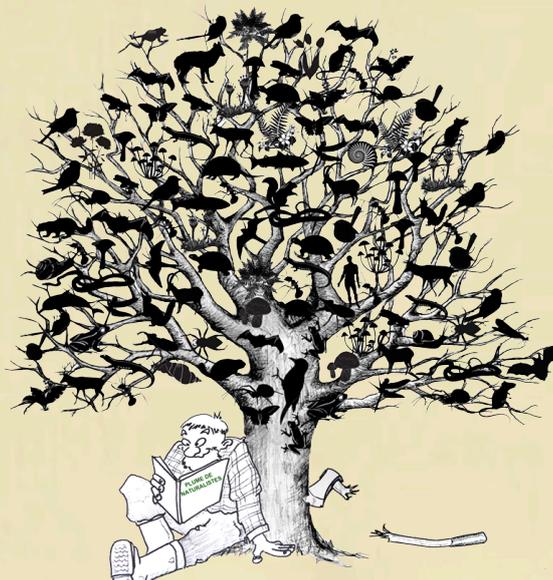


numéro 5
2021

Plumme de



Revue pour la libre expression des connaissances en sciences naturelles





Equipe éditoriale

Michel BARATAUD, Gaëlle CAUBLOT, Frédéric CHICHE, Jean-François CORNUET, Jean-François DESMET, Ondine FILIPPI-CODACCIONI, Philippe GRIMONPREZ, Roland JAMAULT, Véronique JORLAND, Marie LE ROUX.

Ont contribué à ce numéro :

• Textes :

Julien BARATAUD, Michel BARATAUD, Laurent BARTHE, Mathilde BÉGUIN, Maxime BELAUD, Jean-Michel CATIL, Jade CAZANAS, Nathalie CHARBONNEL, Alice CHÉRON, Norbert DELMAS, Tanguy DAUFRESNE, Ondine FILIPPI-CODACCIONI, Maxime GALAN, Laurent GAYRAL, Christophe GILLES, Sylvie GIOSSA, Corentin GOISLOT, Natacha GRIFFAUT, Emilien JOMAT, Moea LARTIGAU, Anthony LE NOZAHIC, Bruno LE ROUX, Maxime LEUCHTMANN, David PINAUD, Sylvain PIRY, Jean-Pierre POMPIDOR, Dominique PONTIER, Yoann PRIOUL, Frédéric SALGUES, Pascal TARTARY, Oriane TOURNAYRE, Marine TRILLAT, Patrick TRIPLET, Jean-Do. VRIGNAULT, Philippe XÉRIDAT.

• Illustrations :

David AUPERMANN, Julien BARATAUD, Michel BARATAUD, Maxime BELAUD, Pascal BELLION, Marie-Madeleine BOURLEYRE, Clarisse BROUSTET, Jade CAZANAS, Jean-François CORNUET, Christian COUARTOU, Jérémy DECHARTRE, Jean-François DESMET, Georges EROME, Pascal ETIENNE, Ondine FILIPPI-CODACCIONI, Alain FREYTET, Laurent GAYRAL, Christophe GILLES, Rémy GRIGNON, Philippe GRIMONPREZ, Robert HAINARD, Michel JAY, Jean-Michel LECAT, Maxime LEUCHTMANN, Christian MALIVERNEY, Christophe MICHEL, Angélique MOREAU, Ouest Am', Jean-Pierre POMPIDOR, Aurélia POURRIAU, Sally ROSE, Frédéric SALGUES, Erwann THEPAUD, Patrick TRIPLET.

L'ESPRIT DE LA REVUE

Plume de Naturalistes est une revue francophone libre, participative et gratuite, ouverte à tous les thèmes des sciences de la Vie et de la Terre, et toutes les formes d'expression (article, essai, expression artistique...).

L'objectif de la revue est d'aller à la rencontre des personnes et structures produisant des études naturalistes restant souvent à l'état de rapport interne, pour proposer une diffusion sur le support de leur choix (une liste des revues existantes est proposée sur le site plume-de-naturalistes.fr) ; le but de Plume de Naturalistes n'est pas son propre succès mais l'incitation à la diffusion des connaissances.

Habitée du principe que la diffusion de la connaissance appartient à ceux qui la produisent, l'équipe éditoriale est accessible à tous les auteurs motivés par la gestion de la revue. Les auteurs de manuscrits sont libres du choix de leurs relecteurs, ces derniers s'engageant à être des conseillers respectueux et non des censeurs arrogants.

Le choix final de la publication d'un manuscrit appartient à son auteur, puisque la revue ne défend pas sa propre réputation selon une norme imposée, mais se veut le reflet de la disparité du monde naturaliste, chaque auteur assumant la responsabilité de ses écrits et chaque lecteur étant invité à exercer ses capacités de libre arbitre.

Michel BARATAUD et Sylvie GIOSA

Activité de chasse des chiroptères forestiers, comparée entre sol et canopée. **p. 1**

Orianne TOURNAYRE et al.

Au menu du Grand rhinolophe dans l'Ouest de la France : un plat principal et ses accompagnements au gré des paysages, de ses besoins énergétiques et de la phénologie des proies. **p. 39**

Maxime BELAUD et al.

Amélioration de la méthode de suivi du Chat forestier (*Felis silvestris silvestris*) Schreber, 1775 par la méthode des appâts olfactifs à base de Valériane : application à la population de la Montagne noire (Tarn, Aude). **p. 61**

Julien BARATAUD

Identification acoustique des espèces françaises du genre *Rhacocleis* Fieber, 1853 (Orthoptera, Tettigoniidae). Mise à jour 2021. **p. 77**

Corentin GOISLOT

Mortalité des chiroptères induite par les éoliennes dans le nord-ouest de la France : nombre de cas et distribution spatiotemporelle des espèces concernées. **p. 101**

Jean-Do VRIGNAULT & M. BARATAUD

Comportement acoustique de *Pipistrellus kuhlii* sur l'île de Crête (Grèce) ; utilisation de la FM sigmoïde en action de chasse. **p. 129**

Hans KREUSLER

C'est quoi, le bois de haute valeur ? **p. 139**

Ondine FILIPPI-CODACCIONI et al.

Transparence écologique des ouvrages d'art de la LGV Paris-Bordeaux pour les chauves-souris : résultats de cinq années d'études. **p. 147**

Christophe GILLES

Le Chacal doré en Haute-Savoie : premiers résultats d'étude sur le rythme d'activité de *Canis aureus* et sur ses possibles interactions avec *Vulpes vulpes*. **p. 167**

Jade CAZANAS et Patrick TRIPLET

Analyse des comportements alimentaires du Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) en période de reproduction. **p. 177**

Jade CAZANAS et Patrick TRIPLET

Les comportements agonistiques du Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) en période de reproduction. **p. 183**

À DÉCOUVRIR
également
dans ce numéro :

Moments nature p. 195

Plume de poète p. 209

La nature en littérature
p. 217

La nature en musique
p. 223

Activité de chasse des chiroptères forestiers, comparée entre sol et canopée.

Par **Michel BARATAUD** (michel.barataud1@orange.fr)
Sylvie GIOSA ; GMHL ; Pôle Nature Limousin,
ZA du Moulin Cheyroux - 87700 Aixe-sur-Vienne
(gmhl@gmhl.asso.fr)

Mots-clés : détecteur d'ultrasons,
écologie trophique, chauves-souris,
chênaie-hêtraie, Limousin.

Résumé

De 2014 à 2020, durant la période entre mi-mai et mi-août, des relevés acoustiques ont été réalisés en simultané entre sol et canopée dans les forêts feuillues limousines (Massif Central, France), sur 44 sites totalisant 660 h d'écoute. Il en ressort que l'activité de chasse des chiroptères est en moyenne plus forte au sol (63 %) qu'en canopée. Les différences intra et inter-spécifiques sont analysées à l'échelle globale, puis à l'échelle des stations d'écoute. La variabilité en fonction de la saison, puis des structures et écotones forestiers, est présentée. Pour plusieurs espèces de lisières, les préférences pour la strate haute sont nettes et confirment l'utilisation de la canopée comme une vaste lisière horizontale ; au sein de cette guild, *P. pipistrellus* et *E. serotinus* chassent aussi en sous-bois. Les espèces intra-forestières, liées au feuillage, montrent une activité entre strates très influencée par des variables comportementales (type de sonar, mode de chasse), alimentaires (abondance ponctuelle

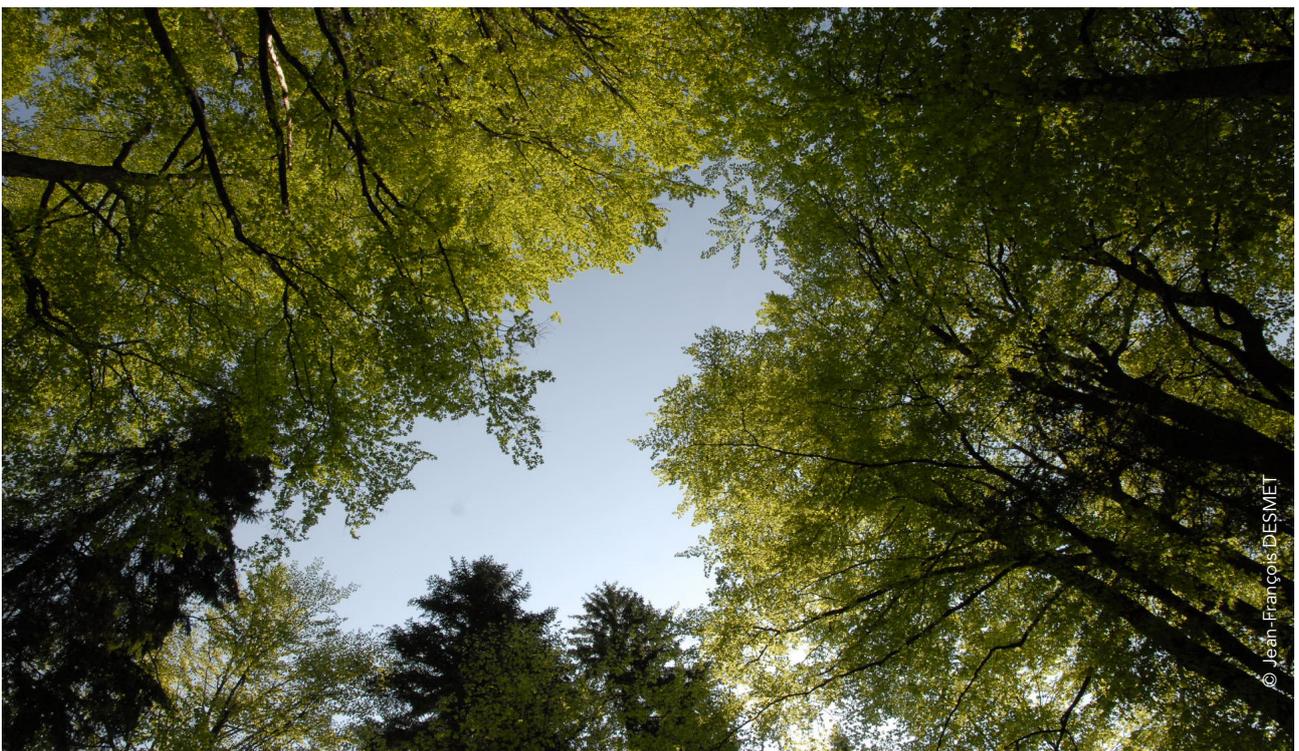


de proies), structurelles (stratification de la végétation, présence d'écotones humides), voire sociales (compétition interspécifique). La plupart ne semblent pas liées à une strate exclusive, sauf pour les couples *P. auritus* / *P. austriacus*, et *M. mystacinus* / *M. alcathoe*, pour lesquels une ségrégation de niche écologique est probable. Pour l'ensemble des chiroptères étudiés, une plus forte activité a été observée d'une part en mai, expliquée par un effet thermique positif et le développement du feuillage, et d'autre part après mi-juillet, en raison de la fraîcheur et de l'humidité plus accentuées en forêt, facteurs jugés favorables aux espèces proies. La Grande sauterelle verte semble former des chœurs en canopée, phénomène inédit pouvant correspondre à une stratégie anti prédation.

Abstract

Hunting activity of bats in caducifolious forests of Limousin (Massif Central, France), has been monitored simultaneously at two levels (ground and canopy) between May and August

during seven years (44 sites, 660 hours). The 25 species contacted are more active at ground level (63 %) than at canopy level, but differences according to species, season and count points are noticed. *P. nathusii*, *P. kuhlii*, *H. savii*, *M. alcathoe* and *P. austriacus* are more active at canopy level; *P. pipistrellus*, *P. auritus*, *M. myotis* and *M. bechsteinii* are more active at ground level; *R. hipposideros*, *M. brandtii*, *M. mystacinus* and *M. nattereri* seem to have no preference, the latter showing a highly specialized sonar which permits to hunt in sub optimal forests, avoiding competition. The ecology niches of the two species of *Plecotus* are investigated; differences are based on vertical stratus, hunting behaviour and echolocation signals. Competition between *M. mystacinus* and *M. alcathoe* is avoided in forest dry parts thanks to differences in vertical stratus. The global activity in forest is higher in early Spring and mid Summer, probably in relation with thermic conditions. In Summer, the males of the bush-cricket *Tettigonia viridissima* form chorus in canopy, to limit predation by gleaning bats.



Introduction

Les chiroptères forment un groupe diversifié d'espèces aux régimes insectivores plus ou moins spécialisés. Différentes adaptations les conduisent à se répartir les différentes strates aériennes et structures d'habitats au sein d'un paysage. Ainsi, la richesse spécifique des chiroptères en chasse sur un site donné est révélatrice de la qualité trophique ponctuelle du ou des habitats présents. Parmi les 43 espèces de chiroptères présentes en Europe, 38 utilisent la forêt pour tout ou partie de leur cycle vital (MESCHÉDE & KELLER, 2003).

Les chiroptères européens ont fait l'objet de plusieurs études, comparant leur richesse spécifique et leur niveau d'activité selon la structure et la composition des peuplements arborés, en lien avec le mode de gestion (ARCHAUX *et al.*, 2013 ; BARATAUD *et al.*, 2016 ; BAS & BAS, 2011 ; CAMPRODON *et al.*, 2009 ; JUNG *et al.*, 2012 ; KUSCH *et al.*, 2004 ; TILLON, 2015). Toutefois, la manière dont ces espèces de chiroptères se répartissent éventuellement les strates forestières entre le niveau du sol et celui de la canopée n'a fait l'objet que de quelques études souvent ponctuelles, et ne permettant pas une identification de tous les taxons notamment au sein du genre *Myotis*, riche en espèces à l'écologie diversifiée (COLLINS & JONES, 2009 ; DUBOS, 2016 ; GRANDJEAN, 2011 ; RIEGER & NAGEL, 2007). Dans le cadre de son programme d'études acoustiques sur les chiroptères forestiers du Limousin (**Tableau 1**) débuté en 2011, le GMHL s'est fixé pour objectif de mieux comprendre comment chaque espèce organise son activité de chasse en forêt, en fonction de différentes variables écologiques (relations prédateurs-proies, structuration et composition du milieu forestier...) ou abiotiques (saison, météo...). Entre 2014 et 2020, chaque année, des sites forestiers

ont été inventoriés acoustiquement avec des détecteurs d'ultrasons. Deux observateurs mesuraient, en un même point projeté et simultanément, l'activité de chaque espèce au sol et en canopée. L'objectif était d'appréhender les éventuelles différences qualitatives et/ou quantitatives de l'activité de chasse entre ces deux strates, puis d'en tirer des conclusions sur l'écologie des espèces. Les enseignements attendus de cette étude visaient également une application pratique concernant les types de gestion sylvicole : s'il existait chez les chiroptères des micro niches écologiques liées aux différentes strates, cela renforcerait la corrélation positive entre la structuration des peuplements forestiers et leur biodiversité.

Méthode et matériel

Phase de sélection des sites et des stations

Sélection des sites (n = 44) : afin de contacter un maximum d'espèces durant les relevés, les sites ont été sélectionnés en fonction des conditions optimales ressortant de nos études antérieures sur l'ensemble des peuplements forestiers de la région Limousin (BARATAUD *et al.* 2016) : essences feuillues indigènes ou peuplements mixtes dont la proportion de résineux exogènes est inférieure à 50 % ; peuplements matures à âgés sur sol frais (versants nord-ouest à sud-est). Les sites inventoriés étaient majoritairement des futaies irrégulières de feuillus autochtones (57 % du temps d'écoute total), âgées de 80 à 100 ans (64,3 % du temps d'écoute), appartenant à plusieurs contextes biogéographiques : gorges de la Dordogne et affluents ; Plateau de Millevaches, secteur Guéret-Bourgageuf-

Tableau 1.

Liste des espèces de chiroptères présentes en Limousin et contactées durant l'étude, avec leurs statuts écologique et communautaire. (X) = spécialiste forestière partielle.

Nom latin	Nom français	Habitat type	Annexe II Directive Habitats	Spécialiste forestière	Présence sur sites étudiés
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Grand rhinolophe	forêts feuillues, bocage	X	X	X
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Petit rhinolophe	forêts feuillues, bocage	X	X	X
<i>Rhinolophus euryale</i>	Rhinolophe euryale	forêts feuillues, bocage	X	X	X
<i>Myotis daubentonii</i>	Murin de Daubenton	rivières & étangs, forêt feuillues		(X)	X
<i>Myotis brandtii</i>	Murin de Brandt	forêt, bocage		X	X
<i>Myotis mystacinus</i>	Murin à moustaches	forêt, bocage		X	X
<i>Myotis alcaethoe</i>	Murin d'Alcaethoe	forêt, bocage		X	X
<i>Myotis emarginatus</i>	Murin à oreilles échancrées	forêts feuillues, bocage	X	X	X
<i>Myotis nattereri</i>	Murin de Natterer	forêt, bocage		X	X
<i>Myotis bechsteinii</i>	Murin de Bechstein	forêts feuillues, bocage	X	X	X
<i>Myotis myotis</i>	Grand murin	forêts feuillues, bocage	X	X	X
<i>Myotis blythii</i>	Petit murin	prairies hautes, ourlets forestiers	X		
<i>Nyctalus noctula</i>	Noctule commune	forêts feuillues, bocage, vallées		(X)	X
<i>Nyctalus leisleri</i>	Noctule de Leisler	forêt, bocage		(X)	X
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	Grande noctule	forêt, bocage, vallées, étangs		(X)	X
<i>Eptesicus serotinus</i>	Sérotine commune	forêt, bocage		(X)	X
<i>Vespertilio murinus</i>	Sérotine bicolore	étendues d'eau, lisières boisées			X
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Pipistrelle commune	tous milieux (forêt)		(X)	X
<i>Pipistrellus nathusii</i>	Pipistrelle de Nathusius	étendues d'eau, lisières boisées		(X)	X
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	Pipistrelle de Kuhl	tous milieux (forêt)		(X)	X
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	Pipistrelle soprano	milieux riverains (forêt)		(X)	X
<i>Hypsugo savii</i>	Vespère de Savi	milieux rocheux et boisés			X
<i>Plecotus auritus</i>	Oreillard roux	forêts feuillues, bocage		X	X
<i>Plecotus austriacus</i>	Oreillard gris	forêts feuillues, bocage		X	X
<i>Barbastella barbastellus</i>	Barbastelle	forêts feuillues, bocage	X	X	X
<i>Miniopterus schreibersii</i>	Minioptère de Schreibers	forêts feuillues, vallées	X	(X)	X
Total	26		9	13 (10)	25

Aubusson, Monts d'Ambazac, bocages semi-ouverts ouest et nord, massifs sur substrat basique particulier (gabbro et écolite).

