

Activité de chasse des chiroptères dans les forêts feuillues jeunes *versus* matures du PNR de Millevaches en Limousin

Par **Michel BARATAUD** ; GMHL (michel.barataud@orange.fr)
Sylvie GIOSA ; GMHL
Frédéric LAGARDE ; Le Champ des Possibles

Résumé

L'activité de chasse des chiroptères en forêt feuillue est mesurée acoustiquement au sol et en canopée, puis comparée entre peuplements jeunes (< 50 ans) *versus* matures (80 à 120 ans) dans la zone géographique du bassin Vienne amont du PNR de Millevaches en Limousin.

Les résultats montrent que l'activité globale est plus élevée en forêt mature. *M. nattereri* est la seule espèce à être plus active en forêt jeune. Plusieurs variables, liées à la structuration verticale du milieu forestier, expliquent les différences d'utilisation des différentes classes d'âge et strates forestières par les espèces et les guildes d'espèces. Les espèces de lisière (*P. pipistrellus* et *E. serotinus*) semblent pénalisées en forêt jeune par la couverture uniformément dense de la canopée et le manque de structurations verticale et horizontale. La guilda des glaneurs spécialistes du sous-bois est plus active au sol qu'en canopée, notamment en forêt mature.



Introduction

Un groupe d'espèces insectivores occupant des niches écologiques variées souvent spécialisées, comme les chiroptères, peut potentiellement être un bon bio indicateur de la qualité de ses habitats de chasse (JONES *et al.* 2009). Le nombre et la nature des espèces présentes en un lieu donné, associés à un indice mesurant leur activité nocturne, permettent un diagnostic ponctuel concernant l'intérêt des écosystèmes étudiés (AHLÉN & BAAGØE 1999 ; LACKI *et al.* 2007). Sur les 36 espèces connues actuellement en France, 40 % peuvent être qualifiées de forestières spécialisées (gîtes et terrains de chasse quasi exclusivement en forêt) et 51 % de forestières partielles (gîtes et/ou terrains de chasse partiellement en forêt) (MESCHEDE & KELLER, 2003 ; SMITH 2006). Ces dernières appartiennent souvent à une guildes plus ubiquiste étant mieux adaptée aux perturbations naturelles (TILLON 2001 ; HAYES & LOEB 2007 ; MEHR *et al.* 2012) ou d'origine anthropique (CAMPRODON *et al.* 2009 ; GULDIN *et al.* 2007 ; PAULI *et al.* 2015) des écosystèmes originels post-glaciaires.

La difficulté d'étudier l'activité des chiroptères (espèces de petite taille, nocturnes, volantes et inaudibles à l'oreille humaine) est aujourd'hui atténuée par la mise au point d'une technique (détection des ultrasons émis par les individus en vol) et d'une méthode associée (identification acoustique des espèces et comptabilité de leurs types d'activité) (BARATAUD 1996 ; 2002a ; 2012). Il est donc désormais possible de mettre en évidence le niveau d'activité des différentes espèces durant la saison de chasse dans plusieurs types d'habitats. Les résultats permettent de hiérarchiser les paramètres influençant la fréquentation des milieux par les chauves-souris (BARATAUD 2002b, 2006, 2012 ;

BARATAUD & GIOSA 2010 ; BARATAUD *et al.* 2013, 2017 ; BOONMAN 1996 ; DE JONG 1995 ; ESTRADA-VILLEGAS *et al.* 2010 ; HAYES 1997 ; MOESCHLER & BLANT 1990 ; VAUGHAN *et al.* 1997 ; WALSH & MAYLE 1991).

La région Limousin compte à ce jour 26 espèces de chiroptères, dont 13 peuvent être qualifiées de spécialistes forestiers car chassant (et gîtant aussi pour la plupart) prioritairement en sous-bois, et 10 autres effectuant une partie de leur cycle vital en forêt (MESCHEDE & KELLER 2003).

Le Parc naturel régional de Millevaches en Limousin, créé en 2004, couvrant 113 communes et 3143 km², se situe au carrefour des trois départements du Limousin. La densité de population humaine est faible (12 habitants au km²) et surtout concentrée dans les bourgs périphériques. Si les landes et tourbières constituent l'image typique de cette zone, elles ne représentent que 2,8 % de sa superficie, contre 54,7 % de surface boisée ; cependant, 56 % des boisements sont voués à une sylviculture intensive, essentiellement résineuse avec de courtes rotations entre deux coupes rases. Une majorité de la forêt subnaturelle (feuillus autochtones) correspond à de jeunes accrus ou recrus en petites parcelles ou en cordons fragmentés, les boisements matures subissant une accélération des coupes rases pour répondre notamment à la demande en bois énergie. Le PNR a lancé en mars 2018 un appel à initiatives pour la biodiversité portant sur la trame écologique Vienne amont, financé par l'Agence de l'eau Loire-Bretagne et le Conseil régional de Nouvelle Aquitaine, dont un des volets porte sur les chiroptères en tant que bio indicateurs forestiers. Le Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (GMHL) a été chargé de l'élaboration du protocole, du choix des sites, de la collecte et de

l'interprétation des données ; l'association Le Champ des Possibles a réalisé les analyses statistiques.

La question posée était la suivante : les forêts feuillues les plus anciennes du territoire d'étude jouent-elles le rôle de réservoir de diversité et d'abondance en chauves-souris ?

Pour tenter d'y répondre, nous nous proposons de déterminer si : la diversité des espèces spécialistes du sous-bois (*Barbastella barbastellus*, *Myotis alcathoe*, *M. bechsteinii*, *M. brandtii*, *M. emarginatus*, *M. myotis*, *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *Plecotus auritus*, *P. austriacus*, *Rhinolophus hipposideros*, *R. ferrumequinum*) et dans une moindre mesure des espèces de lisières fréquentant aussi le sous-bois (*Pipistrellus pipistrellus*, *P. kuhlii*, *P. nathusii*, *P. pygmaeus*, *Eptesicus serotinus*) d'une part, et leur abondance (mesurée à travers le niveau de l'activité de chasse, et non le nombre d'individus) d'autre part, sont corrélées aux caractères plus ou moins ancien et perturbé d'une forêt.

Méthode et matériel

Méthode d'inventaire

Les points d'échantillonnages sont inventoriés grâce à la méthode d'écologie acoustique dont les spécificités sont : l'écoute active en direct grâce à des détecteurs manuels ; l'analyse auditive et informatique des séquences sonores ; l'identification jusqu'à l'espèce intégrant le comportement des individus ; la comptabilité précise de l'activité pondérée de chasse en nombre de contacts par heure.

Pour un inventaire qualitatif et quantitatif plus exhaustif en forêt, il est nécessaire de prendre en compte les deux strates verticales extrêmes : en effet, l'activité en canopée toutes espèces confondues représente 40 % de l'activité totale mesurée (sol + canopée), et 5 espèces effectuent plus de 60 % de leur activité de chasse en canopée (BARATAUD & GIOIA 2017). Des écoutes simultanées sont donc réalisées par deux observateurs grâce à



Paysage du Plateau de Millevaches
© Michel BARATAUD

deux microphones décalés verticalement : l'un au sol, et l'autre dans le feuillage sommital ; ils sont tous deux positionnés avec un angle moyen de 20° par rapport à l'horizontale.

La redondance des contacts (même individu contacté simultanément par les deux microphones) est réduite grâce à un positionnement optimal des deux micros : éloignement vertical + latéral de 16 à 28 m (médiane = 22 m) ; directions opposées (les microphones utilisés sont directionnels) ; écran de feuillage dense entre les deux. Le taux de doublons est en moyenne de 0,5 % (0 % à 3,6 %) pour les espèces visées dans cette étude.

