une réponse concrète, visant à restaurer les dynamiques naturelles des forêts feuillues wallonnes.

Ce travail dresse l'état initial de ces réserves et évalue l'apport de la télédétection LiDAR aéroportée pour caractériser la structure forestière en lien avec les communautés de coléoptères. Un inventaire entomologique a été couplé à une caractérisation LiDAR des peuplements, puis confronté à des descripteurs alternatifs plus simples à obtenir ; variables topographiques et hydrographiques et indice de biodiversité potentielle. L'analyse visait à détecter d'éventuelles différences entre placettes mises en réserve et placettes gérées, à identifier les facteurs structuraux les plus explicatifs des communautés, et à situer le LiDAR par rapport à ces approches alternatives.

À ce stade initial, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre réserves et témoins, ni sur la structure forestière ni sur la diversité, l'abondance ou la composition des coléoptères — résultat attendu compte tenu de la création récente des réserves. La densité de la strate intermédiaire sous la canopée est néanmoins ressortie comme le facteur structural le plus cohérent pour expliquer les communautés. Le LiDAR s'est révélé le plus apte à rendre compte de la diversité locale, tandis que le contexte topographique et hydrographique expliquait davantage la composition et l'abondance ; les trois approches apparaissent complémentaires plutôt que substituables, et une signature de composition propre aux réserves se dessine déjà.

En conclusion, cette similarité initiale constitue une ligne de base solide pour le suivi à long terme des réserves, et le LiDAR s'affirme comme un outil de monitoring prometteur et reproductible, complémentaire des inventaires de terrain qu'il ne saurait remplacer.