Sélection des stations (n = 242) : un à trois points d'écoute étaient sélectionnés sur chaque site. Sur chaque point se trouvaient deux stations (volume de perception d'un microphone), l'une au sol

et l'autre en canopée, avec un décalage vertical de 11,5 à 28 mètres (médiane = 20 m) selon la hauteur du peuplement, et un décalage horizontal de quelques mètres pour éviter les doubles contacts (la distance réelle entre les deux micros était ainsi de 16 à 28 m, médiane = 22,5 m). Afin de cibler les chiroptères spécialistes du sous-bois, la variabilité des écotones

intra-forestiers (sous-bois clairs ou denses, clairières et tunnels sous canopée, trouées) entre stations sur un même site était négligée, au profit du cœur de parcelle sans écotone (77,6 % du temps d'écoute). Les points d'écoute sont éloignés les uns des autres d'au moins 100 mètres.

Matériel utilisé

Les détecteurs utilisés étaient des 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 x 10 (analyses auditive et informatique ultérieures) et d'une carte mémoire CF intégrée pour les enregistrements. Les écoutes en canopée étaient réalisées depuis le sol grâce à un câble rallonge de 30 m. Le microphone de canopée était issu

au moyen d'une cordelette, disposée sur une haute branche 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), et une canne avec moulinet de lancer et tresse de 28 100^e mm (Figure 1). Les deux microphones, directionnels, étaient positionnés avec un angle moyen de 20° par rapport à l'horizontale, dans des directions opposées pour limiter la redondance des contacts. Le profil d'enregistrement comprenait les éléments suivants : format .wave, fréquence d'échantillonnage de 384 kHz, résolution 16 bits ; mémoire tampon de deux secondes ; clôture manuelle de l'enregistrement ; stockage immédiat sur carte CF. L'analyse informatique des sons était réalisée grâce au logiciel BatSound (Pettersson Elektronik AB).

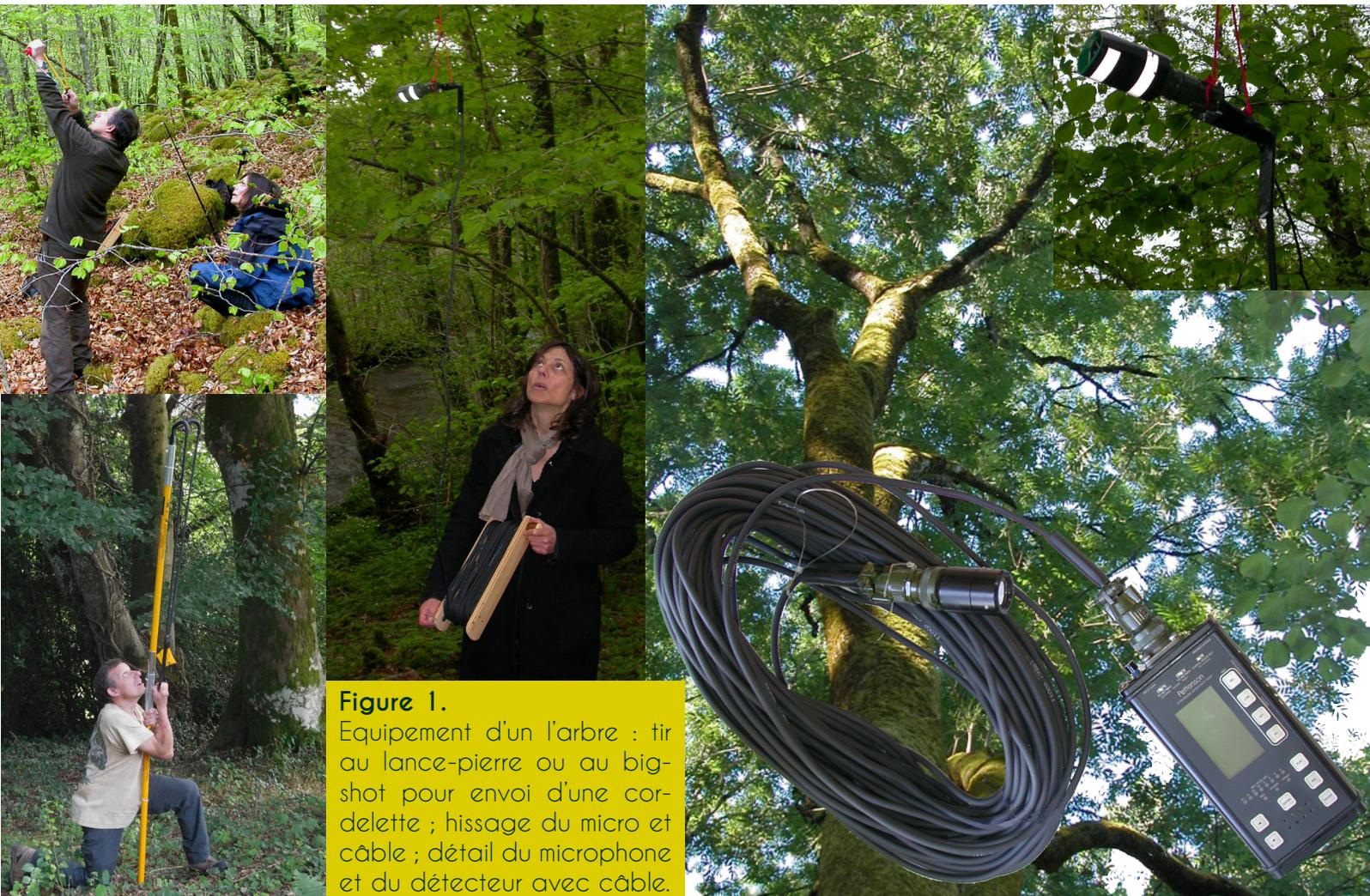


Figure 1. Equipement d'un l'arbre : tir au lance-pierre ou au big-shot pour envoi d'une cordelette ; hissage du micro et câble ; détail du microphone et du détecteur avec câble.



Collecte des données acoustiques ; identification des espèces

La méthode utilisée était la détection active (détecteur manipulé par l'observateur). Elle permet, grâce à l'analyse auditive et informatique des signaux sonar émis en vol par les chiroptères, d'identifier les espèces et de quantifier leur activité dans un but de bio évaluation des habitats fréquentés (BARATAUD, 2020).

La saison de terrain s'étendait de mi-mai à mi-août. Les relevés débutaient au crépuscule et se déroulaient au cours des quatre premières heures de la nuit (3h d'écoute par station, plus d'éventuels temps de déplacement entre points d'écoute).

L'identification des taxons a été réalisée selon la méthode d'écologie acoustique (BARATAUD, 2020). Les espèces dont l'identification fiable est possible en hétérodyne étaient identifiées en direct par l'observateur. Pour les cas d'identification plus complexes, notamment toutes les séquences en fréquence modulée (FM) correspondant majoritairement aux genres *Myotis* et *Plecotus*, les séquences complètes (pour une comptabilité précise du nombre de contacts, et pour optimiser l'identification grâce à d'éventuelles variations comportementales) étaient enregistrées en hautes fréquences (FFT) pour analyse ultérieure. Elles étaient toutes identifiées (analyses auditive et informatique) par une même personne (MB) pour éviter un biais « observateur », avant d'être intégrées dans la base de données (98 % des contacts sont classés « certain », 1,7 % « probable »). Pour les séquences enregistrées au milieu du feuillage de la canopée, une adaptation de certains critères de la clé d'identification des espèces de *Myotis* a été nécessaire. En effet, la réverbération des signaux dans le feuillage génère des artefacts comme des faux claquements finaux, un brouillage de l'image sur spectrogramme, etc. ; l'ajustement des critères habituels a été possible grâce aux contacts redondants (comparaison de deux séquences provenant d'un même individu, enregistrées en simultané depuis le sol et depuis la canopée).

Quantification de l'activité

La méthode de mesure de l'activité est 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. Cette méthode est très sensible

pour exprimer des variations de l'activité ; sa sensibilité aux biais de la détection a été corrigée ici au niveau de la collecte (uniformisation du matériel, de la méthode, de l'expérience des deux observateurs) et du traitement des données (validation de l'identification par un seul observateur, utilisation des coefficients de pondération de la disparité d'intensité d'émission entre espèces). Le type d'activité était précisé : chasse (présence de phase de capture ou d'un rythme typique de recherche de proies), transit (rythmes témoignant d'une recherche passive d'obstacles) ou social (signaux de communication intra-spécifique). Les contacts comptabilisés concernaient les signaux sonar (chasse ou transit) ; les cris sociaux sans signaux sonar simultanés n'étaient pris en compte que lors d'émissions ponctuelles (cris agonistiques liés à la densité de proies disponibles) ; les émissions continues de cris sociaux (chants de mâles concernant l'activité territoriale et sexuelle) n'étaient pas comptabilisées.

Les deux observateurs, assis au sol côte-à-côte, communiquaient lors de la réception d'un contact pour noter la présence ou l'absence de redondance (contact provenant d'un même individu, capté simultanément par les deux microphones). Les enregistrements, légendés à la seconde près, permettaient de préciser si la redondance était réelle (comparaison des phases rythmiques) et si elle était totale ou partielle (comparaison des durées). Ces contacts redondants étaient supprimés lors des calculs de l'activité dans chacune des deux strates. La redondance d'un contact dépend principalement de l'intensité d'émission des signaux (les signaux intenses des Noctules et des Sérotines, audibles à plus de 50 m, sont souvent redondants quel que soit le positionnement de l'individu par rapport aux deux microphones) ; pour les espèces

dont le sonar est d'une intensité moyenne à faible (*Barbastella*, *Myotis*, *Pipistrellus*, *Plecotus*), une redondance indique avec une bonne probabilité que le chiroptère se situe dans la strate intermédiaire entre les deux microphones. La redondance est aussi dépendante de la distance entre les deux microphones et de leurs orientations plus ou moins opposées (les microphones utilisés étant directionnels). Mais le degré d'encombrement végétal de la strate intermédiaire entre sol et canopée est également un facteur d'influence ; les stations à sous-bois clair occasionnaient une redondance plus forte que celles où les deux microphones étaient séparés par un écran de feuillage dense.

L'intensité des émissions sonar est différente selon les espèces, ce qui empêche la comparaison de leurs indices d'activité (nombre de contacts/heure) respectifs. Afin de pondérer cette disparité, nous utilisons un coefficient de détectabilité (BARATAUD, 2020), corrélé à la distance de perception de chaque espèce évoluant en milieu forestier (**Tableau 2**). Ces coefficients étaient appliqués aux contacts bruts pour permettre une comparaison des espèces ou des groupes d'espèces entre eux. Les signaux sonar d'Oreillard variant en intensité selon leur comportement et l'ouverture du milieu, le coefficient de détectabilité varie par conséquent de 1,25 à 5.

Exploitation des données

- indices d'activité : ils s'expriment toujours en nombre de contacts pondérés (sauf mention « contact brut ») par heure ;
- densité d'utilisation des strates forestières : indice d'activité de chaque espèce, au sol et en canopée, à l'échelle de la région (l'unité d'échantillonnage est alors l'ensemble

des sites prospectés) ; les contacts redondants ont été éliminés du jeu de données pour le calcul de l'activité par strates ;

- variabilité stationnelle : indice d'activité de chaque espèce, au sol et en canopée, calculé à l'échelle de chaque station (cette dernière étant l'unité d'échantillonnage) ; les indices stationnels ont été ensuite exploités sous forme de boîtes à moustaches (LE GUEN, 2002) réalisées grâce au logiciel Excel (Microsoft™) avec 1^{er} et 3^e quartiles, médiane, minimum et maximum ; les contacts redondants ont été éliminés du jeu de données pour le calcul de l'activité par strates.

Résultats et commentaires

Sites et espèces

Les résultats portent sur 660 h 10' d'écoute, réparties sur 44 sites totalisant 242 stations (121 au sol ; 121 en canopée). La répartition actuelle des sites inventoriés entre 2014 et 2020 est centrée sur les secteurs les plus boisés dans la région (**Figure 2**) ; un effort particulier a concerné le centre de la Creuse, ce département souffrant d'une carence d'inventaires (base de données du GMHL, non publié). La pression d'écoute est très variable d'un site à l'autre, ce qui n'est pas considéré comme un biais, l'objectif n'étant pas de comparer les sites entre eux, mais de déduire des tendances globales à partir de l'ensemble des relevés. Sept sites cumulent un temps d'écoute important (**Tableau 3**) grâce à leur intégration dans le programme de suivi temporel des chiroptères forestiers réalisé entre 2014 et 2016 (BARATAUD *et al.*, 2017). Les indices d'activité par site, toutes espèces confondues, montrent une absence de tendance entre le temps d'écoute (toujours supérieur ou égal à quatre heures) et le niveau d'activité de chasse.

Vingt-cinq espèces ont été contactées, certaines sur un grand nombre de sites, et d'autres de façon plus anecdotique (**Tableau 4**). Certaines se rencontrent surtout dans l'est ou le sud de la Corrèze (*H. savii*, *M. schreibersii*, *R. euryale*, *R. ferrumequinum*, *V. murinus*) ; d'autres sont rares et/ou peut-être non sédentaires dans la région (*P. nathusii*, *P. pygmaeus*). *M. daubentonii* est peu fréquent en forêt : son habitat de chasse spécialisé est la surface des eaux calmes.

La richesse spécifique moyenne par site est de 10 espèces ; elle dépend

Tableau 2.

Liste des espèces de chiroptères avec leur distance de détection (en mètres) et le coefficient de détectabilité qui en découle.

Intensité d'émission	Espèces	distance détection (m)	coefficient détectabilité
très faible à faible	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	5	5,00
	<i>Plecotus</i> spp (durée < 4 ms)	5	5,00
	<i>Myotis emarginatus</i>	8	3,13
	<i>Myotis nattereri</i>	8	3,13
	<i>Rhinolophus ferr/eur/meh.</i>	10	2,50
	<i>Myotis alcathoe</i>	10	2,50
	<i>Myotis mystacinus</i>	10	2,50
	<i>Myotis brandtii</i>	10	2,50
	<i>Myotis daubentonii</i>	10	2,50
	<i>Myotis bechsteinii</i>	10	2,50
	<i>Barbastella barbastellus</i>	15	1,67
	<i>Myotis oxygnathus</i>	15	1,67
	<i>Myotis myotis</i>	15	1,67
moyenne	<i>Plecotus</i> spp (durée 4 à 6 ms)	20	1,25
	<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	25	1,00
	<i>Miniopterus schreibersii</i>	25	1,00
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	25	1,00
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	25	1,00
	<i>Pipistrellus nathusii</i>	25	1,00
forte	<i>Hypsugo savii</i>	30	0,83
	<i>Eptesicus serotinus</i>	30	0,83
très forte	<i>Eptesicus nilssonii</i>	50	0,50
	<i>Eptesicus isabellinus</i>	50	0,50
	<i>Vespertilio murinus</i>	50	0,50
	<i>Nyctalus leisleri</i>	80	0,31
	<i>Nyctalus noctula</i>	100	0,25
	<i>Tadarida teniotis</i>	150	0,17
	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	150	0,17

principalement du temps d'écoute consacré à un site (**Figure 3**), mais aussi de son contexte global (taille, contexte et qualité du massif forestier). Le site de Vieille Eglise à St-Pantaléon-de-Lapleau (19) cumule à la fois le vaste contexte des Gorges de la Dordogne essentiellement boisé en feuillus, une forte naturalité (peuplement ancien non perturbé depuis plus d'un siècle) et une protection forte et durable (propriété du CEN Limousin,

mise en réserve forestière) ; il accueille 23 espèces en chasse sur les 26 que compte le Limousin, et chaque soirée de 6 heures d'écoute révèle 16 à 18 espèces donnant 600 à 1500 contacts, ce qui constitue un record. Le deuxième site le plus riche, avec 20 espèces, est celui de Grands Bois (Chamberaud ; 23), sur des parcelles anciennes non perturbées depuis au moins 120 ans.

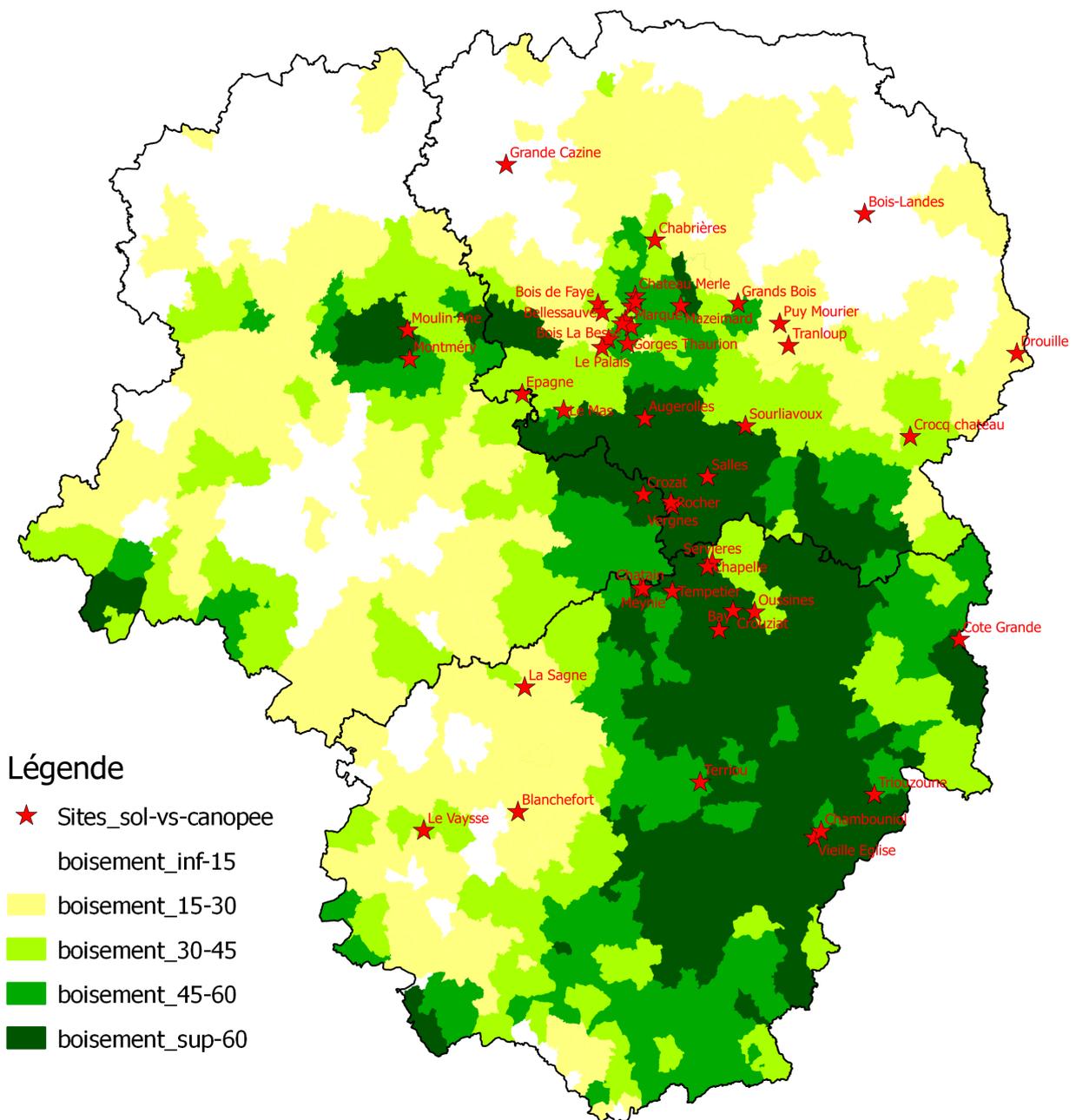


Figure 2. Répartition des sites d'étude en Limousin, sur fond de taux de boisement selon un découpage communal.