L'identification des taxons est réalisée selon la méthode naturaliste d'écologie acoustique (BARATAUD 2012), qui permet d'attribuer à chaque contact une classification correcte jusqu'à l'espèce avec un taux supérieur à 95 %, y compris pour les groupes complexes du genre *Myotis*, mal reconnus par les logiciels d'identification automatique (FAUVEL et al. 2014 ; JAY 2018). Certaines espèces sont identifiables en direct par analyse auditive (Barbastelle, Pipistrelles, Sérotine, Noctules...) ; pour les cas plus complexes (Murins, Oreillards, « sérotules »), les séquences sont enregistrées pour analyse auditive et informatique ultérieure, puis archivées. Afin d'éviter le biais observateur, toutes les identifications sont validées par une même personne avant d'être intégrées dans la base de données. Pour les séquences enregistrées en canopée, une adaptation de certains critères de la clé d'identification des espèces de *Myotis* est nécessaire, la réverbération des signaux dans le feuillage générant des artefacts comme un faux claquement final, un brouillage de l'image sur spectrogramme, etc. ; cette correction est désormais maîtrisée grâce aux doublons collectés durant quatre années de pratique depuis 2014. Toutes

les espèces contactées sont identifiées et intégrées à la base de données, mais seules les espèces indicatrices de l'activité en sous-bois sont prises en compte dans l'exploitation des données.

La quantification de l'activité est réalisée selon la méthode de comptabilité dite « précise » : un contact correspond à l'occurrence de signaux d'un individu d'une espèce de chiroptère (maximum appréciable = 5 individus) captés en hétérodyne, par tranches de cinq secondes. Le type d'activité est noté : chasse (présence de phase de capture ou d'un rythme typique de recherche de proies), transit (rythmes témoignant d'une recherche passive d'obstacles), social (signaux de communication intraspécifique) ; seuls les contacts de chasse (lien fort avec l'habitat) et les contacts de transit (lien faible avec l'habitat), sont informatifs dans le cadre de cette étude.

L'intensité des émissions sonar est différente selon les espèces, ce qui empêche la comparaison de leurs indices d'activité respectifs. Afin de pondérer cette disparité, nous utilisons un coefficient de détectabilité acoustique (BARATAUD 2012), corrélé à la distance de perception de chaque espèce évoluant en milieu forestier pour un observateur équipé d'un détecteur Pettersson D1000X. Ce coefficient est appliqué aux indices spécifiques pour permettre une comparaison des espèces ou des groupes d'espèces entre eux. Il a pour effet également d'harmoniser le volume d'une station d'écoute entre les espèces ; une station correspond ainsi à un volume schématiquement conique (les microphones utilisés sont assez directionnels) d'environ 7000 m³. La faible probabilité de contacter une espèce discrète acoustiquement ne peut être corrigée ; mais l'application du coefficient donne plus de poids aux contacts de cette espèce lorsqu'ils se produisent.

Contenu de la base de données

Chaque contact acoustique (= occurrence de signaux sonar d'un individu de chiroptère par tranche de cinq secondes) est noté, et relié à un ensemble de paramètres : espèce ; niveau de confiance de l'identification ; type d'activité (chasse, transit, social) ; date ; heure (précise à la seconde) ; identifiant de la station ; coordonnées X & Y ; hauteur (sol ou canopée) ; doublon (redondance ou non entre le micro au sol et celui en canopée) ; 33 variables descriptives des contextes abiotique et biotique ; référence de la séquence enregistrée.

Matériel

Les détecteurs utilisés sont deux D1000X de Pettersson Elektronik AB (Suède), équipés de l'hétérodyne et de la division de fréquence (couplés pour l'écoute en direct), de l'expansion temporelle par 10 (analyses auditives et informatique ultérieures) et d'une carte mémoire CF intégrée pour les enregistrements. Les écoutes en canopée sont réalisées grâce à un câble rallonge de 30 m pour microphone de D1000X et un dispositif d'équipement de l'arbre [grâce à un lance-pierre ou un big-shot selon la hauteur de l'arbre, une olive en plomb de 60 g (lance-pierre) ou de 160 g (big-shot), une canne avec moulinet de lancer et tresse de 28

Tableau 1.

Guiltes écologiques utilisées, avec leurs espèces contactées durant cette étude.

Guilde habitat	Guilde technique chasse	Guilde trophique	Espèces
Sous-bois	Glaneur	Spécialiste	<i>Myotis emarginatus</i>
			<i>Myotis myotis</i>
			<i>Plecotus auritus</i>
			<i>Plecotus austriacus</i>
		Généraliste	<i>Myotis nattereri</i>
			<i>Myotis bechsteinii</i>
	Poursuite	Spécialiste	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>
			<i>Rhinolophus hipposideros</i>
			<i>Barbastella barbastellus</i>
		Généraliste	<i>Myotis daubentonii</i>
<i>Myotis brandtii</i>			
<i>Myotis mystacinus</i>			
<i>Myotis alcathoe</i>			
Lisière	Poursuite	Généraliste	<i>Eptesicus serotinus</i>
			<i>Pipistrellus pipistrellus</i>
			<i>Pipistrellus nathusii</i>
			<i>Pipistrellus kuhlii</i>
			<i>Pipistrellus pygmaeus</i>
Haut vol	Poursuite	Spécialiste	<i>Nyctalus lasiopterus</i>
			<i>Nyctalus leisleri</i>

100° mm] pour le hissage du microphone en canopée (ficelle nylon noir de 4 mm de diamètre). L'analyse informatique des sons est réalisée grâce au logiciel BatSound (Pettersson Elektronik AB).

Guildes écologiques

Trois catégories de guildes d'espèces ont été formées (**Tableau 1**). La catégorie liée aux habitats de chasse comprend la guilde de spécialistes du sous-bois, la guilde de spécialistes des lisières (verticales en trouées et clairières, horizontales au-dessus de la canopée), et la guilde de haut vol (qui exploite la strate aérienne bien au-dessus de la canopée, et n'est donc que peu - ou pas - influencée par les variables d'habitat décrites en sous-bois). La catégorie liée aux techniques de chasse comprend les chasseurs en poursuite qui ne capturent que des insectes actifs en vol, et les glaneurs capables de capturer en vol lent ou sur place des proies posées sur un substrat ; selon la technique utilisée, le coût énergétique (plus important pour les glaneurs) et la rentabilité (meilleure pour les glaneurs : la biomasse de proies disponibles sur le terrain de chasse et celle des proies accessibles au prédateur sont très proches) sont différents. Enfin, la catégorie liée au régime alimentaire comprend une guilde de spécialistes (souvent axés sur les lépidoptères) et de généralistes.

Catégories de peuplements

Deux types de classes d'âges sont ciblés :

1. forêt mature/ancienne : qualification par défaut (« mature à ancienne » devrait logiquement correspondre à une forêt de plus de 150 à 200 ans) d'un peuplement d'essences autochtones, dont le couvert forestier ancien est attesté par les archives cartographiques

de référence, et n'ayant pas subi de perturbation importante (coupe rase, tempête, incendie) depuis plus de 80 ans ;

2. forêt jeune : peuplement d'essences autochtones, issu d'accrus ou de recrues, âgé de 30 à 50 ans.

Ces classes âges présentent en Limousin des différences d'attractivité pour les chiroptères en chasse (BARATAUD *et al.* 2016). Il s'agit – surtout pour la classe jeune – d'âge structurel ne correspondant pas forcément à l'âge réel : la vitesse de croissance (hauteur, diamètre du tronc, structure) d'un arbre est très dépendante des conditions stationnelles, la variabilité de ces dernières pouvant générer une convergence de structure entre des arbres d'âges réels très différents. Ainsi, l'âge structurel correspond à une appréciation mêlant le type d'essence, la hauteur des houppiers, le diamètre des troncs, la structure des arbres dominants et son implication sur la structuration du sous-bois.

La sélection des peuplements a été réalisée dans un premier temps sur photographie aérienne, afin de séparer les massifs feuillus des massifs résineux, puis repérer parmi les premiers les deux classes d'âges grâce à la texture plus ou moins homogène de la canopée (**Figure 1**). Dans un second temps, les sites présélectionnés étaient contrôlés sur le terrain avant validation finale.

Secteurs et sites

Un secteur est un massif feuillus contenant les deux classes d'âge visées par cette étude. Chacun des six secteurs sélectionnés (**Figure 2**) contient deux sites (un jeune et un mature), chacun d'une surface minimale de 10 ha la plus compacte et homogène possible. Cette organisation spatiale des sites jeune et



Figure 1.

Photographie aérienne (Géoportail, © IGN) du secteur du Bois du Rocher et des Vergnes, montrant les différences de texture entre les plantations résineuses, les forêts feuillues jeunes et les forêts feuillues matures.

mature groupés par paires permet une comparaison plus pertinente des classes d'âge : l'hypothèse posée est qu'un même cortège d'individus de chiroptères opère une sélection (positive, négative, neutre) des classes d'âges présentes sur son territoire de chasse. Les deux sites (jeune et mature) d'un même secteur sont donc le plus proche possible (distance médiane = 540 m ; min. 120 ; max. 1050) ; les secteurs sont par contre dispersés sur la zone d'étude (distants de 11,5 km en médiane ; min. 4,2 ; max. 19) afin de

garantir l'indépendance des relevés acoustiques, par une réduction des risques de fréquentation de deux secteurs par un même ensemble d'individus de chiroptères, dont la dispersion moyenne connue sur leurs territoires de chasse est de 3 à 10 km selon les espèces.

Points d'écoute et stations

Chaque site est échantillonné au moyen de trois points d'écoute (points projetés géoréférencés) distants horizontalement

de plus de 60 m (pour une indépendance des relevés entre points, la distance maximale de perception acoustique des espèces en sous-bois étant de 30 m). La sélection des points n'est pas aléatoire ; elle obéit à une harmonisation entre tous les points de tous les sites : ils sont situés en cœur de parcelle, en respectant une distance minimale de 30 mètres par rapport à un écotone : plan d'eau ou cours d'eau, chemin sous-bois, trouée, lisière extérieure. Tous ces écotones sont des facteurs d'influence (positive ou négative selon les espèces) de l'activité de chasse, le cœur de parcelle étant le plus facilement reproductible d'un site à l'autre, et le plus

attractif pour les espèces spécialistes du sous-bois particulièrement visées par cette étude.

Sur chaque point, deux stations (= volume de perception d'un microphone) sont disposées avec un décalage vertical de 11,5 à 25,5 mètres (médiane = 18 m) selon la hauteur du peuplement, et un décalage horizontal de quelques mètres (générant une distance médiane de 24 m – min. 17 ; max. 27,5 – entre les deux micros) pour éviter les doubles contacts.

Le nombre total de stations inventoriées est de 72, réparties sur 36 points d'écoute, 12 sites et 6 secteurs.

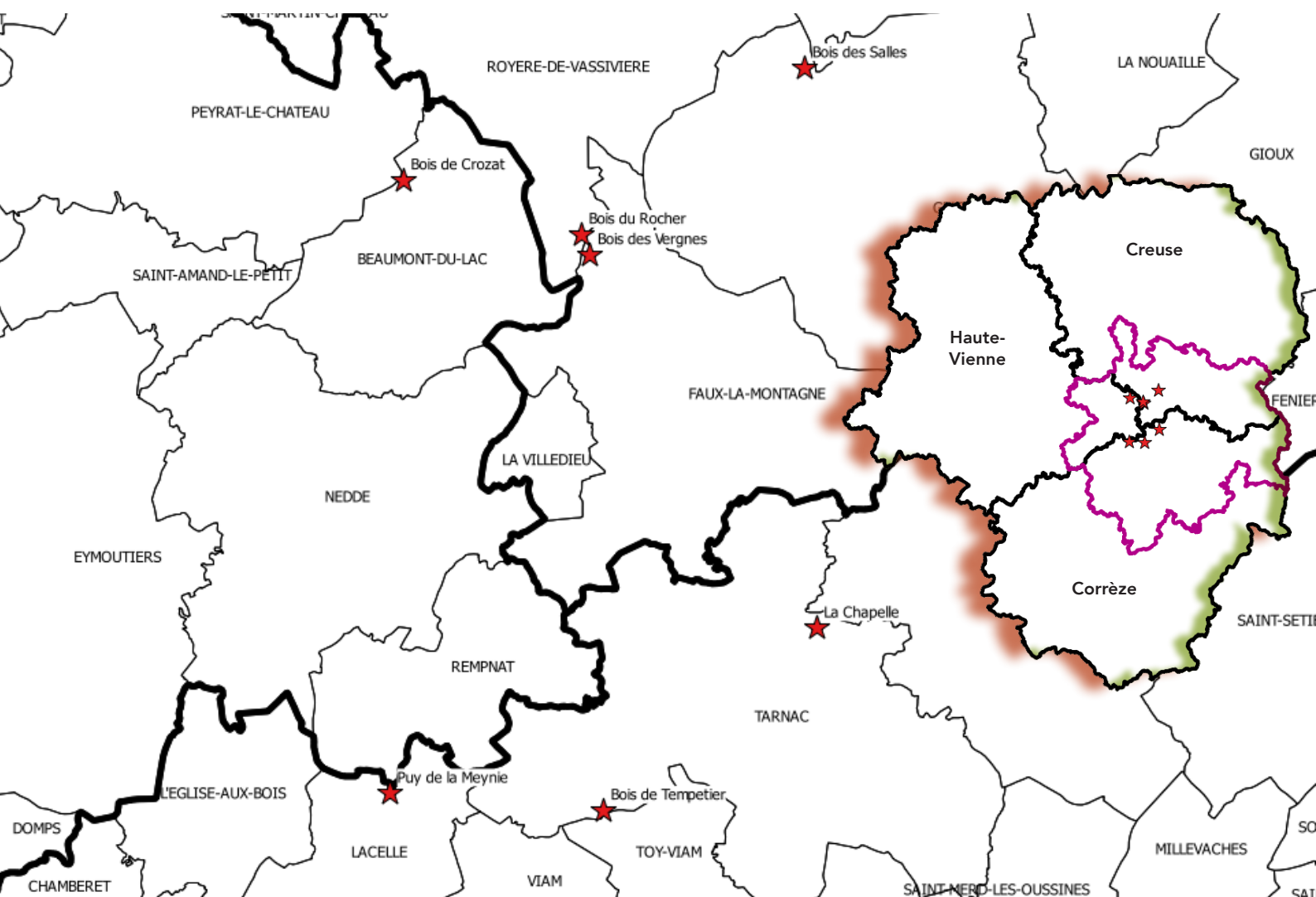


Figure 2.

Situation du PNR Millevaches (contour violet dans l'encadré de droite) en Limousin, et répartition des six secteurs d'étude (en gros plan à gauche), comprenant chacun deux sites : un en forêt jeune, l'autre en forêt mature. En Haute-Vienne : bois de Crozat ; en Creuse : Bois du Rocher & Vergnes, bois des Salles ; en Corrèze : Puy de La Meynie, La Chapelle, bois de Tempetier.

Pression d'écoute

La durée d'écoute minimale sur chaque station est d'une heure en continu ; cette durée correspond au meilleur compromis entre le nombre d'espèces contactées et l'effort d'écoute (ARCHAUX 2008). Les espèces moins facilement détectables (rares, discrètes acoustiquement) ont une probabilité de contact moindre à l'échelle de la station (une à deux heures d'écoute), mais ceci est compensé par le nombre de stations ($n = 6$) à l'échelle du site (cumulant huit heures d'écoute).

Afin d'évaluer la variabilité intra stationnelle, un point d'écoute sur chaque site fait l'objet d'une répétition d'inventaire à 24 ou 48 h d'intervalle, par météo similaire. Cette répétition veille à respecter un nombre identique d'heures incluant le crépuscule (généralement plus riches en contacts d'espèces de lisière) et d'heures nocturnes, pour les deux types de peuplements testés (jeune *versus* mature).

Le temps d'écoute total est de huit heures par site [six stations (sol et canopée) dont quatre d'une heure et deux de deux heures] x 12 sites = 96 heures.