Tableau 3.

Informations sur les sites inventoriés. Sur chaque site le nombre de stations d'écoute (sol + canopée) est indiqué ; le temps d'écoute est segmenté en tranches de cinq minutes ; les contacts pondérés (contact brut x coefficient de détectabilité) corrigent la disparité d'intensité d'émission entre espèces et comportements acoustiques ; l'activité pondérée (toutes espèces) est calculée en nombre de contacts par heure.

Dép.	Communes	Sites	N. stations d'écoute (sol + canopée)	N. tranches 5'	N. contacts pondérés	Activité pondérée	N. espèces	% diversité spécifique
19	Lacelle	Puy de La Meynie	12	192	607,0	37,9	9	36,0%
19	Lagraulière	Forêt de Blanchefort	2	48	186,9	46,7	8	32,0%
19	Meilhards	La Sagne	4	48	77,9	19,5	6	24,0%
19	Pérols-sur-Vézère	Montagne de Bay	4	72	256,9	42,8	9	36,0%
19	Saint-Etienne-aux-Clos	La Côte Grande	6	72	50,8	8,5	9	36,0%
19	Saint-Merd-les-Oussines	Crouziat	4	72	223,0	37,2	8	32,0%
19	Saint-Merd-les-Oussines	Oussines ; Grand Bois	4	72	79,9	13,3	4	16,0%
19	Saint-Pantaléon-de-Lapleau	Moulin de Chambouniol	4	48	119,5	29,9	5	20,0%
19	Saint-Pantaléon-de-Lapleau	Vieille Eglise	10	936	7865,6	100,8	23	92,0%
19	Sérandon	Barrage Triouzoune	4	60	213,1	42,6	10	40,0%
19	Tarnac	Bois de Tempétier	12	192	518,9	32,4	11	44,0%
19	Tarnac	La Chapelle	12	192	854,5	53,4	11	44,0%
19	Vignols	Le Vaysse	6	48	328,6	82,2	7	28,0%
19	Vitrac-sur-Montane	Terriou	6	72	65,0	10,8	7	28,0%
23	Blessac	Tranloup	6	816	5441,9	80,0	21	84,0%
23	Chamberaud	Les Grands Bois (23)	6	912	5778,7	76,0	20	80,0%
23	Crocq	bois du château	2	72	868,4	144,7	10	40,0%
23	Dontreix	Forêt de Drouille	6	84	397,9	56,8	13	52,0%
23	Faux-la-Montagne	bois des Vergnes	6	96	354,9	44,4	8	32,0%
23	Gentioux	bois des Salles	12	192	308,5	19,3	14	56,0%
23	Guéret	Chabrières	4	54	348,0	77,3	7	28,0%
23	Janaillat	Bellessaue	2	48	64,2	16,1	5	20,0%
23	Janaillat	Bois de Faye	6	72	39,6	6,6	7	28,0%
23	Janaillat	Bois La Besse	2	54	145,6	32,4	7	28,0%
23	Lussat	Bois des Landes	6	72	614,3	102,4	10	40,0%
23	Maisonnières	Mazeimard	6	360	2150,9	71,7	14	56,0%
23	Noth	Grande Cazine	4	72	1307,3	217,9	12	48,0%
23	Royère-de-Vassivière	bois du Rocher	6	96	98,6	12,3	8	32,0%
23	St-Médard-la-Rochette	Puy Mourier	4	60	152,9	30,6	8	32,0%
23	Saint-Pardoux-Morterolles	Augerolles	4	72	1735,4	289,2	11	44,0%
23	Saint-Priest-Palus	Le Mas	6	144	2256,2	188,0	9	36,0%
23	Sardent	Chapelle St-Pardoux	4	108	3095,7	344,0	8	32,0%
23	Sardent	Château Merle	4	60	233,6	46,7	6	24,0%
23	Sardent	Maisonniaux	6	602	7519,7	149,9	16	64,0%
23	Sardent	Marque	4	72	115,9	19,3	8	32,0%
23	Thauron	Combeauvert	4	72	341,9	57,0	9	36,0%
23	Thauron	Le Palais	2	96	978,5	122,3	10	40,0%
23	Thauron	pont Gorges Thaurion	4	132	1664,1	151,3	8	32,0%
23	Thauron	Les Tartasses	4	72	1456,6	242,8	7	28,0%
23	Vallière	Sourliavoux	6	504	2650,4	63,1	17	68,0%
87	Ambazac	Montméry	4	60	465,3	93,1	10	40,0%
87	Beaumont-du-Lac	bois de Crozat	12	192	366,1	22,9	8	32,0%
87	Saint-Sylvestre	Moulin de l'Ane	4	48	102,6	25,6	8	32,0%
87	Sauviat-sur-Vige	Forêt d'Espagne	6	504	7827,8	186,4	15	60,0%
TOTAL		44	242	7922	60329	91,4	25	

Tableau 4.

indices pondérés de l'activité de chasse (en nombre de contacts/heure) par espèces et par sites, recueillis durant les 660 heures et 10 minutes d'écoute réalisées entre 2014 et 2020.

Communes	Sites	<i>B. barbastellus</i>	<i>E. serotinus</i>	<i>H. savill</i>	<i>M. alcaethoe</i>	<i>M. bechsteinii</i>	<i>M. brandtii</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. emarginatus</i>	<i>M. myotis</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. schreibersii</i>	<i>N. lasiopterus</i>	<i>N. leisleri</i>	<i>N. noctula</i>	<i>P. auritus</i>	<i>P. austriacus</i>	<i>P. kuhlii</i>	<i>P. nathusii</i>	<i>P. pipistrellus</i>	<i>P. pygmaeus</i>	<i>R. euryale</i>	<i>R. ferrumequinum</i>	<i>R. hipposideros</i>	<i>V. murinus</i>	Total espèces
Lacelle	Puy de La Meynie	2,66	0,36			0,31				0,64	2,03	0,97					5,78		0,06		25,13						9
Lagraulière	Forêt de Blanchefort	8,50	1,88					1,88	0,63	6,80							12,50	1,58			13,00						8
Meilhards	La Sagne	6,80	1,05								1,88						7,50		1,50		0,75						6
Pérols-sur-Vézère	Montagne de Bay	0,57	0,70						0,52		2,92	1,03		0,43			10,83		2,67		23,17						9
St-Etienne-aux-Clos	La Côte Grande	0,57	0,42								0,83	1,03		0,03	0,05						4,17				0,83	0,25	9
St-Merd-les-Oussines	Crouziat	1,42	0,28				8,75			1,13	16,67							1,25	0,17		7,50						8
St-Merd-les-Oussines	Oussines ; Grand Bois		6,09			0,83				0,57											5,83						4
St-Pantaléon-de-Lapleau	Moulin de Chambouniol		0,83		1,88					0,43									1,50		25,25						5
St-Pantaléon-de-Lapleau	Vieille Eglise	5,58	5,21	0,30	0,93	2,55	0,16	0,93	1,47	3,14	0,10	1,55		0,62	1,65		0,42	0,99	0,83	0,12	73,40	0,08	0,06	0,13	0,45	0,16	23
Sérandon	Barrage Triouzoune	4,08	0,84		0,50			0,50	1,24	10,88					0,18		1,00				18,40				5,00		10
Tarnac	Bois de Tempétier	2,76	0,26		1,88					0,74		2,71		0,10			7,42		0,25		15,94	0,06		0,31			11
Tarnac	La Chapelle	10,73	1,04		3,59	2,81	0,16		1,36	1,06							0,31		1,19		17,25				13,75		11
Vignols	Le Vaysse	68,85	3,53						4,65	0,43			0,50				1,25				3,25						7
Vitrac-sur-Montane	Terriou	2,27	0,83							0,85		1,55					0,83		1,33		3,17						7
Blessac	Tranloup	2,10	1,53		10,11	1,40	0,26	0,22	0,76	0,18	3,20	0,64		0,29	0,64	0,15	5,11	2,70	11,60	0,18	38,57	0,01			0,22	0,01	21
Chamberaud	Les Grands Bois	1,14	11,92		2,37	6,22	1,97	1,12	0,85	0,96	3,62	2,65		0,36	0,01	0,18	5,07	0,07	2,53	0,03	31,24				3,49	0,03	20
Crocq	bois du château	1,13	23,65		0,83		1,25			4,80	1,67	7,75		3,08					10,33		90,50						10
Dontreix	Forêt de Drouille	2,43	1,42		6,79	5,36	1,79			1,70		3,54			0,09	0,36	1,43		1,43		22,71				6,43		13
Faux-la-Montagne	bois des Vergnes	5,31	0,10			3,44					2,50			1,14			8,44	0,31			23,13						8
Gentioux	bois des Salles	4,14	0,10		0,16	3,75	1,88	0,16		0,85	0,47	0,19		0,15			1,25		0,13	0,19	5,88						14
Guéret	Chabrières	0,38	11,24			4,44								0,16			1,11		40,44		19,56						7
Janaillat	Bellessauve	0,43	0,21							4,68									1,00		9,75						5
Janaillat	Bois de Faye		1,38						0,52	0,28	1,25								0,67		1,67				0,83		7
Janaillat	Bois La Besse	13,22	1,11			1,11	2,22					0,69									12,89				1,11		7
Lussat	Bois des Landes	18,70	0,97		1,25	45,42					12,08	1,03				0,08	0,83		0,50		20,83						10
Maisonnières	Mazeimard	13,37	0,42		0,17	8,33	0,92	0,67		1,64	1,75	0,41		0,03	0,87		1,17		1,17		40,70						14
Noth	Grande Cazine	7,93			0,42	40,42			2,58	2,27	2,50	11,37			0,10	9,40	4,17		5,33		131,17						12
Royère-de-Vassivière	bois du Rocher	0,43			0,31	2,81				0,21		1,94					1,25		0,38		5,00						8
St-Médard-la-Rochette	Puy Mourier		0,83				18,50			0,68					0,12		5,00	1,25	0,80		3,40						8
St-Pardoux-Mortierolles	Augerolles	0,57	2,22		2,08	97,50			1,03	1,70	22,92	6,72							1,83		151,83				0,83		11
St-Priest-Palus	Le Mas	8,50	0,76		0,42	7,92	1,67					23,51							0,08		144,75				0,42		9
Sardent	Chapelle St-Pardoux	38,72	4,15			3,33				3,78							1,81		0,22		289,44				2,22		8
Sardent	Château Merle	4,76				5,00								12,96			1,00		2,80		20,20						6
Sardent	Maisonniaud	4,98	13,52		0,15	7,72	0,70			3,59	0,60	0,56		0,05	0,02		2,39	1,12	1,28		91,42	0,18			21,63		16
Sardent	Marque		1,38			0,83				2,27	0,83	1,55					2,50				6,83				1,67		8
Thauron	Combeauvert		1,66		4,17		32,92	0,42		1,70		5,17					5,21		1,50		3,67						9
Thauron	Le Palais	2,34	4,15		0,31		2,50			1,06		0,39						3,44	46,38		61,13				0,63		10
Thauron	pont Gorges Thaurion	0,62	1,28		8,41		5,68	0,45		0,15									0,91		114,91						8
Thauron	Les Tartasses		1,94		7,08	0,42				1,13	138,3	0,52									126,33						7
Vallièze	Sourliavoux	4,01	1,94		1,43	0,30	2,38	0,36	2,36	1,38	2,80	6,50		0,29	0,04		6,04		0,36	0,12	32,40				0,24		17
Ambazac	Montméry	61,20				0,50				4,54	0,50					2,02	1,00		1,20		15,40			1,50	6,00		10
Beaumont-du-Lac	bois de Crozat	3,61	0,31							0,57		2,33			0,04		0,94		0,06		15,06						8
St-Sylvestre	Moulin de l'Ane	5,95	1,25		1,25		6,25			1,70									0,25		7,75				1,25		8
Sauviat-sur-Vige	Forêt d'Espagne	1,05	0,34		34,94	25,18	10,00	2,92	0,22	0,12	6,25	0,96				0,01	1,19		1,26		97,00				2,02		15
TOTAL site	44	37	40	1	24	25	18	12	13	35	22	26	1	13	13	7	30	9	35	5	44	4	1	3	19	4	25
Moyenne indice activité pondérée		8,70	2,83	0,30	3,81	11,12	5,43	0,99	1,40	1,96	10,26	3,36	0,50	0,52	1,29	1,74	3,49	1,41	4,11	0,12	42,53	0,08	0,06	0,65	3,63	0,11	10,02
Ecart-type indice activité pondérée		15,37	4,64		7,21	21,52	8,30	0,89	1,20	2,23	29,18	4,95		0,83	3,54	3,45	3,29	1,07	10,16	0,06	57,26	0,07		0,74	5,47	0,11	4,22

Tableau 5.

Informations sur les 25 espèces contactées, classées par ordre décroissant de valeurs de l'activité pondérée (colonne 4), exprimée en nombre de contacts pondérés par heure. Les contacts bruts (colonne 2) correspondent à une occurrence de signaux d'un individu par tranche de cinq secondes, avant pondération (colonne 3) grâce au coefficient de détectabilité. Le nombre de sites où l'espèce a été contactée est indicateur de l'ubiquité de l'espèce. Le taxon « *Myotis sp.* » correspond aux séquences attribuées à ce genre, sans pouvoir préciser l'espèce.

Nom latin	Nom français	N. contacts bruts	N. contacts pondérés	Activité pondérée (c/h)	% d'activité pondérée	N. sites
<i>P. pipistrellus</i>	Pipistrelle commune	33843	33843	51,26	56,10%	44
<i>M. bechsteinii</i>	Murin de Bechstein	1597	3961,25	6,00	6,57%	25
<i>B. barbastellus</i>	Barbastelle d'Europe	2012	3421,8	5,18	5,67%	37
<i>M. alcaethoe</i>	Murin d'Alcaethoe	1132	2830	4,29	4,69%	24
<i>E. serotinus</i>	Sérotine commune	3228	2726,22	4,13	4,52%	40
<i>M. mystacinus</i>	Murin à moustaches	893	2232,5	3,38	3,70%	22
<i>P. kuhlii</i>	Pipistrelle de Kuhl	2006	2006	3,04	3,33%	35
<i>R. hipposideros</i>	Petit rhinolophe	376	1880	2,85	3,12%	19
<i>P. auritus</i>	Oreillard roux	410	1855	2,81	3,07%	30
<i>M. nattereri</i>	Murin de Natterer	443	1373,3	2,08	2,28%	26
<i>M. brandtii</i>	Murin de Brandt	514	1285	1,95	2,13%	18
<i>M. myotis</i>	Grand murin	572	972,4	1,47	1,61%	35
<i>M. emarginatus</i>	Murin à oreilles échancrées	135	413,7	0,63	0,69%	13
<i>P. austriacus</i>	Oreillard gris	127	372,5	0,56	0,62%	9
<i>M. daubentonii</i>	Murin de Daubenton	144	360	0,55	0,60%	12
<i>N. leisleri</i>	Noctule de Leisler	820	270,32	0,41	0,45%	13
<i>N. lasiopterus</i>	Grande noctule	610	145,94	0,22	0,24%	13
<i>N. noctula</i>	Noctule commune	201	94,33	0,14	0,16%	7
<i>P. nathusii</i>	Pipistrelle de Nathusius	31	31	0,05	0,05%	5
<i>H. savii</i>	Vespère de Savii	28	23,24	0,04	0,04%	1
<i>R. ferrumequinum</i>	Grand rhinolophe	9	22,5	0,03	0,04%	3
<i>V. murinus</i>	Sérotine bicolore	35	17,5	0,03	0,03%	4
<i>P. pygmaeus</i>	Pipistrelle pygmée	17	17	0,03	0,03%	4
<i>R. euryale</i>	Rhinolophe euryale	2	5	0,01	0,01%	1
<i>M. schreibersii</i>	Minioptère de Schreibers	2	2	0,00	0,00%	1
<i>Myotis sp.</i>	Murin sp.	67	167,5	0,25	0,28%	8
Total	26	49254	60329	91,38	100 %	44

P. pipistrellus, contactée sur la totalité des 44 sites, avec une moyenne de 51,3 contacts pondérés par heure (Tableau 5), est ubiquiste et dominante en activité de chasse comme cela a été noté dans tous nos inventaires forestiers précédents en Limousin (BARATAUD & GIOSA, 2009a, 2009b, 2009c, 2009d, 2010). Le niveau d'activité en forêt d'*E. serotinus* est suffisamment élevé pour en faire aussi une espèce ubiquiste, qui n'hésite pas à chasser pendant plusieurs heures dans des sous-bois parfois denses (taillis, futaie irrégulière très structurée), comme nous l'avons constaté sur plusieurs sites (Grand

Bois, Blancfort, Crocq, Maisonniaux...). *M. bechsteinii* est le plus actif des spécialistes forestiers (6 c/h), suivi de près par *B. barbastellus* (5,2 c/h) et *M. alcaethoe* (4,3 c/h). Ces espèces sont considérées comme des spécialistes des forêts anciennes (FÜHRMANN *et al.*, 2002 ; KERTH *et al.*, 2001, 2002 ; LUČAN *et al.*, 2009 ; LÜTTMAN *et al.*, 2003 ; MESCHÉDE & KELLER, 2003 ; SCHOFIELD & MORRIS, 2000 ; WOLZ, 1992, 1993a, 1993b), aussi leur présence sur plus de la moitié des sites, avec un bon niveau d'activité, confirme la qualité écologique de la plupart des boisements inventoriés.

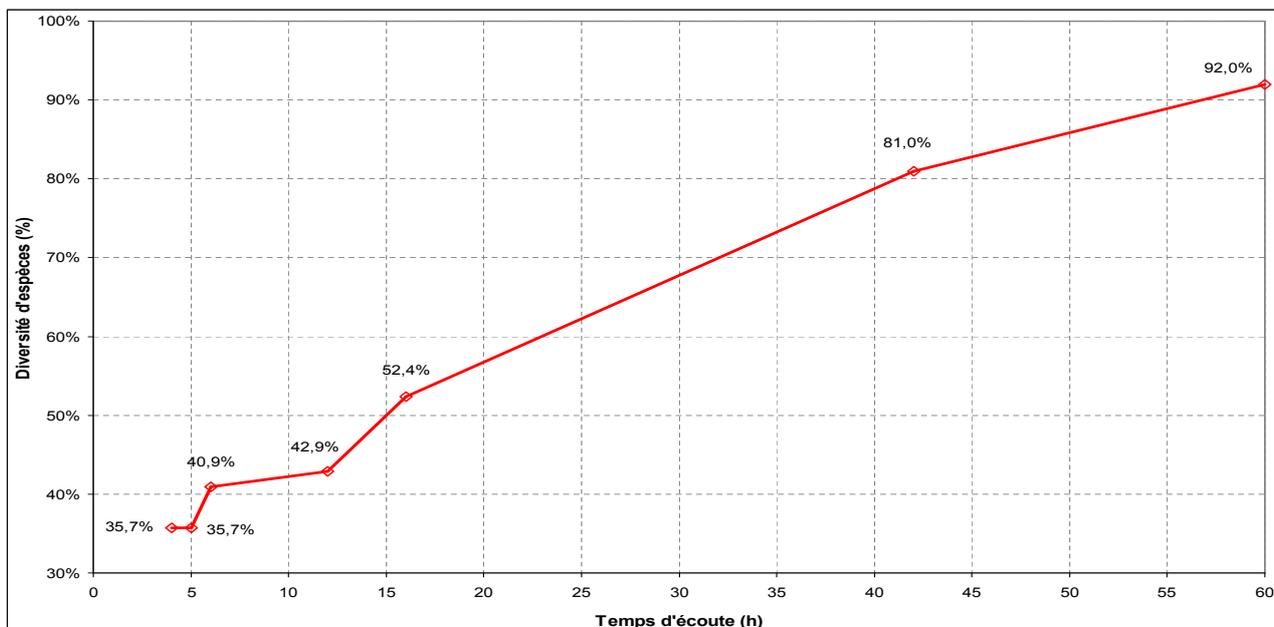


Figure 3.