Période des relevés

Elle s'étend de mi-mai à mi-juillet. Cette période annuelle correspond dans le cycle biologique des chiroptères à celle où seuls les adultes et subadultes sont sur les zones de chasse ; après mi-juillet les juvéniles viennent augmenter le nombre d'individus sur les terrains de chasse, et donc potentiellement le nombre de contacts, ceci d'une manière variable selon le succès de la reproduction d'une année à l'autre.

Une soirée de relevés s'étale au maximum sur les quatre premières heures à partir du crépuscule ; cette période nocturne

concentre le maximum d'activité des espèces étudiées. Chaque secteur est inventorié (deux soirées sur six points + une soirée de répétition sur deux points) sur trois soirées consécutives à météo similaire.

Analyses statistiques

Pour chaque parcelle inventoriée, des caractéristiques structurelles des milieux ont été relevées. Afin d'examiner si les parcelles inventoriées correspondant à des futaies récentes ou anciennes pouvaient être discriminées entre elles sur la base de ces caractéristiques de structure, une ACP a été réalisée, à l'aide du logiciel PCORD 5.0 (McCUNE & MEFFORD 2005).

Le nombre de sites étudiés (12 en tout : 6 forêts jeunes et 6 forêts matures) nous empêchait d'avoir recours à des statistiques paramétriques qui permettent d'examiner globalement les effets relatifs de la strate et de l'âge de la futaie ainsi que leurs interactions éventuelles sur les fréquences de contacts observées. Le faible échantillon entraînait le recours à des statistiques non paramétriques, obligeant à tester chaque paramètre, l'un après l'autre, sans pouvoir examiner les interactions éventuelles. Les sites jeune *versus* mature étant groupés par couples au sein d'un même massif, nous avons pu utiliser des méthodes d'analyses statistiques non paramétriques pour échantillons appariés, renforçant la sensibilité des tests en les affranchissant en partie de la variabilité des résultats d'échantillonnages liés aux différences entre massifs forestiers. Les tests retenus sont des tests de Wilcoxon pour échantillons appariés, pour comparer les valeurs d'activité entre forêts jeunes et matures ou entre strates au sein des parcelles. Ils ont été réalisés à l'aide du logiciel Statistica 6.1 (Statsoft Inc. 2004).

Résultats et commentaires

Diversité spécifique

Sur les 21 espèces potentiellement présentes sur la zone d'étude, 20 ont été inventoriées au cours des 96 heures d'écoute. Les 48 premières heures ont révélées 76 % de la diversité potentielle ; au bout de 54 h la diversité était de 86 % pour atteindre les 95 % définitifs au bout de 80 h. Seule la Noctule commune, espèce localisée en Limousin dans les parties plus basses des vallées du bassin de la Vienne, reste absente. Même des espèces rares en Limousin comme *P. nathusii* (Bois des Salles ; Gentioux – 23) ou *P. pygmaeus* (Bois de Tempétier ; Tarnac – 19) ont été contactées ; la présence de *R. ferrumequinum* au « cœur » du Plateau de Millevaches dans le Bois de Tempétier à 740 m d'altitude, est remarquable pour cette espèce plutôt thermophile, les données les plus proches étant situées en hivernage à 16 km au nord-ouest à

Eymoutiers (87) ou en reproduction à 23 km au sud dans les Monédières. Enfin *M. daubentonii*, spécialiste de la chasse au ras des surfaces aquatiques calmes, fréquente plus rarement la forêt, et n'a fourni qu'un contact dans le Bois des Salles.

Pour plusieurs espèces (*M. daubentonii*, *N. leisleri*, *P. austriacus*, *P. nathusii*, *P. pygmaeus*, *R. ferrumequinum*), les données sont trop rares pour tirer des conclusions valides sur leurs préférences écologiques dans le contexte de cette étude.

Activité pondérée des espèces

Les espèces spécialistes des lisières chassent aussi parfois en milieu intra forestier. *P. pipistrellus*, espèce euryèce et ubiquiste, domine généralement tous les inventaires ; c'est le cas ici avec un indice global de 15,5 contacts/heure, et une présence sur l'ensemble des secteurs et sur 84,7 % des stations.



Pipistrellus pipistrellus
© François SCHWAAB

La guildes de sous-bois comprend des espèces spécialisées, généralement exigeantes quant à la qualité structurelle et trophique de l'habitat de chasse. Parmi les espèces les plus contactées au sein cette guildes, *B. barbastellus* est la plus active avec 4,5 c/h sur l'ensemble des relevés ; ce chasseur en poursuite hautement spécialisé sur les petits lépidoptères nocturnes est noté sur tous les secteurs et sur 36,1 % des stations. *P. auritus*, majoritairement glaneur de proies posées sur le feuillage et relativement spécialisé sur les lépidoptères, affiche 3,4 c/h en moyenne avec une présence sur tous les secteurs et sur 26,4 % des stations. *R. hipposideros*, chasseur en poursuite relativement spécialisé sur les lépidoptères, affiche 2,3 c/h en moyenne mais sur une seule station (au sol, boisement mature, site de La Chapelle à Tarnac – 19) ; 220 contacts pondérés ont été obtenus sur deux relevés d'une heure chacun, à 48 h d'intervalle, pouvant provenir d'un seul individu ou de quelques individus fortement cantonnés à cette période.

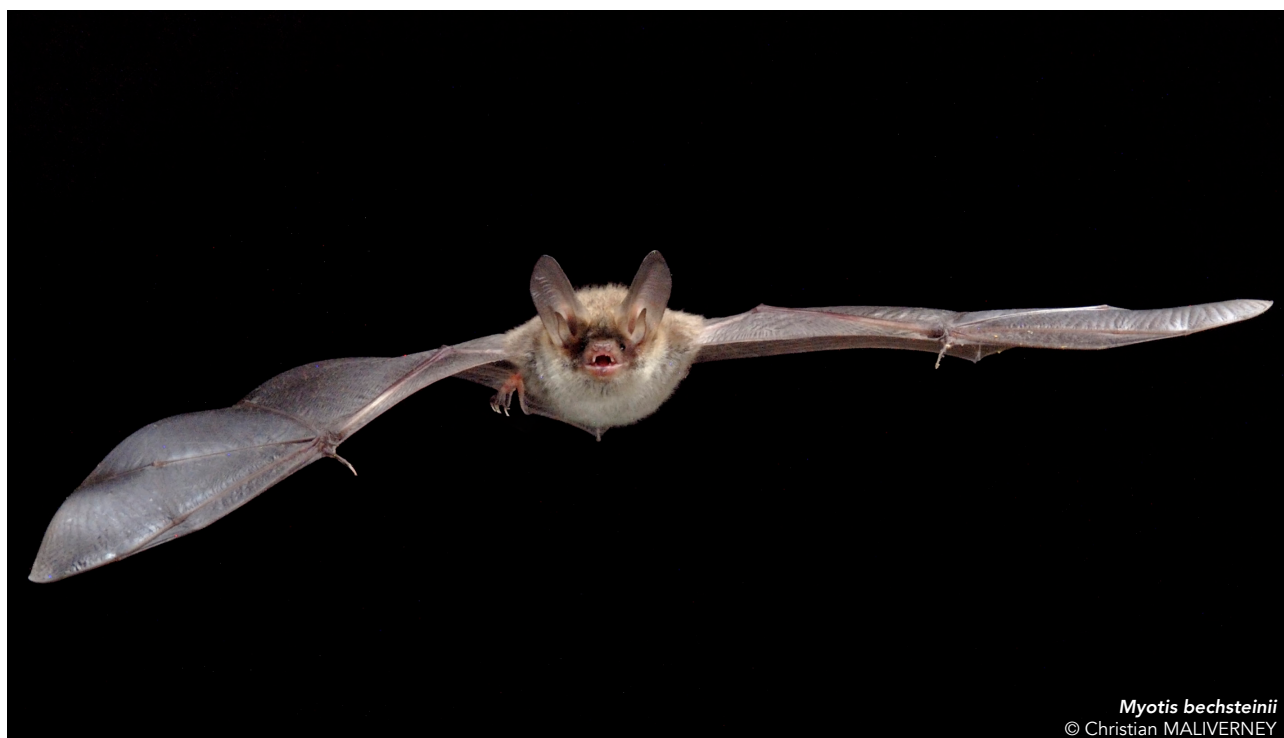
M. bechsteinii est une espèce surtout glaneuse considérée comme liée aux

forêts anciennes (FÜHRMANN et al. 2002 ; KERTH et al. 2001, 2002 ; LÜTTMAN et al. 2003 ; MESCHÉDE & KELLER 2003 ; SCHOFIELD & MORRIS 2000 ; WOLZ 1992, 1993a, 1993b). Son indice global est de 1,7 c/h sur 20,8 % des stations.