Evolution de la richesse en espèces de nos relevés acoustiques sol + canopée, en fonction du temps d'écoute cumulé par site (min. = 4h ; max. = 60 h).

Activité comparée entre sol et canopée

L'activité est globalement plus forte au sol (63 % ; 115,2 contacts pondérés/heure) qu'en canopée (37 % ; 67,6 c/h). Cette tendance générale masque des variations en fonction de l'espèce et de la saison. Pour quelques espèces (*P. pygmaeus*, *R. euryale*, *R. ferrumequinum*, *M. schreibersii*), le nombre de contacts recueillis était faible (< 20 contacts bruts) ; par ailleurs, les valeurs d'activité de *N. noctula* pour la station de Grande Cazine sont biaisées du fait de la présence d'un arbre gîte à proximité ; ces valeurs-là n'ont donc pas été prises en compte dans les analyses.

L'analyse des préférences spécifiques par strate demande au préalable l'élimination, au sein du jeu de données, des contacts redondants.

Redondance des contacts

Le taux de redondance (proportion des contacts qui ont un doublon, car captés

par les deux microphones) moyen sur l'ensemble de la période d'étude, toutes espèces confondues, est de 5,2 % (Tableau 6).

On constate de fortes variations d'une espèce à l'autre. De manière logique les Noctules, dont l'intensité d'émission est forte, sont les plus fréquemment captées simultanément par les deux microphones, y compris lors de leur comportement de chasse en haut vol (50 m ou plus au-dessus de la canopée). Les signaux de la Sérotine commune sont moins intenses que ceux des Noctules, et la redondance observée s'explique par son mode de chasse assez fréquent en sous-bois peu dense ou juste au-dessus de la canopée. Une tendance plus ou moins forte à utiliser la strate intermédiaire (en chasse permanente ou lors de fréquents transits verticaux entre sol et canopée) explique la redondance pour les autres espèces, malgré leur intensité moyenne à faible. L'Oreillard gris émet plus souvent que l'Oreillard roux des signaux d'intensité moyenne, ce qui l'expose à une plus forte redondance.

Tableau 6.

Pour chaque espèce contactée : nombre de contacts pondérés ; nombre de contacts acoustiques en doublon, et taux de redondance. Les espèces sont classées par ordre décroissant des taux de redondance.

Espèces	Intensité d'émission	Contacts pondérés	Nombre de contacts répliqués	Taux de redondance
<i>N. lasiopterus</i>	forte	145,94	28,36	19,4%
<i>N. leisleri</i>	forte	270,32	41,46	15,3%
<i>N. noctula</i>	forte	94,33	10,5	11,1%
<i>E. serotinus</i>	moyenne	2726,22	191,89	7,0%
<i>V. murinus</i>	forte	17,5	1	5,7%
<i>M. daubentonii</i>	faible	360	20	5,6%
<i>P. pipistrellus</i>	moyenne	33843	1762	5,2%
<i>M. brandtii</i>	faible	1285	55	4,3%
<i>H. savii</i>	moyenne	23,24	0,83	3,6%
<i>B. barbastellus</i>	faible	3421,8	119	3,5%
<i>M. alcathoe</i>	faible	2830	97,5	3,4%
<i>P. kuhlii</i>	moyenne	2006	48	2,4%
<i>M. bechsteinii</i>	faible	3961,25	85	2,1%
<i>M. myotis</i>	faible (moy.)	972,4	17	1,7%
<i>M. mystacinus</i>	faible	2232,5	37,5	1,7%
<i>P. austriacus</i>	faible (moy.)	372,5	5	1,3%
<i>M. emarginatus</i>	faible	413,7	3,1	0,7%
<i>M. nattereri</i>	faible	1373,3	9,3	0,7%
<i>P. auritus</i>	très faible (moy.)	1855	6,25	0,3%
<i>M. schreibersii</i>	moyenne	2	0	0,0%
<i>P. nathusii</i>	moyenne	31	0	0,0%
<i>P. pygmaeus</i>	moyenne	17	0	0,0%
<i>R. euryale</i>	faible	5	0	0,0%
<i>R. ferrumequinum</i>	faible	22,5	0	0,0%
<i>R. hipposideros</i>	très faible	1880	0	0,0%
Total		48687,4	2528,41	5,2%

Densité d'utilisation des strates forestières

Une fois les contacts redondants éliminés, les niveaux d'activité au sol et en canopée ont été calculés. Le contact acoustique étant une expression temporelle de l'utilisation de l'espace, et les temps d'écoute au sol et en canopée étant égaux et simultanés, le nombre total de contacts collectés indique une tendance générale pour chaque espèce à utiliser l'une et/ou l'autre strate à l'échelle spatiale de la zone d'étude.

Les densités d'utilisation des deux strates

forestières sont présentées dans le **Tableau 7** et la **Figure 4**, pour les espèces les mieux contactées. Cette expression des résultats propose trois groupes d'espèces selon leur comportement par rapport à une strate particulière en milieu intra-forestier :

- la guildes de sous-bois (> 65 % des contacts non redondants captés au sol) : *P. auritus*, *M. nattereri*, *M. bechsteinii*, *M. myotis*, *R. hipposideros*, *B. barbastellus*, *M. daubentonii* ; la spécialisation semble très forte pour les quatre premiers (> 75 % de l'activité au sol) ;

- la guildes de canopée (> 65 % des contacts non redondants captés en hauteur) : *P. nathusii*, *H. savii*, *P. austriacus*, *P. kuhlii* ; viennent s'ajouter les espèces de haut vol, mais elles chassent le plus souvent bien au-dessus de la canopée ;
- la guildes sans préférence de strate (entre 35 et 65 % des contacts non redondants entre sol et canopée) : *M. emarginatus*, *M. alcaethoe*, *M. brandtii*, *P. pipistrellus*, *M. mystacinus*, *E. serotinus*.

En périphérie forestière, étudiée en Limousin lors de travaux antérieurs (BARATAUD & GIOSA, 2009a, 2009b, 2009c, 2009d, 2010), se forment deux guildes :

celle des lisières verticales sur milieux ouverts (genre *Pipistrellus*, *E. serotinus*) et celle de haut vol (*N. lasiopterus*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *V. murinus*).

Nos résultats montrent que ce sont surtout *P. pipistrellus* et *E. serotinus* qui pénètrent régulièrement en sous-bois. Les trois Noctules sont rarement contactées en milieu intra-forestier, soit lors de vols près de leur gîte (une cavité dans un tronc : ce fut le cas sur un site pour *N. noctula*), soit lorsqu'une forte abondance ponctuelle de proies les amène à modifier leur comportement de chasse habituel (voir § Variabilité saisonnière).

Tableau 7.

Pour chaque espèce ayant fourni des résultats quantitativement suffisants entre 2014 et 2020, sont donnés les pourcentages de contacts captés exclusivement au sol ou en canopée ; le rapport entre les deux est présenté (un rapport de 2,2 signifie que l'activité au sol est 2,2 fois plus élevée que celle en canopée). Les couleurs des noms d'espèces indiquent une utilisation à plus de 65 % d'une strate : vert pour la canopée, brun pour le sol.

Espèces	Rapport sol / canopée	% sol exclusif	% canopée exclusif
<i>P. nathusii</i>	0,03	3,2%	96,8%
<i>H. savii</i>	0,08	7,7%	92,3%
<i>N. leisleri</i>	0,09	7,9%	92,1%
<i>P. austriacus</i>	0,19	15,9%	84,1%
<i>N. lasiopterus</i>	0,34	25,2%	74,8%
<i>P. kuhlii</i>	0,46	31,7%	68,3%
<i>M. emarginatus</i>	0,72	41,7%	58,3%
<i>M. alcaethoe</i>	0,81	44,8%	55,2%
<i>M. brandtii</i>	0,91	47,7%	52,3%
<i>E. serotinus</i>	1,69	62,9%	37,1%
<i>M. mystacinus</i>	1,85	64,9%	35,1%
<i>P. pipistrellus</i>	1,86	65,0%	35,0%
<i>M. daubentonii</i>	2,20	68,8%	31,3%
<i>B. barbastellus</i>	2,38	70,4%	29,6%
<i>R. hipposideros</i>	2,55	71,8%	28,2%
<i>M. myotis</i>	3,18	76,1%	23,9%
<i>M. bechsteinii</i>	4,06	80,2%	19,8%
<i>M. nattereri</i>	4,02	80,1%	19,9%
<i>P. auritus</i>	4,30	81,1%	18,9%

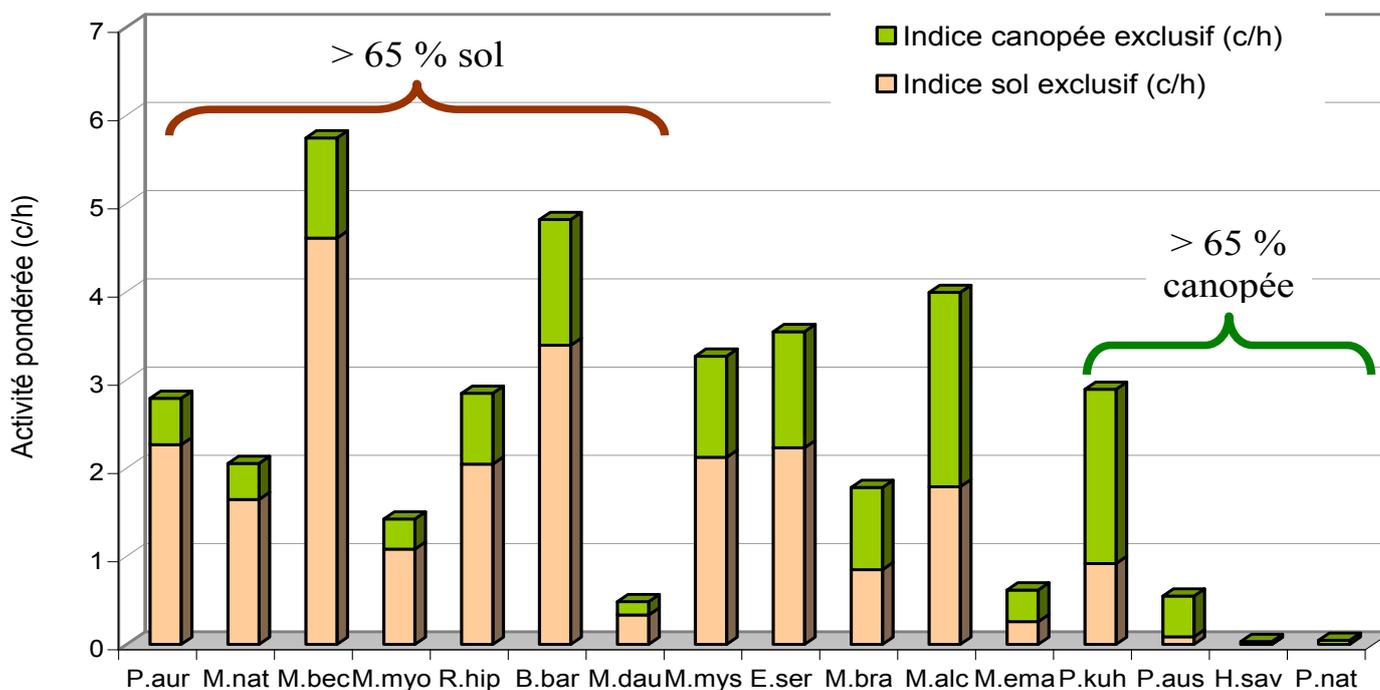


Figure 4.

Proportion de l'activité pondérée près du sol versus en canopée pour les espèces ayant fourni des résultats quantitativement suffisants, hors *P. pipistrellus* dont les valeurs sont trop élevées et hors les espèces de haut vol.

Légende : P. aur : *Plecotus auritus* ; M. nat : *M. nattereri* ; M. bec : *M. bechsteinii* ; M. myo : *M. myotis* ; R. hip : *R. hipposideros* ; B. bar : *Barbastella barbastellus* ; M. dau : *M. daubentonii* ; M. mys : *M. mystacinus* ; E. ser : *Eptesicus serotinus* ; M. bra : *M. brandtii* ; M. alc : *Myotis alcaethoe* ; M. ema : *M. emarginatus* ; P. kuh : *Pipistrellus kuhlii* ; P. aus : *P. austriacus* ; H. sav : *H. savii* ; P. nat : *P. nathusii*.

B. barbastellus utilise des signaux sonar particuliers, alternant régulièrement deux types : l'un sur 34 kHz (type A) et l'autre sur 43 kHz (type B) ; cette caractéristique lui permet de leurrer les papillons tympanés pour optimiser les chances de prédation (BARATAUD, 2020). Son vol assez rapide la conduit le plus souvent à sélectionner les parties du sous-bois les moins encombrées (sous-bois sans strate arbustive, chemin sous-bois, espaces libres entre strates arbustive et arborée supérieure...). Une majorité de séquences de *Barbastella* d'Europe montre une différence d'intensité entre les types A et B : le premier est plus fort que le second dans 100 % des séquences enregistrées depuis le sol. Dans le cadre de cette étude, l'examen des séquences redondantes montre une configuration inversée selon l'emplacement du microphone : depuis le

sol le type A est le plus intense, alors que depuis la canopée c'est le type B qui est le plus intense. Ceci est lié au fait que le type A est émis par la bouche vers le bas et le type B par les narines vers le haut (SEIBERT et al., 2015) ; c'est l'angle entre les deux axes d'émission (environ 90°) qui génère la différence d'intensité. C'est ainsi que chaque contact de *Barbastella* obtenu en canopée nous permet de savoir si l'individu se situe au-dessus du microphone (type A plus intense), donc exploite la lisière horizontale au-dessus des frondaisons comme cela a été suggéré par SIERRO & ARLETTAZ (1997), ou évolue en dessous (type B plus intense). Les 1048,9 contacts pondérés (617 contacts bruts) enregistrés en hauteur proviennent seulement pour 21,6 % du dessus de la canopée ; si l'on prend également en compte les 2238,9 contacts

pondérés non redondants enregistrés depuis le sol, la Barbastelle a chassé sur nos stations à 92,7 % dans l'espace intra-forestier. Il est intéressant, bien que non élucidé, de préciser que cette proportion de contacts en canopée avec type A plus intense est restée sans variation notable, aux alentours de 10 %, de 2014 à 2019 ; cette proportion est passée à 84,5 % sur les sites à Barbastelle inventoriés en 2020 (Tranloup, Maisonniaux et Vieille Eglise), sites qui avaient pourtant été visités les années précédentes avec une proportion conforme à la moyenne de 10 %. L'hypothèse de l'exploitation inhabituelle d'une espèce de lépidoptère fréquentant la strate au-dessus de la canopée, et exceptionnellement abondante en 2020, serait une explication plausible ; elle impliquerait que cette espèce de papillon soit multivoltine étant donné l'étalement de nos observations (9 dates entre le 29 mai et le 7 août). Quoi qu'il en soit, la seule année 2020, atypique donc, a porté la proportion générale de barbastelles volant au-dessus de la canopée, de 10 à 21,6 %.

Variabilité stationnelle

Les tendances générales présentées **Figure 4** et dans le **Tableau 7**, peuvent être logiquement soumises à des variations locales, notamment en lien avec la structuration du milieu forestier, ou avec un comportement ponctuel particulier. La station d'écoute étant la plus petite unité spatiale d'échantillonnage acoustique (BARATAUD, 2020), l'activité pondérée à l'échelle des stations (canopée et sol) a été calculée pour les espèces montrant des tendances de spécialisation sur l'une ou l'autre des strates. Les **Figures 5 à 8** montrent la variation inter stationnelle pour ces espèces.

Cas du genre *Plecotus*.

Selon nos résultats de densité d'utilisation à l'échelle régionale, *P. austriacus* a été entendu en canopée sur 12 stations, contre 9 au sol ; son activité pondérée est de 2,64 c/h en canopée, contre 0,54 c/h au sol. *P. auritus* a été entendu en canopée sur 16 stations, contre 48 au sol ; son activité pondérée est de 1,73 c/h en canopée contre 5 c/h au sol. La **Figure 5**, exprimant l'activité à l'échelle des stations, apporte la confirmation d'une préférence de *P. austriacus* pour la canopée. La variabilité est plus forte pour *P. auritus*. Ainsi, lorsque *P. auritus* et *P. austriacus* se retrouvent en milieu forestier, il semble qu'ils se partagent l'espace verticalement, *P. auritus* étant près du sol et *P. austriacus* en canopée. Cette répartition pourrait éviter la compétition en conditions syntopiques. En effet, *P. auritus* et *P. austriacus* sont des espèces proches et sympatriques, dont la séparation des niches écologiques

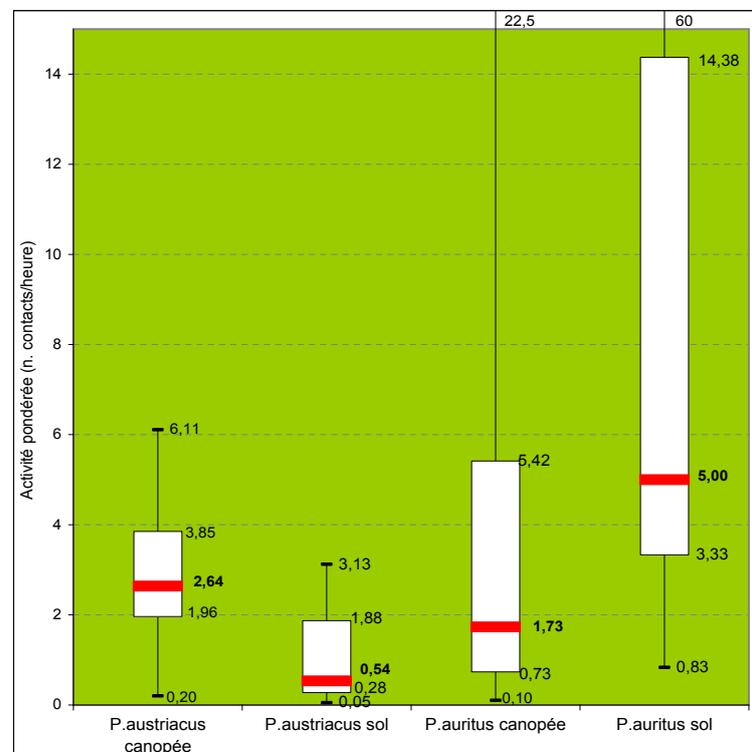


Figure 5.

Etalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité de *P. austriacus* et *P. auritus*, calculés pour les stations en canopée (respectivement 12 et 16) et au sol (respectivement 9 et 48).

n'apparaît pas clairement malgré des études approfondies de radiopistage et de régime alimentaire (MOTTE, 2011). *P. auritus* semble cependant plus éclectique sur le plan trophique, avec des proies glanées sur leur support surtout présentes dans la strate basse (Dictyoptères, Dermaptères, Arachnides et Chilopodes). *P. austriacus* affiche une spécialisation plus forte sur les lépidoptères et les coléoptères (BECK, 1995 ; BOHNENSTENGEL, 2006 ; MOTTE, 2011 ; SHIEL *et al.*, 1991 ; VAUGHAN, 1997). Lors d'inventaires acoustiques dans tous les types d'habitats, *P. austriacus* est plus fréquemment contacté en milieu ouvert (prairies hautes) que *P. auritus* (BARATAUD, non publié).

Nos observations, étayées par la bibliographie, permettent de formuler les hypothèses suivantes :

- une spécialisation alimentaire active chez *P. austriacus*, avec une recherche ciblée des lépidoptères et petits coléoptères capturés en poursuite. En effet cet Oreillard utilise souvent en forêt, et toujours en prairie, des signaux longs sur de basses fréquences (et à faible largeur de bande, critère probable de discrétion vis-à-vis des papillons tympanés ; BARATAUD, 2020), peu adaptés à la chasse par glanage de proies posées. La localisation précise des proies en vol serait effectuée principalement par écoute passive (ces deux taxons sont bruyants en vol, et les phases sonar d'approche et de capture – déclenchant un stimulus de fuite chez les papillons tympanés – sont très rarement entendues chez l'Oreillard gris quel que soit l'habitat fréquenté). Les interfaces horizontales au-dessus de la canopée et des prairies hautes seraient ses écotones de prédilection pour optimiser la probabilité de rencontre avec ses proies et la facilité de capture ;

- une spécialisation alimentaire plus passive chez *P. auritus*, avec une tendance marquée au glanage de proies plus diversifiées, aptères ou au repos. Ainsi chez *P. auritus*, si une préférence pour la strate basse semble réelle, le glanage des proies dans le feuillage de la canopée est ponctuellement pratiqué, comme l'indiquent nos relevés acoustiques du 24 mai 2017 à Grand Bois (105 contacts pondérés en canopée lors d'une période de forte abondance de chenilles défoliatrices, avec des FM courtes indicatrices de chasse dans le feuillage) et nos observations antérieures réalisées sur des individus marqués (BARATAUD, 1990) ;
- en forêt, les deux Oreillards semblent donc se partager l'espace au moins autant que les ressources : *P. austriacus* en lisière horizontale juste au-dessus des frondaisons (chasse en poursuite majoritaire), et *P. auritus* en sous-bois principalement dans la strate basse (chasse par glanage majoritaire).

Cas du genre *Myotis*.

Pour trois espèces considérées comme glaneuses, dont l'activité à l'échelle stationnelle est détaillée dans la **Figure 6**, on observe un recouvrement des valeurs entre l'activité au sol et celle en canopée. C'est particulièrement le cas pour *M. nattereri*. Alors que l'activité à l'échelle de la zone d'étude indiquait pour cette espèce une utilisation de la strate forestière basse à 80 %, confortée par son occurrence sur les stations (12 en canopée contre 43 au sol), l'activité à l'échelle des stations montre des médianes quasi similaires entre les deux strates. *M. nattereri* est une espèce discrète acoustiquement (intensité faible) et ne chassant pas en groupe ; aussi ne donne-t-elle généralement que peu de contacts. Mais, ponctuellement, la

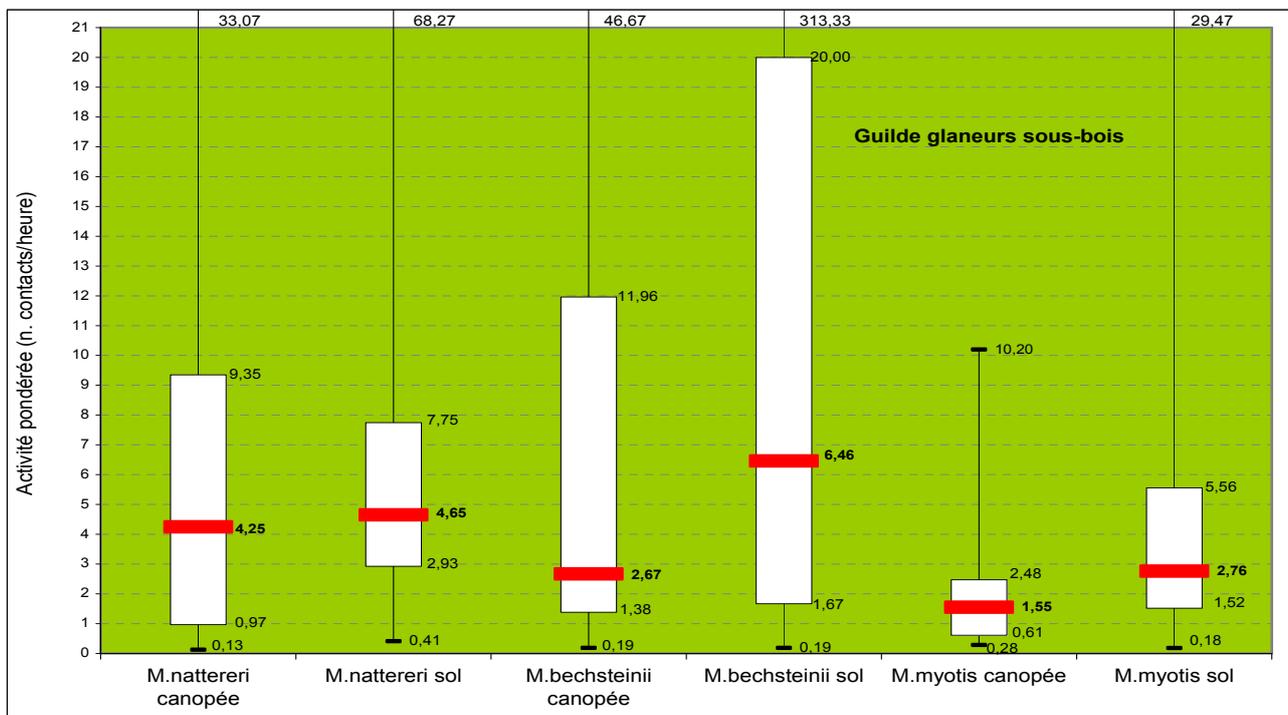


Figure 6.

Étalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité de *M. nattereri*, *M. bechsteinii* et *M. myotis*, calculés pour les stations en canopée (respectivement 12, 29 et 26) et au sol (respectivement 43, 44 et 50).

mesure de son activité peut donner des valeurs très élevées : sur les 43 stations où elle a été contactée au sol, 10 ont une activité supérieure à 10 contacts pondérés par heure, 6 dépassant les 20 c/h et 2 atteignant 46 et 68,27 c/h. Cela conforte un modèle d'activité de chasse qui comprend l'exploitation ponctuelle de faibles volumes, typique des chasseurs liés au feuillage. Cette stratégie a en effet été observée antérieurement sur des individus marqués (BARATAUD, 1992). *M. nattereri* dispose par ailleurs d'un sonar très spécialisé apte à localiser des proies posées et discrètes (SIEMERS & SCHNITZLER, 2000), grâce à ses signaux (claquement final à basse fréquence terminale) à très large bande de fréquences (jusqu'à 162 kHz en 2 à 4 ms, un record pour un chiroptère européen), émis à une récurrence forte (jusqu'à 30 par seconde lorsqu'il sonde un substrat), utilisés dans tous les habitats, en forêt comme en prairie (BARATAUD et al., 2014). Ainsi, ces différentes adaptations comportementales et physiologiques

permettent à *M. nattereri* d'accéder à un large éventail de proies (BECK, 1995 ; SHIEL et al., 1990) dans toutes les strates, de la litière du sol aux frondaisons, induisant probablement un excellent rapport entre proies disponibles et proies accessibles. Les chênaies-hêtraies fraîches majoritairement prospectées au cours de cette étude, ont une strate basse humide et diversifiée en types de végétation vivante ou morte ; ces caractéristiques sont généralement favorables à une bonne production d'arthropodes divers (DAJOZ, 1998), ce qui pourrait expliquer la tendance globale en faveur de la strate basse chez plusieurs glaneurs. Nos relevés en forêts jeunes versus anciennes, différemment structurées, suggèrent que cette forte efficacité de capture du Murin de Natterer, lui permet d'être plus présent que les autres espèces en habitat sous optimal comme la forêt jeune, le désavantage des proies plus rares étant compensé par une compétition plus faible (BARATAUD et al., 2019).

Pour *M. bechsteinii*, le recouvrement des valeurs entre canopée et sol est important, mais les valeurs médianes, et l'occurrence sur les stations sont cependant en faveur du sol, où son activité est souvent élevée (43 % des stations au sol avec plus de 10 c/h, avec valeur exceptionnelle de 313,3 c/h sur le site d'Augerolles). Les séquences sonores récoltées indiquent surtout une chasse en poursuite près du sol (signaux de type absence moyenne), et une activité de glanage fréquente en canopée (signaux de type claquement moyen et haut ; BARATAUD, 2020).

Les résultats pour *M. myotis* viennent nuancer les connaissances antérieures. Considéré majoritairement, en forêt, comme un glaneur du sol à la recherche des Carabidés de grande taille (ARLETTAZ & PERRIN, 1995), il est étonnant de constater une activité en canopée non négligeable. Ceci montre une plasticité comportementale à mettre en lien avec sa variabilité acoustique, certains signaux sonar hautes fréquences ou à claquement final le rendant apte à évoluer en contact

étroit avec le feuillage arboré. Ainsi, lors des 3 heures d'écoute en canopée le 24 mai 2017 (période de forte abondance de chenilles défoliatrices) à Grand Bois, une forte activité (47,5 contacts pondérés) a été relevée.

Cas des espèces de lisières.

La **Figure 7** montrent l'étalement des valeurs d'activité sol versus canopée par stations pour la guildes des espèces de lisière (*P. pipistrellus*, *E. serotinus*, *P. kuhlii*, *P. nathusii* et *H. savii*). *P. pipistrellus* confirme son ubiquité y compris en milieu intra-forestier, où l'activité peut être forte en sous-bois dense (notamment au crépuscule) comme en canopée (notamment en futaie irrégulière avec des frondaisons en nappe cloquée ; BLANC, 2002). La légère préférence pour la strate basse constatée à l'échelle de la zone d'étude, s'explique par des records d'activité sur quelques sites particuliers en contexte de fond de vallon humide (Vieille Eglise, gorges du Thaurion, Augerolles, Le Mas, La Chapelle St-Pardoux...).

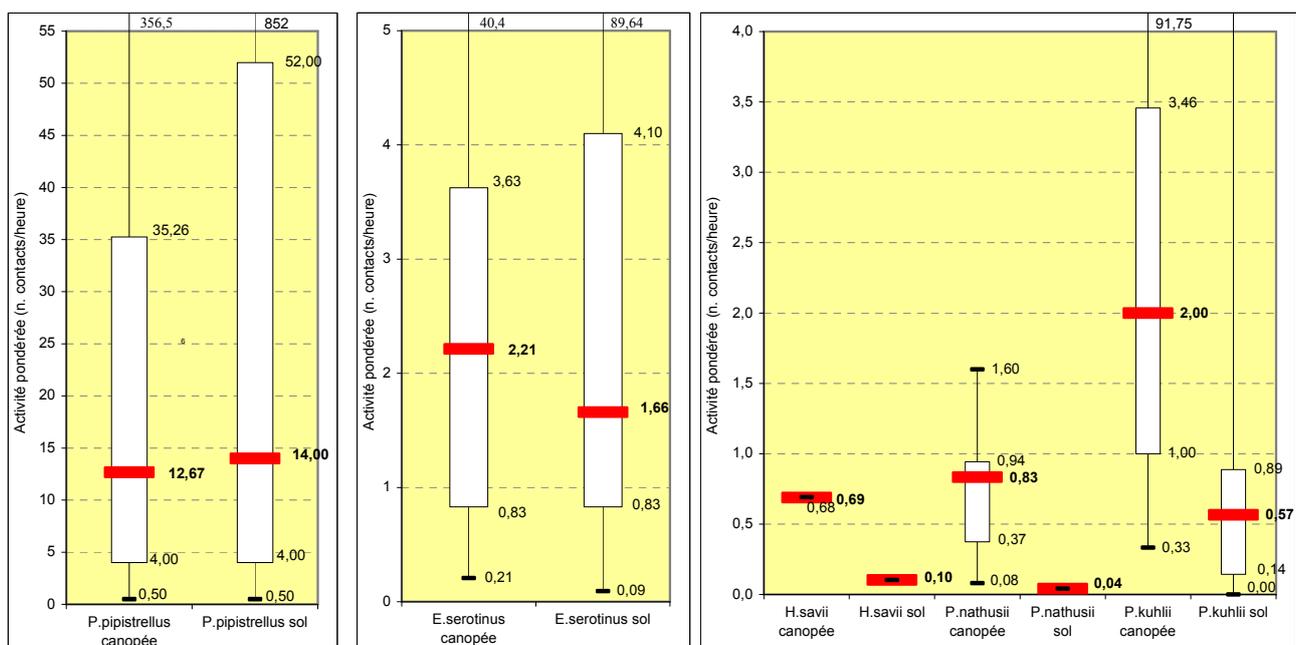


Figure 7.

Etalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité des espèces de lisière : *P. pipistrellus*, *E. serotinus*, *H. savii*, *P. nathusii* et *P. kuhlii*, calculés pour les stations en canopée (respectivement 103, 60, 2, 7 et 55) et au sol (respectivement 105, 58, 1, 1 et 33).

E. serotinus montre un schéma similaire, ce qui est étonnant pour une grande espèce moins manoeuvrable : son activité en sous-bois près du sol est beaucoup plus forte que celle supposée. L'occurrence en strate basse est forte, avec un comportement acoustique de signaux de croisière en FM avec phases de capture, parfois sur des périodes d'une heure ou plus en quasi continu, indiquant que pour cette grande espèce de milieu semi ouvert, l'activité de chasse en sous-bois même encombré (taillis dense comme à Blanchefort par exemple) est loin de l'anecdote.

P. kuhlii s'avère être plus typiquement une espèce de lisière, fréquentant la canopée de façon préférentielle, ou bien les lisières verticales formées par des trouées et des clairières (six stations au sol situées en lisière verticale ne sont pas prises en compte dans la figure 9, afin de ne pas biaiser l'interprétation de l'activité en sous-bois). Ainsi *P. kuhlii* et *P. pipistrellus*, les deux espèces de Pipistrelles les plus communes dans la région d'étude, semblent être en compétition en milieu forestier (sans doute moins productif en insectes que les milieux riverains, où les deux espèces chassent fréquemment ensemble). Le détail de nos relevés montre que les deux espèces ne sont pas actives en canopée en même temps sur une même station (l'arrivée en force de l'une chassant le groupe de l'autre en place).

P. nathusii est assez rare en Limousin, et *H. savii* est localisée aux zones rupestres de l'est du sud de la Corrèze. C'est ce qui explique le faible nombre de contacts pour ces deux espèces. Les tendances esquissées par la Figure 7 sont cependant très marquées : ces deux espèces au vol plus puissant que les autres Pipistrelles ne semblent pas pénétrer en sous-bois, et restent confinées aux lisières horizontales et verticales. Ces données confortent nos relevés antérieurs (BARATAUD et al., 2013).

Le cas de *R. hipposideros* mérite une attention particulière (Tableau 7 ; Figure 10). La densité d'utilisation tous sites confondus le donne plus actif au sol (de fait il y cumule 2,5 fois plus de contacts qu'en canopée), où il est plus souvent contacté (21 stations au sol contre 13 en canopée). Mais la ventilation des indices par stations indique une utilisation à peu près équivalente des deux strates. La raison tient sans doute, comme pour *M. nattereri*, à la combinaison de deux paramètres : une très forte discrétion acoustique, et un mode de chasse qui peut restituer soit de rares contacts furtifs (lors des déplacements de transit par exemple), soit des séries continues lors de l'exploration assidue d'un faible volume (par exemple à Maisonniaud : 250 contacts pondérés en canopée en 3 heures le 06 août 2017 et 400 contacts au sol en 3 heures le 20 mai 2020). Ce caractère ponctuel et aléatoire dans l'apparition de fortes valeurs d'activité rend toute interprétation fine difficile et incite à privilégier l'hypothèse d'une non spécialisation sur une strate forestière, comme l'illustrent des observations antérieures d'individus marqués chassant en groupes, qui transitaient verticalement entre le sol et la canopée (BARATAUD, 1992).

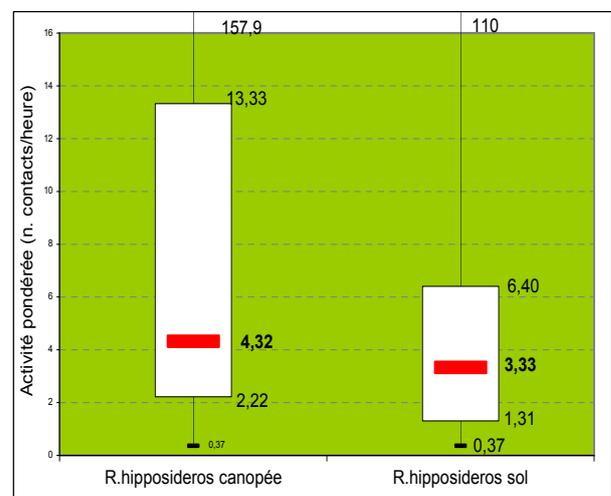


Figure 8. Etalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité de *R. hipposideros*, calculés pour les stations en canopée (n = 13) et au sol (n = 21).

Variabilité saisonnière

La pression d'écoute a été étalée de façon quasi homogène (**Tableau 8**) entre le 15 mai et le 15 août, quelques sites ayant même fait l'objet de visites répétées chaque quinzaine. Une comparaison de l'activité tout au long de la saison est donc possible pour chacune des deux strates.

Tableau 8.

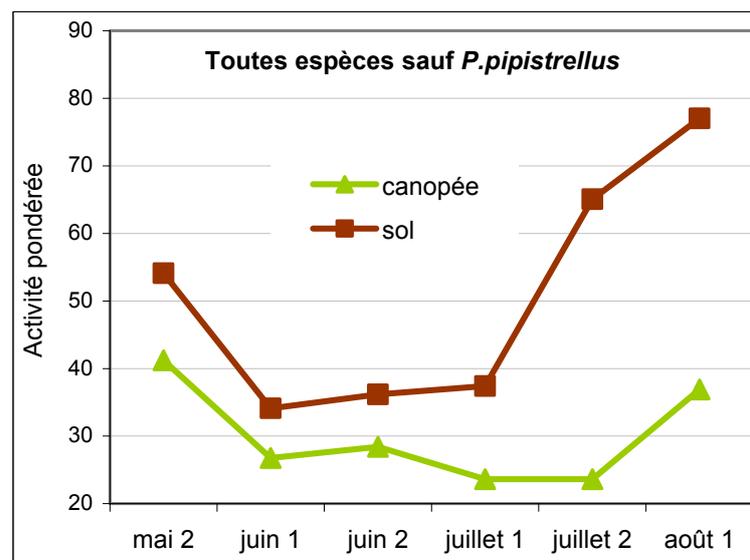
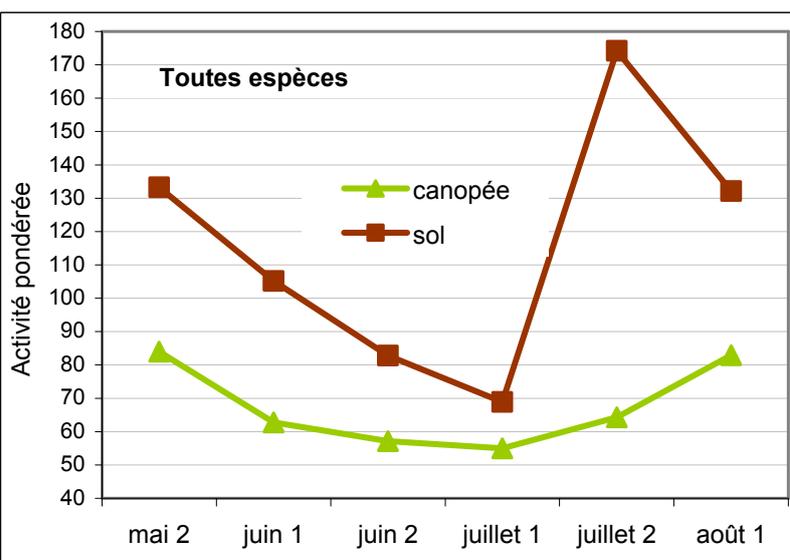
Pression d'écoute (cumulée sol + canopée) chaque quinzaine entre le 15 mai et le 15 août, de 2014 à 2020.

Mois	Quinzaine	N. heures d'écoute
Mai	2 ^e	113,0
Juin	1 ^{ère}	113,5
	2 ^e	116,0
Juillet	1 ^{ère}	109,0
	2 ^e	104,0
Août	11 ^{ère}	104,7

L'activité pondérée, toutes espèces et tous sites confondus, est plus forte au sol que celle que soit la période (**Figure 9a**). La phénologie montre un déclin de mi mai à mi juin (il se poursuit de façon régulière

jusqu'à mi juillet pour *P. pipistrellus*), qui pourrait s'expliquer par un transfert de l'activité de chasse vers des habitats différents pour une partie des espèces. Il est probable que les cours d'eau et plans d'eau en périphérie forestière, plus frais au début du printemps, deviennent rapidement en cours de saison de chasse des habitats privilégiés. L'influence de *P. pipistrellus*, pesant lourd dans les résultats avec 57,8 % de l'activité totale, ne suffit pas à expliquer ce phénomène (**Figure 9b**); seuls *B. barbastellus*, *Plecotus* spp., *M. emarginatus* et *M. nattereri* ne montrent pas cette tendance (voir **figures en annexe**). La remontée de l'activité globale à partir de mi juillet est certainement liée à l'arrivée sur les terrains de chasse des cohortes de juvéniles ; par ailleurs la baisse d'activité de chasse début août ne concerne que *P. pipistrellus*, pour qui commence la période des accouplements.

Plusieurs espèces (*M. alcaethoe*, *M. emarginatus*, *M. brandtii*, *P. kuhlii*, *E. serotinus*) montrent une tendance saisonnière qui s'inverse entre canopée majoritaire en mai-juin et sol majoritaire à



Figures 9a (à gauche) et 9b (à droite).

Variation de l'activité de chasse (toutes espèces confondues et sans la Pipistrelle commune) près du sol versus en canopée en fonction de la quinzaine (numérotée 1 et 2) de chaque mois d'inventaire, entre le 15 mai et le 15 août.

partir de juillet (voir **figures en annexe**). Plusieurs interprétations, dont aucune n'exclut l'autre, sont proposées :

- en mai, le feuillage nouveau, exempt de tanins astringents pendant une courte période, est une ressource alimentaire pour les chenilles défoliatrices ; celles-ci sont vulnérables à la prédation lorsqu'elles se laissent pendre à un fil de soie pour se déplacer latéralement, ou verticalement vers le sol pour leur nymphose. Nous avons constaté lors de la dernière semaine de mai 2017 sur plusieurs sites une très forte abondance de chenilles de type tordeuses, et corrélativement une activité de chasse en canopée qui réunissait de façon exceptionnelle plusieurs espèces quelle que soit leur guilda, des chasseurs de haut vol comme *N. lasiopterus* (qui évoluait dans le feuillage avec des signaux FM), aux glaneurs du sol comme *P. auritus* et *M. myotis* (pour lequel ARLETTAZ & PERRIN (1995) ont déjà constaté dans son régime alimentaire une proportion de 30 % de chenilles au printemps) en passant par les espèces de lisière comme *P. pipistrellus* et *E. serotinus*. Les espèces non adaptées à ce micro habitat encombré ont cessé ce comportement opportuniste début juin, sans doute en lien avec le tarissement de cette ressource ;

- à partir de début juillet, la Grande sauterelle verte *Tettigonia viridissima* chante en forêt, occupant uniquement les lisières, dont celle, horizontale, de la canopée. Cette espèce produit des stridulations très intenses, en continu sur de longues périodes ; la fréquence du fondamental est sur 11,2 kHz mais les harmoniques restent intenses jusque vers 126 kHz. Nous avons, sur plusieurs sites (Terriou, Le Vaysse, Maisonniaux, Chapelle St-Pardoux2, Marque, Drouille, etc.), constaté que les mâles chanteurs forment des chorus, en îlots plus ou moins espacés selon les contextes. Au sein de ces chorus, l'intensité forte des chants sature en permanence le milieu sonore, rendant les écoutes en canopée douloureuses pour l'observateur (mais assez fiables cependant pour capter les chiroptères : des contacts même discrets restent audibles dans le bruit de fond). Au sol ce parasitage est négligeable, les chants étant plus lointains (sauf si la station est en bordure d'une trouée attirant des sauterelles : les contacts de chiroptères sont alors nuls ou faibles, comme à La Sagne le 5 juillet 2017). A cette période, tous nos relevés montrent : 1) une proportion d'activité entre sol et canopée conforme à la moyenne sur les quelques stations (Chapelle St-Pardoux1, Tranloup, Blanchefort, La Sagne) où *T. viridissima* en canopée est absente ou lointaine ; 2) une activité très faible à nulle sur les stations en canopée saturées par les chants de *T. viridissima*, alors qu'au sol les chiroptères sont actifs. La prédation par les chiroptères est reconnue comme une pression de sélection sur les émissions acoustiques des ensifères, de la réaction aux signaux sonar entraînant l'arrêt du chant, à l'utilisation d'une discrète trémulation



Grand murin ; *Myotis myotis*
© Erwann THEPAUD

sur le support (BAILEY, 1991). En forêt néotropicale, les sauterelles ont un taux temporel d'émission (SCHNITZLER & KALKO, 2001) inférieur à 3 %, contrairement aux espèces de milieux ouverts. Cette dispersion de courtes phrases sonores espacées par de longs silences rendraient les chanteurs moins facilement localisables par les chiroptères (GERHARDT & HUBER, 2002, p. 381). Cette stratégie est utilisée par plusieurs espèces européennes (*Barbitistes serricauda*, *Leptophyes punctatissima*, *Pholidoptera griseoptera*, etc.), mais pas par *T. viridissima* qui émet au contraire des longues strophes de plusieurs minutes. Cette dernière espèce n'est pas connue pour former des chorus en milieux semi ouverts ; de fait, les femelles de Grande sauterelle verte sont moins attirées par les mâles lorsque ces derniers sont regroupés (ARAK *et al.*, 1990). Or nos observations montrent que les mâles de *T. viridissima* forment des chorus en canopée, malgré le caractère défavorable de cette stratégie pour l'attractivité entre sexes. Notre hypothèse est que *T. viridissima* a développé, en plus d'une réaction individuelle en vol face à l'approche d'un chiroptère en chasse (SCHULZE & SCHUL, 2001), une stratégie de groupe anti prédation, par la formation de chorus chez les mâles chanteurs en canopée forestière. Ce type d'habitat, par sa densité plus forte de chauves-souris glaneuses, occasionne certainement un risque de prédation plus élevé que les milieux semi ouverts. Les mâles provoquent ainsi une saturation du milieu sonore (par l'intensité cumulée et la largeur du spectre fréquentiel) gênant l'interprétation des échos des signaux sonar des chiroptères prédateurs. A

cette période, l'activité des chiroptères est, de ce fait, réduite en canopée sur les sites de chorus ;

- les relevés estivaux réalisés lors de fortes températures (comme en juillet 2019 et août 2020) montrent en canopée une baisse drastique de l'activité des chiroptères toutes espèces confondues, systématiquement sur tous les sites. De même, les écoutes réalisées en fond de vallon plus frais lors de ces périodes chaudes (Chapelle St-Pardoux, Le Vaysse, Maisonniaux), montrent un déséquilibre fort entre le sol (très forts indices notamment pour *P. pipistrellus*, *M. mystacinus*, *M. alcaethoe*, *M. brandtii*, *B. barbastellus*) et la canopée qui reste pauvre en contacts. Il est probable que de fortes températures prolongées, réduisent la présence de nombreux insectes dans une canopée surchauffée par le soleil en journée.

Des circonstances ponctuelles pourraient engendrer des phénomènes inverses : le 14 juillet 2017 dans la chênaie-hêtraie de la Montagne de Bay (19) située à 850 m d'altitude, *P. pipistrellus* - qui se partage entre les strates forestières avec cependant une légère préférence pour celle près du sol - a chassé activement et exclusivement en canopée durant 1 h 30 ; cette soirée était la première de beau temps après une période fraîche et pluvieuse, et l'activité des insectes était peut-être favorisée en canopée par la journée d'ensoleillement, plutôt qu'en sous-bois encore frais et humide.



Grande sauterelle verte ; *Tettigonia tettigonia*
© Julien BARATAUD

Strates, structures forestières et guildes

En moyenne sur toute la saison, les niveaux d'activité toutes espèces confondues sont de 115,2 c/h au sol et 67,6 c/h (37 %) en canopée. Cet écart varie, entre autres, en fonction de la structure forestière. Pour une interprétation exempte des biais liés à l'écotone, nous avons écarté dans la présentation des résultats ci-dessous, les écoutes – minoritaires – réalisées en trouée, en chemin sous-bois et en bord de rivière, interfaces qui ont une influence à la fois sur la structuration forestière et sur la pénétration en vol du sous-bois par les espèces de lisière.

Les niveaux d'activité pondérée en futaie irrégulière sont plus élevés qu'en taillis sous futaie et en futaie régulière (respectivement 97,1 c/h ; 71,4 c/h ; 30,6 c/h).

En comparant les différentes guildes de chiroptères liées à l'habitat de chasse préférentiel, on observe que les espèces de sous-bois (*B. barbastellus*, *Myotis* spp. et *Plecotus* spp.) et celles de lisière (*E. serotinus*, *Pipistrellus* spp.) ne réagissent pas de la même façon à la structuration forestière (**Tableau 9**).

La guildes de lisière, au vol moins manoeuvrable, chasse principalement en futaie irrégulière et en taillis sous futaie (peu dense sur nos stations). Le peu d'activité en futaie régulière se déroule surtout au-dessus des frondaisons.

La guildes de sous-bois, spécialiste des milieux denses en végétation, a des niveaux d'activité toujours inférieurs à celle des espèces de lisière : elle est composée d'espèces qui, bien que plus nombreuses, sont plus spécialisées avec des niveaux de population certainement plus faibles. La guildes de sous-bois peut se scinder en deux groupes : les espèces très manoeuvrables capables de glaner leurs proies (*Plecotus auritus*, *Myotis nattereri*, *M. bechsteinii*, *M. emarginatus*, *M. myotis*) et les autres espèces capturant leurs proies en poursuite ; ces deux groupes sont supposés occuper des niches écologiques distinctes. La futaie irrégulière est la structure forestière de prédilection pour la guildes de sous-bois, tant pour les glaneurs que les chasseurs en poursuite, dont l'activité en canopée représente un tiers de l'activité totale. Selon ces résultats, le taillis sous futaie génère une activité faible, mais concentrée dans sa canopée ; cela peut s'expliquer par sa nature disruptive

Tableau 9.

Indices d'activité pondérés (n. c/h) obtenus en sous-bois de forêt feuillue pour les espèces réunies en guildes, selon la structure forestière et la strate de vol.

Guildes habitat	Guildes technique de chasse	Structures forestières (pression d'écoute)	Indice d'activité	% canopée
lisière	poursuite	futaie irrégulière (415 h)	63,8	41,2 %
		futaie régulière (127 h)	15,2	50,8 %
		taillis sous futaie (118 h)	59,0	22,5 %
sous-bois	glanage	futaie irrégulière	12,7	29,8 %
		futaie régulière	6,9	13,1 %
		taillis sous futaie	6,0	52,2 %
	poursuite	futaie irrégulière	19,9	32,6 %
		futaie régulière	7,5	26,1 %
		taillis sous futaie	5,2	79,2 %

en nappe cloquée (BLANC, 2002), les arbres émergents de futaie (où sont positionnés les microphones) concentrant l'activité des chiroptères à l'intérieur d'un feuillage moins dense et plus étalé verticalement que celui du taillis.

La guildes de lisière ne semble pas, par contre, exploiter particulièrement l'interface de cette canopée cloquée.

Parmi les variables relevées sur les stations, la présence d'eau (ruisseau, suintement formant des flaques) est certainement l'une de celles qui influencent fortement l'activité des chiroptères, car de nombreux insectes ont un développement larvaire aquatique ou dans le sol hygromorphe. On note en effet une activité toutes espèces confondues, décroissante avec l'éloignement à l'eau : 187,6 c/h à moins de 5 m, 164,4 c/h entre 10 et 20 m, 61,6 c/h à plus de 20 m.

Parmi les espèces de sous-bois, trois sont fréquemment contactées à proximité des milieux riverains intra-forestiers : *M. alcaethoe*, *M. mystacinus* et *M. brandtii*. Une analyse séparée (Tableau 10) confirme cette préférence, qui semble encore plus forte chez *M. alcaethoe*. Lorsque ce dernier s'éloigne de l'eau, son activité en canopée devient très élevée. Cela révèle une

double tendance : la recherche de proies évoluant juste au-dessus des ruisseaux et flaques, et celles évoluant en canopée en forêt plus sèche. Ainsi pour cette espèce, l'apparente absence de spécialisation pour une strate particulière (analyse tous sites confondus), trouve ici une nuance importante : *M. alcaethoe* passe une majorité de son temps en canopée en dehors des zones humides en sous-bois ; mais son attirance pour ces dernières, où son activité de chasse s'exerce souvent près du sol, atténue la représentativité en canopée.

M. mystacinus montre la même tendance, mais de façon moins marquée.

M. brandtii, s'il recherche aussi les endroits humides en forêt, partage son activité entre sol et canopée quel que soit le contexte.

La compétition entre ces trois espèces est possible, leurs tailles corporelles et leurs écologies étant proches. De fait, ils se retrouvent en syntopie sur seulement 16 % de nos 242 stations ; lorsque c'est le cas, une de ces trois espèces est souvent très largement dominante en activité, les autres ne fournissant que quelques contacts épars. Ces observations confortent l'hypothèse d'une compétition.

Tableau 10.

Indices d'activité pondérés (n. c/h) et pourcentage de l'activité en canopée, pour trois espèces liées aux milieux riverains intra-forestiers.

Espèces	Distance eau (pression d'écoute)	Activité pondérée	% canopée
<i>M. alcaethoe</i>	< 5 m (118 h)	18,1	46,5%
	10 à 20 m (47 h)	3,4	82,8%
	> 30 m (495 h)	1,1	79,3%
<i>M. mystacinus</i>	< 10 m	6,5	28,9%
	10 à 20 m	12,6	14,8%
	> 30 m	1,8	55,6%
<i>M. brandtii</i>	< 10 m	4,7	59,3%
	10 à 20 m	1,3	52,0%
	> 30 m	1,4	46,3%

Discussion générale et conclusions

Dans le contexte des chênaies-hêtraies collinaires (190 à 910 m d'altitude) de la région Limousin, l'activité de chasse des chiroptères mesurée au sol est légèrement supérieure à celle mesurée en canopée (20 ± 3 m de hauteur), cette dernière ne représentant que 37 % de l'activité totale. Dans les forêts feuillues, mixtes et résineuses de Suisse, GRANDJEAN (2011) a relevé des taux d'activité (toutes espèces de chiroptères confondues) de 33 %, 43 % et 24 % respectivement sur les trois strates étudiées : 3 m, 15 m et 25 m. Cet auteur ne précise pas si une analyse de la redondance a été réalisée ; or les valeurs obtenues par des micros situés seulement à 10-12 m les uns des autres, selon nos propres résultats, ne peuvent qu'engendrer une forte redondance. Ainsi il est probable que le micro situé à 15 m ait partiellement cumulé l'activité de toutes les strates inventoriées, expliquant sa valeur plus élevée, biais que les tests statistiques menés dans cette étude ne

sauraient corriger ; si l'on ne retient que les valeurs à 3 m et 25 m, les écarts d'activité sont assez proches de ceux obtenus en Limousin ; cette remarque vaut aussi pour l'étude de PLANCK *et al.* (2012), lors de laquelle les microphones n'étant distants que de 11 à 12 mètres en moyenne.

Nos résultats confirment que plusieurs espèces de lisières n'exploitent le milieu forestier que sur ses bordures verticales et horizontales, à l'exception d'*E. serotinus* et *P. pipistrellus* qui pénètrent le sous-bois (sauf en futaie régulière) pour y chasser. Les espèces de haut vol restent bien au-dessus de la canopée, mais n'hésitent pas à chasser dans le feuillage des frondaisons lorsqu'une ressource alimentaire intéressante (chenilles printanières par exemple) y abonde ponctuellement. Pour quelques espèces de sous-bois liées à la végétation, qu'elles soient glaneuses (*M. nattereri*, *M. bechsteinii*) ou chasseuse en poursuite (*R. hipposideros*), lorsqu'une préférence pour une strate donnée s'exprime à l'échelle globale, elle n'est pas toujours confirmée à l'échelle des stations d'écoute. Cette contradiction s'explique



Hêtraie-chênaie de la Chapelle St-Pardoux (Sardent - 23)
© Michel BARATAUD

sans doute par un comportement opportuniste des individus, qui répondent à une abondance variable des proies dans telle ou telle strate, selon la structuration du milieu forestier et/ou de la saison. Une véritable spécialisation écologique chez une espèce peut être difficilement décelable à cause de facteurs ponctuels spatiotemporels : une compétition locale peut répartir quelques espèces dans des strates différenciées, ou une ressource alimentaire abondante peut faire converger plusieurs espèces vers une strate unique. Le contexte écologique de la forêt tempérée de type chênaie-hêtraie à caractère subnaturel, ne semble pas avoir généré, au sein de l'espace intra-forestier, une spécialisation stricte dans la stratification de l'activité de chasse des chiroptères liés au feuillage, à l'exception de *P. auritus* et *P. austriacus* d'une part, et *M. alcathoe* et *M. mystacinus* (hors points d'eau) d'autre part. Pour ces deux couples la répartition de niches écologiques, sous pression de la compétition interspécifique, s'exprime par l'utilisation de strates différentes. La structuration verticale et horizontale de l'espace forestier, a des implications fortes sur la façon dont les guildes de chiroptères (espèces de lisières versus sous-bois) utilisent la forêt et ses différentes strates, la futaie irrégulière étant toujours la plus attractive (BARATAUD et al., 2016 ; 2019).