M. alcathoe, chasseur en poursuite affectionnant les forêts à forte naturalité (LUČAN et al. 2009), a un indice global de 1 c/h et n'est noté que sur 22,2 % des stations.

M. myotis, glaneur du sol spécialisé sur les gros carabes forestiers, a un indice de 0,7 c/h mais il est présent sur 41,6 % des stations ; les peuplements jeunes sont bien fréquentés, sans doute en lien avec une meilleure accessibilité des proies circulant sur le sol dégagé, pauvre en strates basses (herbacée, buissonnante, arbustive), typique des peuplements jeunes inventoriés.

Deux espèces de haut vol ont été contactées. *N. leisleri* l'a été uniquement sur le site du Bois de Crozat (Beaumont-du-Lac – 87), et *N. lasiopterus* sur 16,7 % des stations ; cette dernière espèce, insectivore et ornithophage, est bien présente sur le Plateau de Millevaches



Myotis bechsteinii
© Christian MALIVERNEY

Tableau 1.

Proposition de coefficients de « capturabilité » au filet, des chiroptères de France, en chasse dans un contexte forestier (chemin ou allée forestière, sous-bois peu dense), pour une hauteur de filet d'environ quatre mètres. Légende des abréviations : LB = largeur de bande ; FME = fréquence du maximum d'énergie. Les critères les plus défavorables à la capture de l'espèce sont en rouge.

Guildes	Espèces	Peuplements 30 à 50 ans				Peuplements > 80 ans			
		Indice d'activité global	% n. stations	Indice d'activité canopée	Indice d'activité sol	Indice d'activité global	% n. stations	Indice d'activité canopée	Indice d'activité sol
Sous-bois	<i>B.barbastellus</i>	1,59	27,8%	1,28	1,91	7,33	44,4%	5,03	9,63
	<i>M.alcathoe</i>	0,52	11,1%	0,94	0,10	1,41	11,1%	2,60	0,21
	<i>M.bechsteinii</i>	1,51	22,2%	1,56	1,46	1,82	19,4%	0,21	3,44
	<i>M.brandtii</i>	0,21	2,8%	0,42		0,86	5,6%	0,94	0,78
	<i>M.daubentonii</i>					0,05	2,8%	0,10	
	<i>M.emarginatus</i>	0,06	2,8%	0,13		0,76	5,6%		1,51
	<i>M.myotis</i>	0,39	13,9%	0,07	0,71	0,33	27,8%	0,35	0,31
	<i>M.mystacinus</i>	0,42	8,3%	0,52	0,31	0,94	8,3%	1,35	0,52
	<i>M.nattereri</i>	2,13	30,6%	0,52	3,75	0,12	5,6%		0,24
	<i>P.auritus</i>	1,72	19,4%	1,88	1,56	5,13	33,3%	0,31	9,95
	<i>P.austriacus</i>					0,05	2,8%	0,10	
	<i>R.ferrumequinum</i>	0,10	2,8%	0,21					
	<i>R.hipposideros</i>					4,58	2,8%		9,17
Lisière	<i>E.serotinus</i>	0,22	11,1%	0,07	0,38	0,48	36,1%	0,52	0,45
	<i>P.kuhlii</i>	0,23	16,7%	0,42	0,04	0,40	16,7%	0,38	0,42
	<i>P.nathusii</i>	0,04	2,8%	0,08	0,00	0,02	2,8%	0,04	
	<i>P.pipistrellus</i>	7,04	72,2%	11,71	2,38	24,06	97,2%	20,75	27,38
	<i>P. pygmaeus</i>					0,03	2,8%		0,05
Haut vol	<i>N.lasiopterus</i>	0,06	13,9%	0,06	0,06	0,21	19,4%	0,18	0,24
	<i>N.leisleri</i>	0,01	2,8%		0,03				
Toutes espèces		16,27	n = 36	19,85	12,69	48,57	n = 36	32,87	64,28
Guilde lisière		7,54	75,0%	12,28	2,80	24,99	97,2%	21,69	28,29
Guilde ss-bois, glaneur		5,81	61,1%	4,15	7,48	8,58	61,1%	0,98	16,19
Guilde ss-bois, poursuite		2,84	44,4%	3,36	2,33	14,68	55,6%	10,03	19,32

principalement dans sa partie nord, ainsi que le long des Gorges de la Dordogne en Corrèze. L'écologie trophique de ces deux Noctules est influencée par des composantes à une échelle plus paysagère que stationnelle ; ainsi les variables intra forestières ne peuvent être utilisées de manière pertinente.

Activité des espèces et guildes selon la classe d'âge et la strate

Les valeurs d'activités pondérées pour l'ensemble des taxons sont détaillées dans le **Tableau 1**.

Les indices d'activité obtenus lors de cette étude sont conformes voire supérieurs aux

moyennes régionales, sans doute en raison de la surface et de la qualité des secteurs forestiers retenus, et des conditions météorologiques bonnes et stables sur toute la période considérée. L'activité toutes espèces confondues relevées dans cette étude est de 16,3 c/h dans les peuplements jeunes et de 48,5 c/h dans les peuplements matures. Cette différence est conforme aux relevés antérieurs (GMHL non publié) réalisés entre 2007 et 2017 sur le Plateau de Millevaches dans les mêmes conditions (peuplements feuillus, écotone de sous-bois), qui donnent 9,8 c/h dans les peuplements jeunes (17 h 35' d'écoutes) et 45,5 c/h dans les peuplements matures (62 h 05' d'écoutes). La moyenne régionale, calculée entre 2007 et 2018 dans huit régions forestières, donne 18,1 c/h dans les peuplements jeunes (88 h d'écoutes) et 44,4 c/h dans les peuplements matures (202 h 25' d'écoutes).

Le taxon « toutes espèces confondues » montre une activité significativement plus élevée dans les peuplements matures ($N = 6$; $Z = 1,99$; $p = 0,046$). L'activité dans ces peuplements matures est plus forte près

du sol qu'en canopée ($N = 6$; $Z = 2,20$; $p = 0,027$).

L'attractivité des forêts matures se vérifie pour la plupart des espèces examinées séparément. Elle est significative pour *E. serotinus* ($N = 6$; $Z = 2,20$; $p = 0,027$) et *P. pipistrellus* ($N = 6$; $Z = 2,20$; $p = 0,027$), deux espèces de la guildes de lisière. *M. nattereri* fait exception en étant significativement plus actif en forêt jeune ($N = 6$; $Z = 2,20$; $p = 0,02$). Ce fait pourrait être lié aux capacités particulières de son sonar, apte à détecter tous types de proies, qu'elles soient en vol ou posées de façon discrète (SIEMERS & SCHNITZLER 2000) ; cette réduction de la différence entre quantité de proies disponibles et quantité de proies accessibles, pourrait lui permettre de chasser majoritairement dans des habitats jugés sous optimaux par d'autres espèces, et ainsi de réduire la compétition alimentaire. Toutes classes d'âge confondues, l'activité au sol est significativement plus élevée qu'en canopée pour *M. bechsteinii* ($N = 12$; $Z = 2,20$; $p = 0,02$) et *M. myotis* ($N = 12$; $Z = 2,38$; $p = 0,01$).



La guildes des espèces de lisière est largement dominée, en nombre de contacts, par *P. pipistrellus* ; on retrouve donc la même préférence pour les peuplements matures, avec une activité significativement plus forte au sol qu'en canopée ($N = 6$; $Z = 2,20$; $p = 0,02$).

La guildes des espèces « sous-bois » préfère les forêts matures, avec une activité plus élevée au sol ($N = 6$; $Z = 2,20$; $p = 0,02$). Toutes classes d'âge confondues, l'activité au sol est significativement plus élevée qu'en canopée pour cette guildes ($N = 6$; $Z = 2,20$; $p = 0,02$).

L'activité est donc globalement plus forte dans les peuplements matures que dans les peuplements jeunes, mais le croisement de

plusieurs variables (classes d'âges, strates de vol et guildes d'espèces) conduit à une interprétation intéressante sur la relation entre structure de l'habitat forestier et son utilisation par les chiroptères en chasse.

Les **Figures 3a et 3b** montrent la distribution des valeurs d'activité de chasse entre guildes (sous-bois *versus* lisière), strates (sol *versus* canopée) et classes d'âge (jeune *versus* mature). En ce qui concerne la guildes de sous-bois, les différences d'activité jeune *versus* mature sont proches entre canopée (2 fois plus forte en mature) et sol (1,7 fois plus forte en mature). Pour la guildes de lisière, les différences d'activité jeune *versus* mature sont très marquées entre canopée (3,5 fois plus forte en mature) et sol (15,9 fois

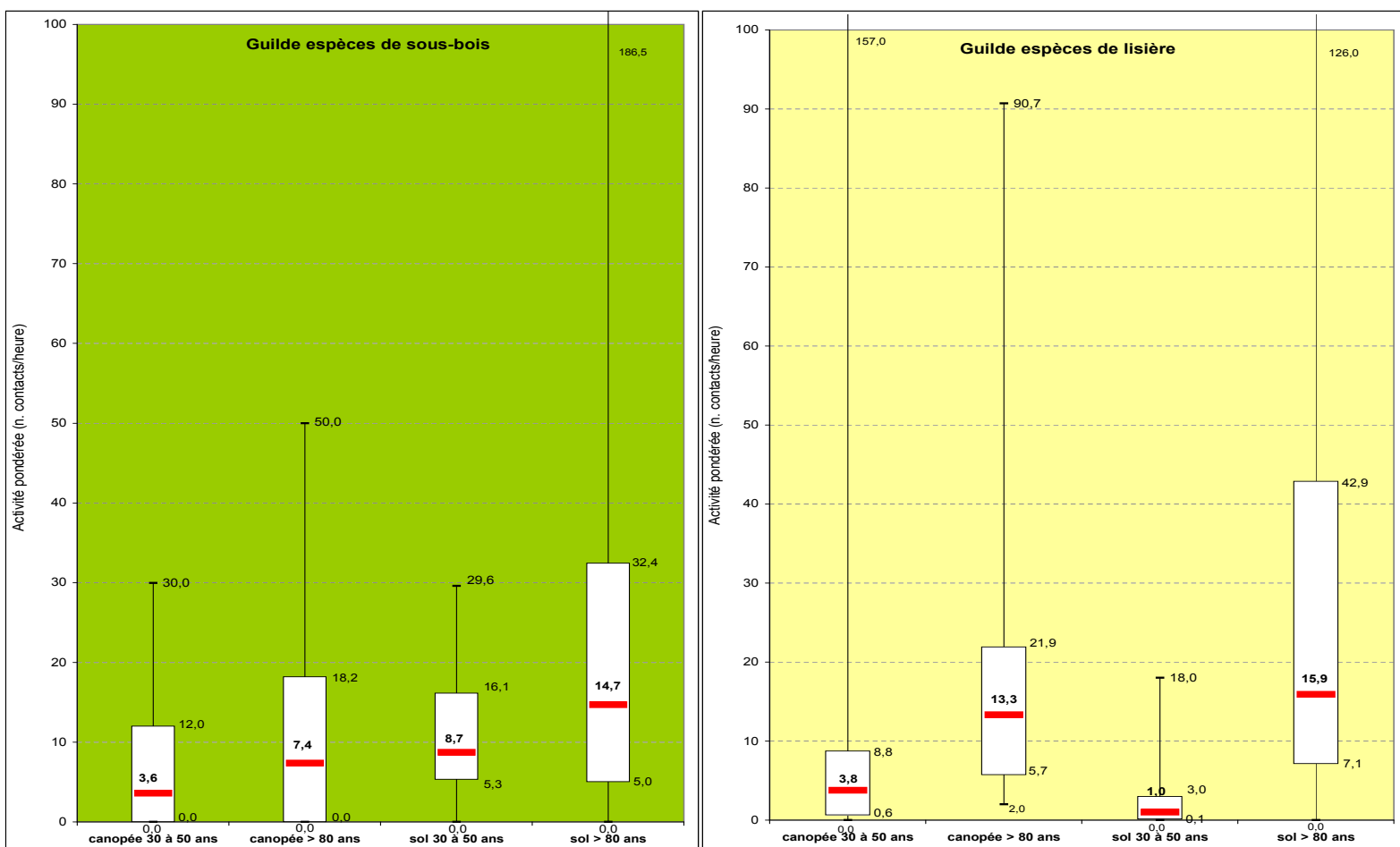


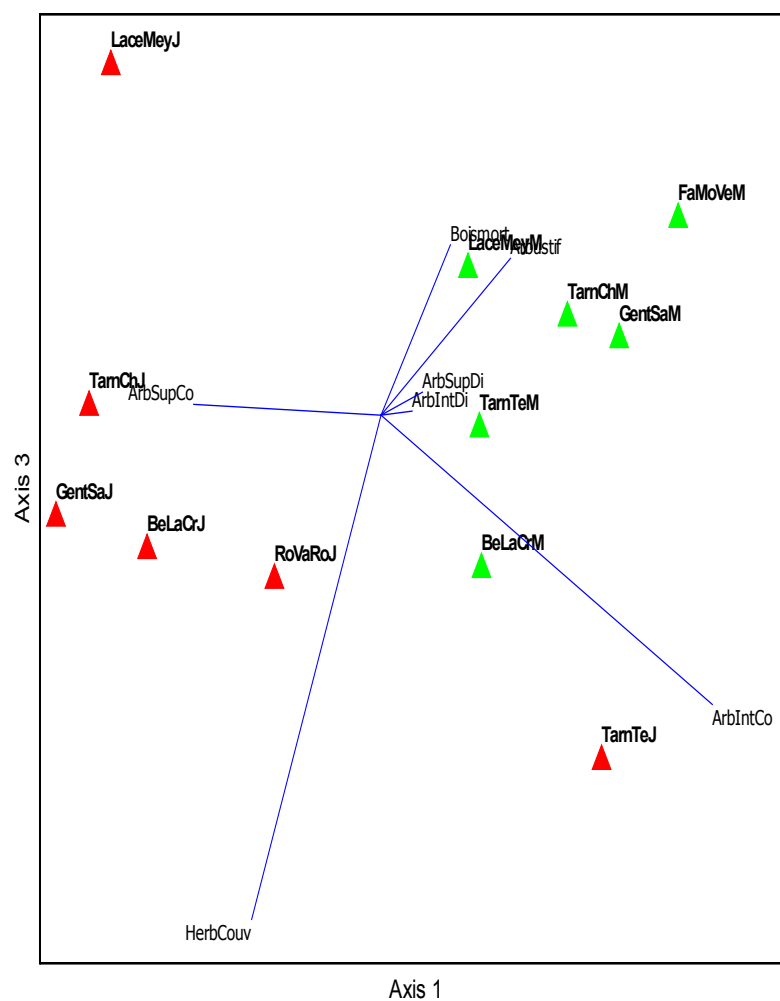
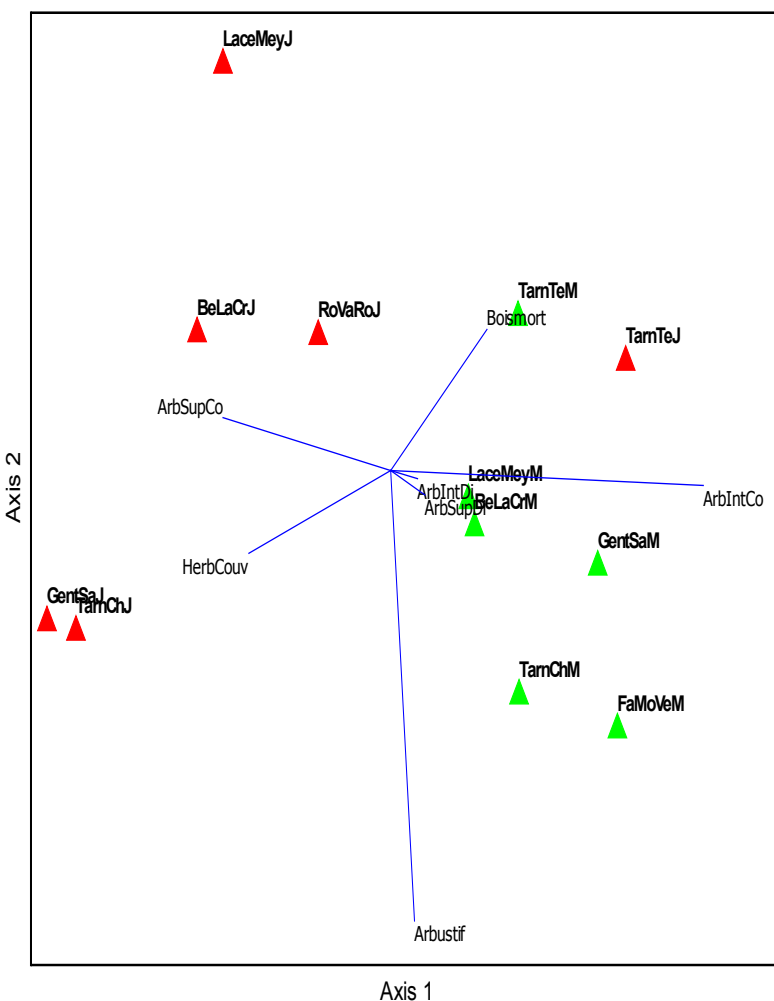
Figure 3a et 3b.

Valeurs minimales, maximales et quartiles des activités pondérées de la guildes de sous-bois (à gauche) et de la guildes de lisière (à droite), relevées sur les stations d'écoute selon qu'elles soient en canopée ou au sol, et en peuplement jeune ou mature.

plus forte en mature). Ainsi, si les forêts matures sont d'une manière générale plus attractives, les espèces de lisière sont beaucoup plus pénalisées par la jeunesse du peuplement : elles ne chassent que très peu en sous-bois, et leur activité en canopée ne pénètre pas cette dernière : lors de nos relevés, la structure et le rythme des signaux sonar des espèces de lisière témoignent qu'elles chassent au-dessus de l'interface horizontale des frondaisons, sans doute trop denses pour être aisément traversées. Cette limite concerne moins la guildes de sous-bois, dont les espèces ont un vol plus manoeuvrable.

Certaines variables structurelles relevées sur les stations, séparent assez nettement les forêts jeunes des forêts matures

(Figures 4a et 4b). On constate en effet que la séparation la plus forte entre les deux classes d'âges se fait selon un gradient matérialisé sur l'axe factoriel 1 de l'ACP, avec des forêts jeunes caractérisées par une couverture plus dense de la canopée supérieure, et une strate herbacée plus développée. Les forêts matures se caractérisent par des couvertures de strates ligneuses de sous-bois (arbustive et arborée intermédiaire) et de bois mort plus importantes. Seul le peuplement jeune du site du Bois de Tempétier (Tarnac, 19) semble avoir des caractéristiques particulières, notamment une forte couverture de la strate arborée intermédiaire qui le rapproche de la futaie irrégulière.



Figures 4a et 4b.

Positions des sites (matures en vert, jeunes en rouge) dans les repères constitués des axes de l'ACP : 1 et 2 (à gauche), et 1 et 3 (à droite) ; les variables structurelles discriminantes sont indiquées en bleu.

Conclusion

Les résultats de cette étude, portant uniquement sur les forêts feuillues autochtones, montrent l'importance des peuplements richement structurés (futaie irrégulière) et sans perturbation importante depuis 80 à 100 ans.

Ils rejoignent en cela les résultats d'une étude précédente du GMHL (BARATAUD et al. 2016), qui concluait à un effet négatif des monocultures d'arbres sur l'activité de chasse des chiroptères, à cause de plusieurs paramètres cumulés : pauvretés structurelle et compositionnelle, essences exogènes, courtes rotations entre coupes rases dramatiques pour la faune et le sol. Ainsi, les faibles résultats obtenus ici dans les peuplements feuillus jeunes sont à relativiser, lorsqu'on sait que les futaies régulières résineuses recueillent en moyenne deux fois moins d'activité que leurs équivalents feuillus.

Or sur le Plateau de Millevaches boisé à 54,7 % (donc en théorie accueillant pour les espèces forestières), la surface vouée à une sylviculture intensive, essentiellement résineuse, représente 56 % des boisements ; de plus, une majorité de la surface feuillue correspond à de jeunes accrus ou recrus en petites parcelles ou cordons très fragmentés. De ce constat, on peut déduire l'hypothèse que les massifs feuillus relictuels ont une responsabilité majeure dans le maintien de la faune et de la flore spécialisées.

Les secteurs sélectionnés pour nos relevés constituent des blocs relativement homogènes de plusieurs dizaines d'hectares, qui sont rares dans la zone d'étude.

Avec seulement 16 heures d'écoute ventilées sur six points projetés, la richesse spécifique moyenne par secteur est de 10,7 espèces (min. 8 ; max. 14).

Le cortège d'espèces est composé à 62 % de spécialistes du sous-bois qui représentent 49,4 % de l'activité de chasse (contre respectivement 56,5 % et 29 % tous peuplements limousins confondus, monocultures résineuses comprises ; BARATAUD et al. 2016).

Ces valeurs, de même que la présence d'espèces spécialistes des forêts anciennes (*M. bechsteinii* et *M. alcathoe*, chacun présent dans quatre secteurs sur six), étayent fortement l'hypothèse d'un rôle de réservoir biologique de ces massifs pour la faune exigeante en matière de naturalité forestière.

Un recensement cartographique et un suivi biologique de tels massifs sur la zone géographique concernée, de même qu'une pérennisation de leur intégrité structurelle et compositionnelle (maîtrise d'usage, maîtrise foncière), seraient à entreprendre rapidement en regard d'une inconnue majeure : le seuil de dégradation de l'habitat (perte de surface et fragmentation des forêts matures subnaturelles) en deçà duquel les populations des espèces spécialisées sont condamnées à disparaître.



Coupe rase récente sur le secteur de La Chapelle (Tarnac – 19) ayant réduit d'un tiers la surface de forêt mature sur le site étudié.
© Michel BARATAUD



Peuplement jeune du Puy La Meyrie
© Michel BARATAUD



Peuplement mature de La Chapelle
© Michel BARATAUD

Bibliographie

AHLEN, I. & J. BAAGØE. 1999. Use of ultrasounds detectors for bat studies in Europe : experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1(2): 137-150.

ARCHAUX, F. 2008. Méthode de suivi des chiroptères en forêt. Combien de visites et quelle durée d'écoute pour déterminer jusqu'à l'espèce ? Rapport ONF-CEMA-GREF. 8 p.

BARATAUD, M. 1996. *Ballades dans l'in audible. Méthode d'identification acoustique des chauves-souris de France.* Sittelle éd. Double CD + livret. 51 pp.

BARATAUD, M. 2002a. *Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France. Mise à jour 2002.* Sittelle éd. CD + livret 14 pp.

BARATAUD, M. 2002b. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères en vallée d'Asco (Corse) et bioévaluation des peuplements forestiers à Pin laricio. Rapport final. 20 pp. + annexe.

BARATAUD, M. 2006. Inventaire des chiroptères sur leurs terrains de chasse au sein du PNR Oise-Pays de France. Rapport 13 p.

BARATAUD, M. 2012. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse.* Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p.

BARATAUD, M., D. DEMONToux, P. FAVRE, S. GIOSA & J. GRANDADAM. 2013. Bio évaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères

en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 19 : 59 - 86.

BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2010. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères du Parc Naturel Régional de Millevaches en Limousin. Espèces contactées, niveaux d'activité comparés dans les habitats inventoriés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport 41 pp.

BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2017. Etude écologique des chiroptères forestiers du Limousin. Partie 2 : Stratification verticale de l'activité de chasse. Premiers résultats : période 2014-2017. GMHL, Limoges. Rapport 24 pp.

BARATAUD, M., S. GIOSA, J. GRANDADAM & J. JEMIN. 2016. Diversité des chiroptères dans les peuplements forestiers du Limousin (France). *Le Vespère* 6 : 397-429.

BARATAUD, M., S. GIOSA, G. ISSARTEL, J. JEMIN, M. LESTY & J-P. FIARD. 2017. Forêts tropicales insulaires et chiroptères : le cas de la Martinique (Petites Antilles – France). *Le Vespère* 7 : 411-457.

BOONMAN, M . 1996. Monitoring bats on their hunting grounds. *Myotis* 34 : 17-25.
Camprodon J., D. Guixé & C. Flaquer. 2009. Efecto de la gestion forestal sobre los quiropteros en hayedos de Catalunya. *Galemys* 21: 195–215.

DAJOZ, R. 1998. *Les insectes et la forêt.* Tec & Doc éd. 594 pp.

DE JONG , J. 1995. Habitat use and species richness of bats in a patchy landscape. *Acta Theriol.* 40 (3) : 237-248.

ESTRADA-VILLEGAS, S., C.F.J. MEYER & E.K.V. KALKO. 2010. Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation* 143: 597–608.

FAUVEL, B., T. DARNIS & L. TILLON. 2014. Le SM2bat, un outil d'avenir à condition de définir rapidement une méthodologie ! *L'Envol des Chiro* 16 : 14-15.

FUHRMANN, M., C. SCHREIBER & J. TAUCHERT. 2002. Telemetrische Untersuchungen an Bechsteinfledermäusen (*Myotis bechsteinii*) und Kleinen Abendseglern (*Nyctalus leisleri*) im Oberurseler Stadtwald und Umgebung (Hochtaunuskreis). In : *Ökologie, Wanderrungen und Genetik von Fledermäusen in Waldern – Untersuchungen als Grundlage für den Fledermausschutz*, Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz, Bundesamt für Naturschutz, Bonn, p. 131-140.

GULDIN J.M., W.H. EMMINGHAM, S.A. CARTER & D.A. SAUGEY. 2007. Silvicultural practices and management of habitat for bats. pp. 177–205. In: LACKI, M.J., J.P. HAYES & A. KURTA. *Bats in forests*. Conservation and management. John Hopkins University Press. 329 pp.

HAYES, J.P. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy* 78 (2) : 514-524.

HAYES, J.P. & S.C. LOEB. 2007. The influences of forest management on bats in North America, pp. 207-235. In: LACKI, M.J., J.P. HAYES & A. KURTA. *Bats in forests*. Conservation and management. John Hopkins University Press. 329 pp.

JAY, M. 2018. Identification acoustique automatique des chiroptères européens. Quelle efficacité du logiciel SonoChiro® ? *Plume de Naturalistes* 2 : 99-118.

KERTH, G., M. WAGNER & B. KÖNIG. 2001. Roosting together, foraging apart : information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioral Ecology Sociobiology* 50 : 283-291.

LACKI, M.J., S.K. AMELON & M.D. BAKER. 2007. Foraging ecology of bats in forests, pp. 83-127. In: LACKI, M.J., J.P. HAYES & A. KURTA. *Bats in forests*. Conservation and management. John Hopkins University Press. 329 pp.

LUČAN, R.K., M. ANDREAS, P. BENDA, T. BARTONIČKA, T. BŘEZINOVÁ, A. HOFFMANNOVÁ, Š. HULOVÁ, P. HULVA, J. NECKÁŘOVÁ, A. REITER, T. SVAČINA, M. ŠÁLEK & I. HORÁČEK. 2009. Alcaholic Bat (*Myotis alcathoe*) in the Czech Republic: Distributional Status, Roosting and Feeding Ecology. *Acta Chiropterologica* 11(1): 61-69.

LÜTTMANN, J., M. WEISHAAR & B. GESSNER, UNTER MITARBEIT VON M. FUHRMANN UND JENS TAUCHERT (GELÄNDE 2001). 2003. Nächtliche Aufenthaltsgebiete und Jagdverhalten von Kolonien der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) im Gutland. *Dendrocopos* 30 : 17-27.

MCCUNE B. & M.J. MEFFORD. 2005. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 5.0 , MjM Software, Glendale Beach, Oregon.

MEHR, M., R. BRANDL, T. KNEIB & J. MÜLLER. 2012. The effect of bark beetle infestation and salvage logging on bat activity in a National Park. *Biodiversity and Conservation* 21 (11): 2775–2786.

MESCHÉDE, A. & K.-G. KELLER. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16. 248 pp.

MOESCHLER, P. & J.D. BLANT. 1990. Recherches appliquées à la protection des chiroptères. 3) Bioévaluation de structures paysagères à l'aide de chauves-souris en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 7 : 19-28.

PAULI, B.P., P.A. ZOLLNER, G.S. HAULTON, G. SHAO & G. SHAO. 2015. The simulated effects of timber harvest on suitable habi-

tat for Indiana and Northern Long-Eared bats. *Ecosphere* 6 (4): art58. doi:10.1890/ES14-00336.1.

SCHOFIELD, H.W. & C.J. MORRIS. 2000. Ranging behaviour and habitat preferences of females Bechstein's bat, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818), in summer. The Vincent Wildlife Trust. Report 26 pp.

SIEMERS, B.M. & H.U. SCHNITZLER 2000. Natterer's bat (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) hawks for prey close to vegetation using echolocation signals with very broad bandwidth. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 47: 400-412.

SMITH, T.L. 2006. A small scale study into the foraging habitat selection of *Myotis* and *Pipistrellus* spp. along the Forth & Clyde Canal, Scotland. BaTML Publications 3: 2-18.

TILLON, L. 2001. Impact de la tempête du 26 décembre 1999 sur la forêt domaniale de Rambouillet. Exemple des Chiroptères. *Revue Forestière Française* 53: 83-90.

VAUGHAN, N., JONES G. & HARRIS. 1997. Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of broad-band acoustic method. *Journal of Applied Ecology* 34 : 716-730.

WALSH, A.L. & B.A. MAYLE. 1991. Bat activity in different habitats in a mixed lowland

woodland. *Myotis* 29 : 97-104.

WOLZ, I. 1992. Zür Ökologie des Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). Erlangung des Doktorgrades. Naturwissenschaftlichen Fakultäten des Friedrich-Alexander-Universität. 136 pp.

WOLZ, I. 1993A. Untersuchungen zur Nachweisbarkeit von Beutetierfragmenten im Kot von *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). *Myotis* 31: 5-25.

WOLZ, I. 1993B. Das Beutespektrum der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818), Ermittelt aus Kotanalysen. *Myotis* 31: 27-68.



Remerciements

Merci au PNR de Millevaches d'avoir suscité cette étude, sur des crédits de l'Agence de l'eau Loire-Bretagne.

Merci à Christian Maliverney ([galerie](#)), François Schwaab et Erwann Thépaut pour leurs photos.

Pour citer cet article :

BARATAUD, M. et al. 2019. Différences d'activité de chasse des chiroptères entre forêts feuillues jeunes et matures du PNR de Millevaches en Limousin. *Plume de Naturalistes* 3 : 175-194.

ISSN 2607-0510

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes :
www.plume-de-naturalistes.fr