Il découle des résultats de cette étude une somme d'informations

sur le comportement de chasse des espèces ; elles s'appuient sur des valeurs quantitatives (répartition des contacts en fonction des variables forestières), mais aussi sur des observations moins formelles (caractéristiques de structure et de rythme des signaux sonar, croisées avec les contextes d'habitats), dont la répétition augmente la probabilité de se démarquer du simple hasard. Ainsi, l'extrême rareté de phases de capture dans les émissions de quelques espèces comme *P. auritus*, *P. austriacus*, *M. myotis* et *B. barbastellus*, plaide pour une détection et/ou une localisation des proies par écoute passive, les signaux sonar ne servant qu'à localiser les obstacles à éviter ; la rentabilité est double pour *P. austriacus* et *B. barbastellus*, qui cumulent le gain énergétique et la discrétion vis-à-vis des proies tympanées. Au contraire, une espèce majoritairement glaneuse comme *M. bechsteinii*, produit couramment des phases de capture montrant une détection active des proies grâce à son sonar.

L'ensemble des observations issues de nos études acoustiques en milieux forestiers, permet de mieux déceler les éléments comportementaux et écologiques des espèces suivantes, rassemblées en guildes.

La guilde de haut vol :

- *N. lasiopterus*, *N. leisleri*, *N. noctula* et *V. murinus* utilisent très majoritairement la strate aérienne, à plusieurs dizaines voire centaines de mètres au-dessus de la végétation. Mais ponctuellement, lorsqu'une catégorie de proies intéressante pour elles abonde à proximité du feuillage arboré, elles peuvent se comporter durant quelques minutes à quelques heures comme des espèces de lisières, capturant en poursuite des insectes en vol près du feuillage, et sans doute des chenilles suspendues à leur fil de soie ;



Murin de Bechstein ; *Myotis bechsteinii*
© David AUPERMANN

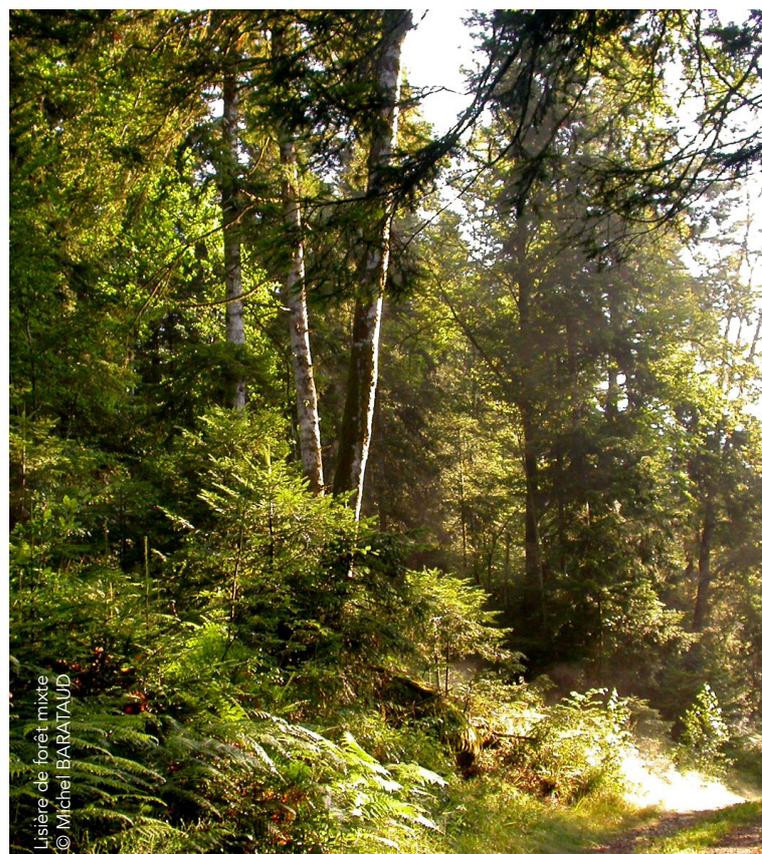
les observations du printemps 2017 sur le site de Crocq (23) le laissent supposer au moins pour *N. lasiopterus* (qui est pourtant l'espèce à la plus lourde charge alaire, donc la moins manoeuvrable de cette guilda).

La guilda de lisière :

- *H. savii* est certainement la plus aérienne de cette guilda, mais il semble qu'une bonne part de son temps de chasse s'exerce à proximité des lisières arborées verticales et horizontales ; elle ne pénètre pas en milieu forestier dense mais peut adopter un parcours de vol qui épouse les contours supérieurs de la canopée ;
- *P. nathusii* ne semble pas chasser en milieu aérien ; elle se tient le plus souvent à quelques mètres des lisières arborées ; la canopée semble être pour cette espèce une interface horizontale qui augmente considérablement la surface de ses terrains de chasse jusque-là connus : les lisières verticales des bordures forestières, souvent à proximité de l'eau (DIETZ et al., 2009) ;
- *P. kuhlii* est connue pour son adaptabilité aux milieux anthropisés : paysages ouverts par l'Homme et contextes urbains (DIETZ et al., 2009). Son activité de chasse en forêt est peu renseignée. Nos résultats montrent qu'elle n'est pas absente de cet habitat mais qu'elle ne pénètre que très ponctuellement en sous-bois (à la faveur d'une mare forestière par exemple) ; son activité de chasse se concentre surtout sur l'interface horizontale au-dessus de la canopée, dont elle explore les contours à proximité du feuillage ;
- *E. serotinus* est certes une espèce de lisière, mais nos résultats viennent fortement nuancer sa réputation d'espèce non forestière (DIETZ et al., 2009). En effet, dans les chênaies-

hêtraies collinaires limousines, 63 % des contacts acoustiques sont recueillis depuis le sol, et 70 % d'entre eux ont une structure en fréquence modulée (FM) indiquant une chasse active en sous-bois ;

- *P. pipistrellus* est l'espèce la plus ubiquiste de la chiroptérofaune européenne. Son statut d'espèce de lisière (justifié par sa forte activité le long des haies et lisières verticales sur milieux ouverts) peut être étendu à l'exploitation de l'interface horizontale au-dessus de la canopée. Mais son activité en sous-bois dense est forte, et s'exerce même plus souvent (65 %) dans les strates inférieures. Lorsque *P. pipistrellus* et *P. kuhlii* se retrouvent en syntopie, nous avons constaté un évitement spatiotemporel : sur une même station elles ne chassent pas ensemble en canopée au même moment, et la première se cantonne en sous-bois lorsque la seconde chasse en canopée ;
- *M. schreibersii* est un chasseur en poursuite au vol rapide qui « colle » de près aux lisières et n'hésite pas à pénétrer en sous-bois.



Lisière de forêt mixte
© Michel BARATAUD

La guilde de sous-bois :

- *P. austriacus* et *P. auritus* sont deux espèces proches, sympatriques, aux morphologies semblables ; elles sont donc théoriquement en compétition. Nos résultats montrent de façon inédite une ségrégation de niche dans l'espace forestier. *P. austriacus* serait plus proche de la guilde des chasseurs en poursuite (détection et localisation par écoute passive de proies bruyantes en vol : lépidoptères et coléoptères) liés à la lisière horizontale au-dessus de la canopée ; à ce titre il mérite plus de figurer dans la guilde de lisière aux côtés des Pipistrelles et de la Sérotine commune. *P. auritus* pratique majoritairement le glanage d'un large spectre de proies sur le feuillage ou la litière en sous-bois. L'analyse des émissions sonar de ces deux espèces, permet de mieux cerner les mécanismes probables de séparation de leurs niches écologiques. *P. austriacus*, plus spécialisé sur les papillons tympanés, optimise sa discrétion acoustique grâce à l'absence de phases d'approche et de capture, et grâce à des largeurs de bande plus faible (BARATAUD, 2020) ; ses faibles variations de paramètres fréquentiels (fréquence initiale, fréquence terminale, fréquence du maximum d'énergie) quel que soit le milieu de vol, confortent sa préférence pour les habitats de chasse ouverts (prairies, haut de canopée). Les signaux sonar de *P. auritus* montrent une variabilité fréquentielle plus forte ; les signaux les plus pratiqués (faible durée, fréquence initiale et fréquence du maximum d'énergie élevées), sont mieux adaptés aux milieux de vol encombrés ; ses émissions en milieu ouvert indiquent une activité exclusive de transit passif : c'est donc un forestier caractérisé ;
- *B. barbastellus* recherche les couloirs de vol libres, près du sol en sous-bois ; lorsqu'elle monte en canopée peu dense, elle reste dans les branchages, plus rarement (ponctuellement pour exploiter un type de proie particulier) en lisière horizontale au-dessus des frondaisons. Nos nombreux enregistrements simultanés au sol et en canopée, d'un même individu, confirment que la différence d'intensité entre les signaux sonar alternés est liée à leurs directions divergentes. L'absence de phase d'approche avant la capture est confirmée par de nombreux enregistrements. Dans de nombreux cas - trop fréquents pour que cela résulte d'un hasard - cette espèce est contactée en concordance avec les émissions de *P. pipistrellus* et/ou *P. kuhlii*, confortant l'hypothèse de « rondes acoustiques » dans le but de se fondre dans un contexte sonore inoffensif pour les papillons de nuit, et d'optimiser le mécanisme de leurre acoustique (BARATAUD, 2011) ;
- *M. nattereri* est un glaneur actif dans toutes les strates forestières ; ses signaux sonar très performants lui permettent d'accéder à des proies discrètes et le rendent capable d'exploiter des habitats moins rentables pour ses concurrents (comme les futaies régulières jeunes) ; ainsi sa niche alimentaire est certainement l'une des plus diversifiées parmi les chiroptères européens ;



Murin de Natterer ; *Myotis nattereri*
© Erwann THEPAUD

- *M. bechsteinii* est également un glaneur, mais chasse aussi en poursuite comme le démontre de nombreuses séquences avec des phases d'approche et de capture caractéristiques ; cette dernière technique s'exerce surtout près du sol (où son activité est dominante), alors que le glanage est plus fréquent dans les frondaisons où les proies posées semblent le plus souvent débusquées en heurtant la végétation (BARATAUD, 1992). Contrairement à nos résultats, PLANCK *et al.* (2012) en Autriche ont contacté cette espèce plus souvent en canopée qu'au sol ;
- *M. emarginatus* est un glaneur d'araignées et de diptères cyclorraphes (BAUEROVA, 1986 ; BECK, 1995), arthropodes bien répartis dans toutes les strates de végétation forestière. Nos résultats montrent avec une certaine logique une activité globale presque équivalente entre sol et canopée. La répartition saisonnière le donne plus actif en canopée au printemps jusqu'à mi juillet (période où le feuillage arboré est sans doute plus productif en arthropodes), puis la tendance s'inverse au moment des chaleurs estivales (sur la période 2014-2020, quatre années ont connu des sécheresses estivales en Limousin : 2016, 2018, 2019, 2020) ;
- *M. myotis* est, en milieu forestier, principalement un glaneur de gros Carabes (ARLETTAZ & PERRIN, 1995) localisés par écoute passive, ce qui – à l'exception des rares espèces arboricoles du genre *Calosoma* – l'amène le plus souvent à explorer le sol d'un vol lent, ses signaux sonar lui servant surtout à localiser les obstacles qu'il contourne. Ce comportement a en effet été très fréquemment capté par le micro au sol. Mais son activité en canopée n'est pas nulle et s'exprime souvent par des séries de signaux à claquement final, indicateur d'un sondage de la végétation à courte distance ; elle s'exerce avec une pression similaire de mai à août, étant même équivalente à celle relevée au sol de mi mai à fin juin (voir **figure 10b en annexe**) ;
- *M. alcaethoe*, chasseur en poursuite, aurait selon nos résultats plusieurs types de spécialisation. L'une se traduit par une attirance forte pour les milieux humides en forêt (ruisseaux, suintements, flaques) qui retiennent 95 % de son activité ; c'est à l'aplomb de ces habitats qu'il descend chasser au sol à part égale avec la canopée. Mais cette dernière concentre 80 % de son activité hors zones humides, ce qui pourrait indiquer une autre spécialisation, peut-être sous pression de la compétition avec *M. mystacinus*. Ce dernier, un peu plus grand et donc moins manoeuvrable, ainsi que moins strictement spécialisé sur les signaux sonar à hautes fréquences, pourrait être moins à l'aise que *M. alcaethoe* dans le feuillage dense ;
- *M. mystacinus* montre la même tendance - moins prononcée toutefois - que *M. alcaethoe* : il se retrouve le plus souvent près du sol en zone humide, et ailleurs en forêt partage son activité



Murin à oreilles échancrées ; *Myotis emarginatus*
© David AUPERMANN

- entre strates hautes et basses ;
- *M. brandtii* est attiré aussi par les milieux forestiers riverains, mais il semble plus plastique que les deux précédents ; son activité se partage entre strates haute et basse quel que soit le contexte. Son possible statut de pionnier récent sur la zone d'étude, le rend peut-être sensible à la compétition ;
 - *M. daubentonii* est peu contacté en forêt, milieu qui n'est sans doute utilisé que de façon complémentaire, le plus souvent aux abords des ruisseaux en sous-bois dont le lit est trop étroit et/ou le cours trop torrentueux pour pratiquer son vol rasant spécialisé au-dessus des surfaces calmes ; il montre une préférence pour la strate basse (94 %) en bordure des zones humides, alors que son activité est équivalente entre strates à plus de 30 mètres de celles-ci ;
 - *R. hipposideros* a un sonar très discret (très directionnel et de faible intensité), ce qui ne facilite pas sa mise en évidence au détecteur d'ultrasons, ni l'interprétation de la forte variabilité du nombre de contacts entre stations. Il semble néanmoins qu'il ne soit

pas lié à une strate particulière en forêt. Ce chasseur en poursuite à la manoeuvrabilité excellente est à l'aise dans le feuillage dense, et nos relevés indiquent qu'il préfère très nettement (96 %) les peuplements richement stratifiés. La surface cumulée de feuillage et sa bonne répartition dans toutes les strates, seraient donc des critères positifs pour cette espèce.

Ces connaissances nouvelles sur l'écologie des chiroptères, dans le contexte forestier du nord-ouest du Massif Central de la France, mériteraient d'être complétées et mises en comparaison avec d'autres études, qui pourraient être réalisées notamment dans des types de forêts différents : forêts de plaine atlantique, forêts naturelles d'Europe Centrale, forêts méditerranéennes, forêts de montagne... La méthode et la technique utilisées sont de mise en place simple et rapide ; aussi nous espérons que de futurs travaux, menés dans des conditions comparables, viendront enrichir ce travail issu de la simple volonté de quelques naturalistes, avec l'aide de partenaires financiers régionaux dont il faut saluer l'intérêt qu'ils ont porté dès le début, et durant plusieurs années, à ce protocole.

Remerciements

Ce programme a été soutenu financièrement par l'Europe (FEDER) en 2014 et 2015, la DREAL et le Conseil régional du Limousin entre 2014 et 2016 puis par la DREAL et le Conseil régional de Nouvelle Aquitaine de 2017 à 2020.

Nous remercions aussi les propriétaires des parcelles étudiées, et les professionnels de la forêt qui nous ont communiqué des informations sur plusieurs sites, notamment Hans Kreuzler (technicien forestier indépendant, référent « futaie irrégulière » du CRPF), qui a été un compa-

gnon précieux durant tout le programme. Jérôme Yvernault, agent de l'Office Français pour la Biodiversité, nous a indiqué les sites de Grande Cazine (Noth) et de la forêt de Drouille (Dontreix).

Merci au Conservatoire des Espaces Naturels du Limousin, qui œuvre depuis plus de 20 ans pour mettre à l'abri des coupes rases quelques-unes de nos dernières forêts matures subnaturelles.

Enfin, merci à Jean-François Desmet, Perrine Mandon et Gabriel Métégnier pour leurs relectures attentives du manuscrit.

Bibliographie

ARAK, A., T. ERIKSSON & T. RADESÄTER. 1990.

The adaptive significance of acoustic spacing in male bushcrickets *Tettigonia viridissima*: a perturbation experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 1-7.

ARCHAUX F., L. TILLON, B. FAUVEL & H. MARTIN. 2013. Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: Importance of mature and regeneration stands. *Le Rhinolophe* 19: 47-58.

ARLETTAZ, R. & N. PERRIN. 1995. The trophic niches of sympatric sibling *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: do mouse-eared bats select prey? In: Racey, P.A. & S. Swift. (Eds): *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats*. Symp. zool. Soc. Lond. 67 : 361-376.

BAILEY, W.J. 1991. *Acoustic behaviour of insects*. Chapman and Hall Eds. 225 p.

BARATAUD, M. 1990. Eléments sur le comportement alimentaire des Oreillards brun et gris *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) et *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829). *Le Rhinolophe* 7 : 3-10. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.

BARATAUD, M. 1992. L'activité crépusculaire et nocturne de 18 espèces de chiroptères, révélée par marquage luminescent et suivi acoustique. *Le Rhinolophe* 9 : 23-58. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.

BARATAUD, M. 2011. Adaptation du sonar de *B. barbastellus* à la capture de papillons tympanés : un cas de mimétisme acoustique trompeur ? *Le Vespère* 2 : 95-105. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.

BARATAUD, M. 2020. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification*

des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse. 4^e éd. Biotope éditions, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 356 p. <http://ecologieacoustique.fr>

BARATAUD, M. , A. DURANEL, F. GRANDMANGE & A. LUGON. 2009. Etude d'une colonie de mise-bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 – Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier. *Le Rhinolophe* 18 : 83-112. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.

BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009A. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 de la vallée de la Gartempe (FR7 401147). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 18 p.

BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009B. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 des Gorges de la Grande Creuse (FR7 401130). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 13 p.

BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009c. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 de la vallée du Taurion (FR7 401146). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 18 p.

- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009D.** Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 des Gorges de la Vézère autour de Treignac (FR7 401109) et de la vallée de la Vézère d'Uzerche à la limite départementale 19/24 (FR7401111). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 16 p.
- 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 d'étude GMHL, Limoges. 41 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. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., D. DEMONTOUX & S. GIOSA. 2014.** Fréquentation des prairies de fauche par les chiroptères en chasse dans les Alpes du sud. *Le Vespère* 3 : 195-208. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, J. GRANDADAM & J. JEMIN. 2016.** Diversité des chiroptères dans les peuplements forestiers du Limousin (France). *Le Vespère* 6 : 397-429. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., J. BARATAUD, S. GIOSA, J. VITTIER, J. JEMIN & A. BESNARD. 2017.** Suivi temporel acoustique des chiroptères forestiers du Limousin. Bilan de la période 2014-2016. *Plumes de Naturalistes* 1 : 43-66. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- BARATAUD, M., S. GIOSA & F. LAGARDE. 2019.** Inventaire des chiroptères dans les forêts feuillues jeunes versus matures du bassin Vienne amont (Parc naturel régional de Millevaches en Limousin). *Plume de Naturalistes* 3 : 175-194. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- BAS, E. & E. BAS. 2011.** Chiroptères et naturalité des peuplements forestiers. Les chauves-souris pour inspirer un plan de restauration des forêts. Rapport 50 p.
- BAUEROVA, Z. 1986.** Contribution to the trophic biomics of *Myotis emarginatus*. *Fol. Zool.* 35(4) : 305-310.
- BECK, A. 1995.** Fecal analysis of European bat species. *Myotis* 32-33: 109-119.
- BLANC, P. 2002.** *Etre plante à l'ombre des forêts tropicales*. Nathan, Paris. 432 p.
- BOHNENSTENGEL, T. 2006.** Niche segregation in two sympatric gleaning bat species *Myotis bechsteini* and *Plecotus auritus*. Master thesis. Neuchâtel, Switzerland. 106 p.
- CAMPRODON J., D. GUIXÉ & C. FLAQUER. 2009.** Efecto de la gestion forestal sobre los quiropteros en hayedos de Cataluna. *Galemys* 21: 195-215.
- COLLINS, J & G. JONES. 2009.** Differences in bat activity in relation to bat detector height: implications for bat surveys at proposed windfarm sites. *Acta Chiropterologica* 11(2): 343-350.
- DAJOZ, R. 1998.** *Les insectes et la forêt*. Tec & Doc éd. 594 pp.
- DIETZ, C., O. VON HELVERSEN & D. NILL. 2009.** *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord*. Delachaux & Niestlé éd. 400 pp.
- DUBOS, T. 2016.** Observatoire des chauves-souris de Bretagne. Rapport GMB et Bretagne Vivante 36 p.

- FÜHRMANN, 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, Wanderungen und Genetik von Fledermäusen in Waldern – Untersuchungen als Grundlage für den Fledermausschutz*, Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz, Bundesamt für Naturschutz, Bonn, p. 131-140.
- GERHARDT, H.C. & F. HUBER. 2002.** *Acoustic communication in insects and anourans*. The University of Chicago Press. 531 p.
- GRANDJEAN, N. 2011.** Acoustic detection of bat activity in forest habitat: importance of vertical distribution and forest type. *Maîtrise universitaire ès Sciences en comportement, évolution et Conservation*. Département d'Ecologie et d'Evolution, Université de Lausanne. 35 p.
- JUNG, K., S. KAISER, S. BÖHM, J. NIESCHULZE & E.K.V. KALKO. 2012.** Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *Journal of Applied Ecology* 49: 523–531.
- 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.
- KUSCH, J., C. WEBER, S. IDELBERGER & T. KOOB. 2004.** Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoologica* 53 (2): 113-128.
- LE GUEN, M. 2002.** La boîte à moustaches pour sensibiliser à la statistique. *Bulletin de Méthodologie Sociologique*, SAGE Publications, 43-64.
- 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.** Alcatheo Bat (*Myotis alcatheo*) 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.
- MESCHÉDE, A. & K.-G. KELLER. 2003.** Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16. 248 pp.
- MOTTE, G. 2011.** Etude comparée de l'écologie de deux espèces jumelles de Chiroptères (Mammalia : Chiroptera) en Belgique : l'oreillard roux (*Plecotus auritus*) (Linn., 1758) et l'oreillard gris (*Plecotus austriacus*) (Fischer, 1829). Thèse. doct. Université de Liège. 123p.
- PLANCK, M., K. FIEDLER & G. RIETER. 2012.** Use of forest strata by bats in temperate forests. *Journal of Zoology* 286 154-162.
- RIEGER, I. & P. NAGEL. 2007.** Vertical stratification of bat activity in a deciduous forest. In: *The canopy of a temperate floodplain forest. Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. p. 141-149.
- SCHNITZLER, H.U. & E.K.V. KALKO. 2001.** Echolocation by insect-eating bats. *BioScience* 51(7) : 557-569.
- 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 p.

SCHULZE, W. & J. SCHUL. 2001. Ultrasound avoidance behaviour in the bushcricket *Tettigonia viridissima* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Experimental Biology* 204: 733–740.

SEIBERT, A-M. J.C. KOBLITZ, A. DENZINGER & H-U. SCHNITZLER. 2015. Bidirectional Echolocation in the Bat *Barbastella barbastellus*: Different Signals of Low Source Level Are Emitted Upward through the Nose and Downward through the Mouth. *PLoS ONE* 10(9): e0135590. doi:10.1371/journal.pone.0135590.

SHIEL, C.B., C.M. Mc ANEY & J.S. FAIRLEY. 1991. Analyses of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *Journal of Zoology of London* 223: 299-305.

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. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 400-412.

SIERRO, A. & R. ARLETTAZ. 1997. Barbastelles bats (*Barbastella* spp.) specialize in the predation of moths : implications for foraging tactics and conservation. *Acta ecologica* 18 (2) : 91-106.

TILLON, L. 2015. Utilisation des gîtes et des terrains de chasse par les Chiroptères forestiers, propositions de gestion conservatoire. Thèse de doctorat de l'Université de Toulouse 3 Paul Sabatier. 302 p.

VAUGHAN, N. 1997. The diets of British bats. *Mammal. Rev.* 27(2): 77-94.

WOLZ, I. 1992. Zür Ökologie des Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). Erlangung des Doktorgrades.

Naturwissenschaftlichen Fakultäten des Friedrich-Alexander-Universität. 136 p.

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.



Pour citer cet article :

BARATAUD, M. & S. Giosa. 2021. Activité de chasse des chiroptères forestiers, comparée entre sol et canopée. *Plume de Naturalistes* 5 : 1-36.

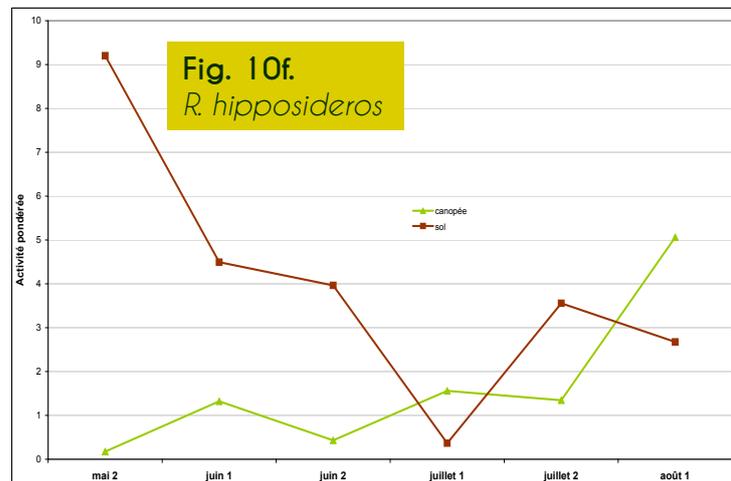
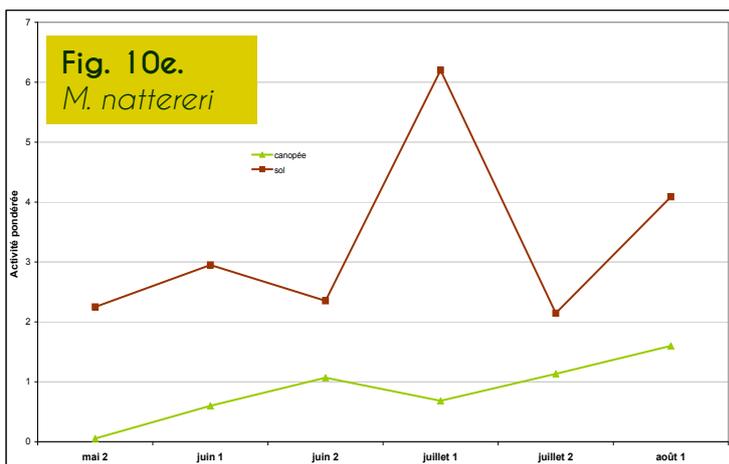
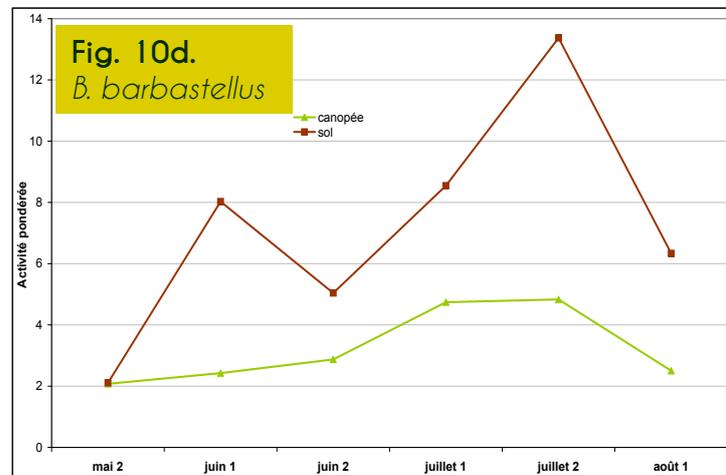
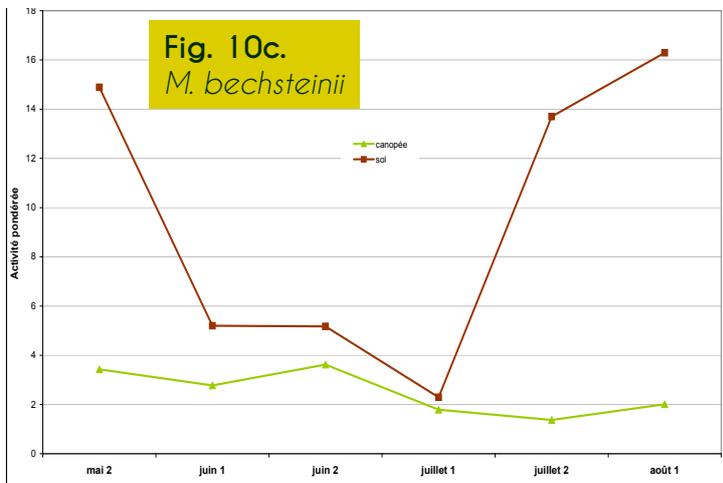
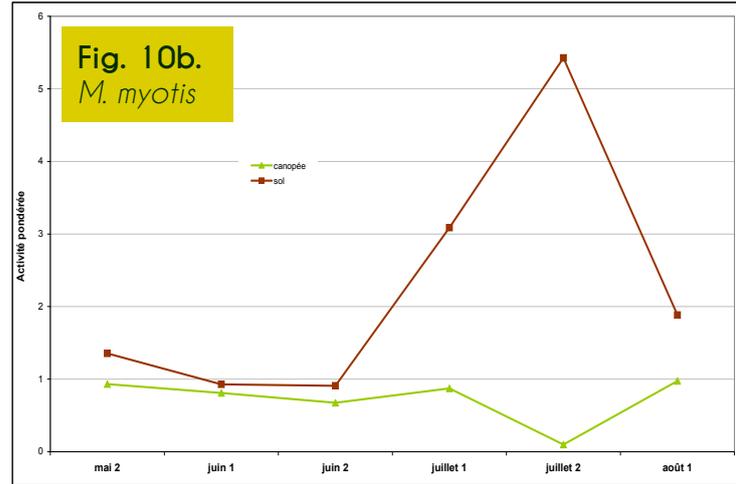
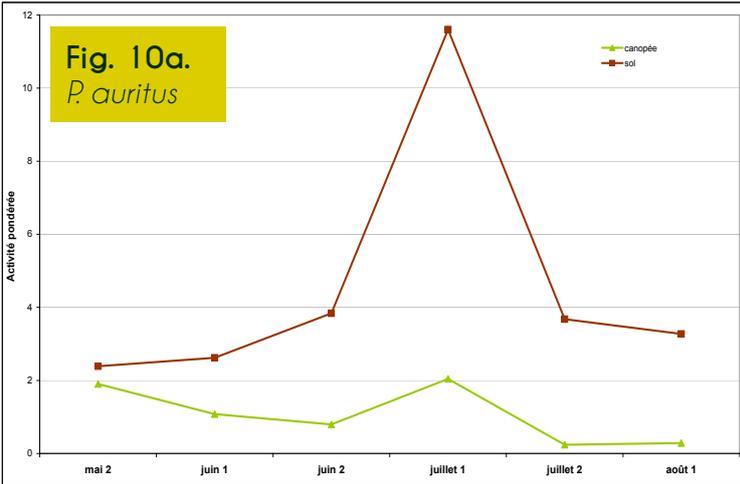
ISSN 2607-0510

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

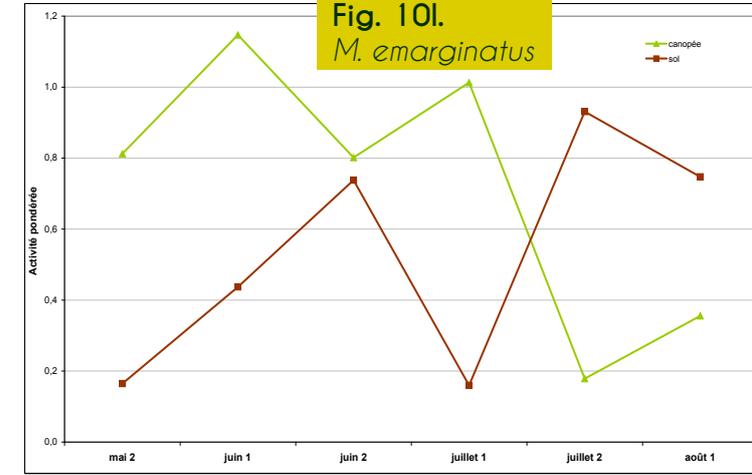
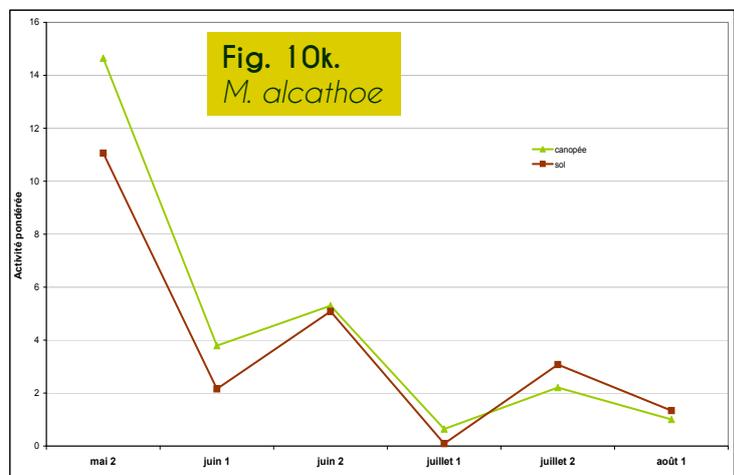
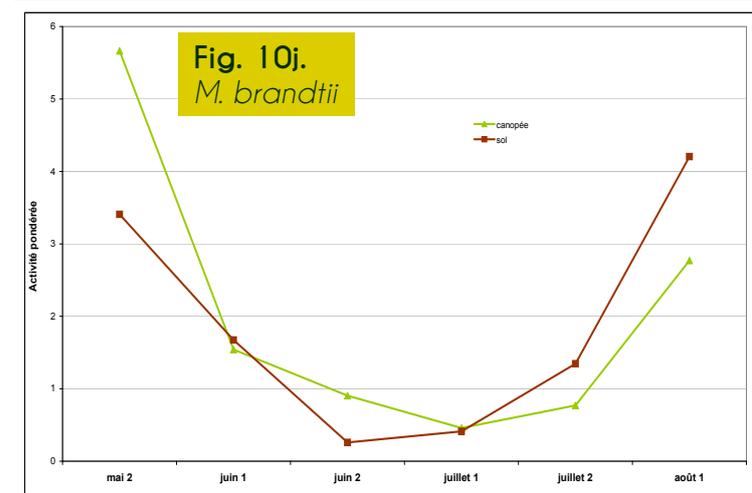
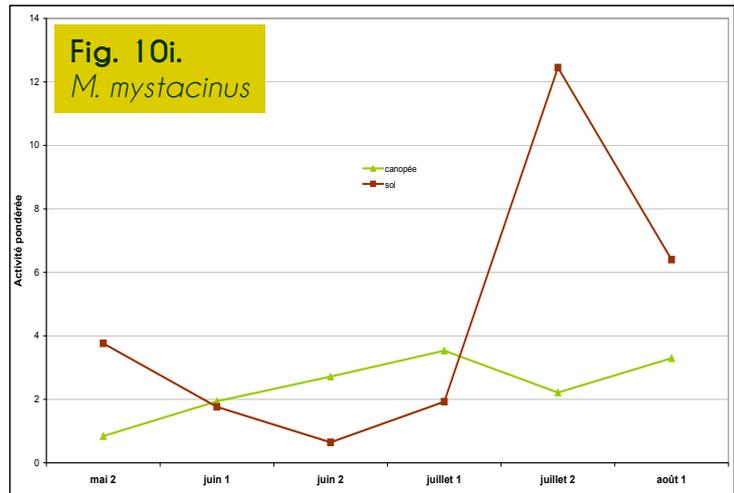
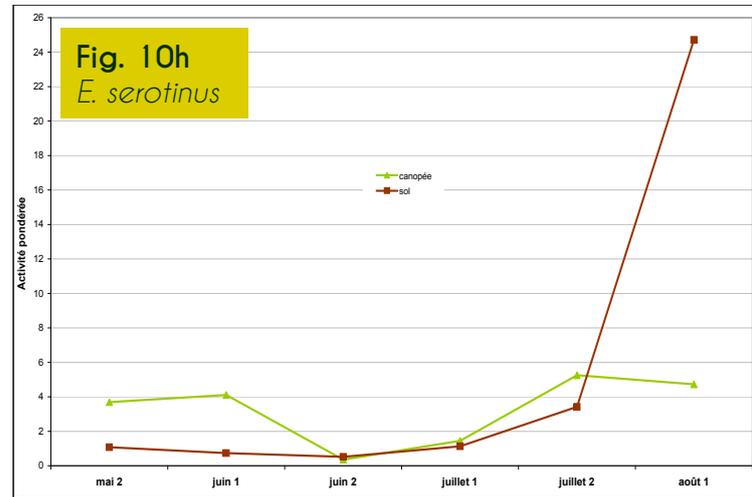
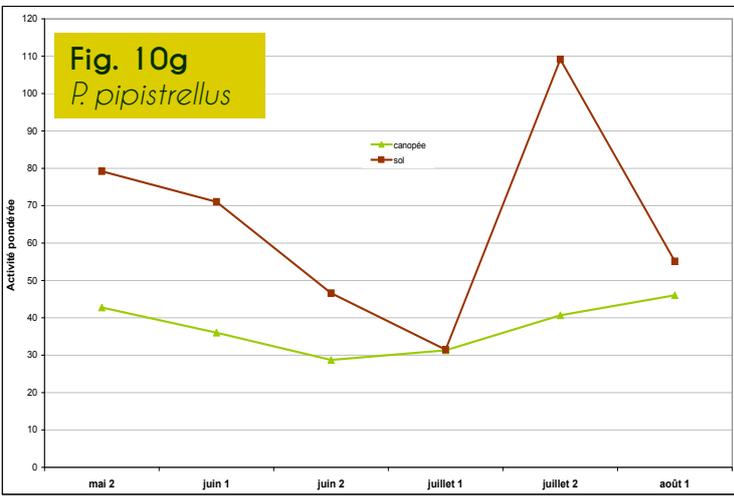
Annexe

Variation saisonnière de l'activité au sol vs en canopée, pour quelques espèces de sous-bois et de lisière

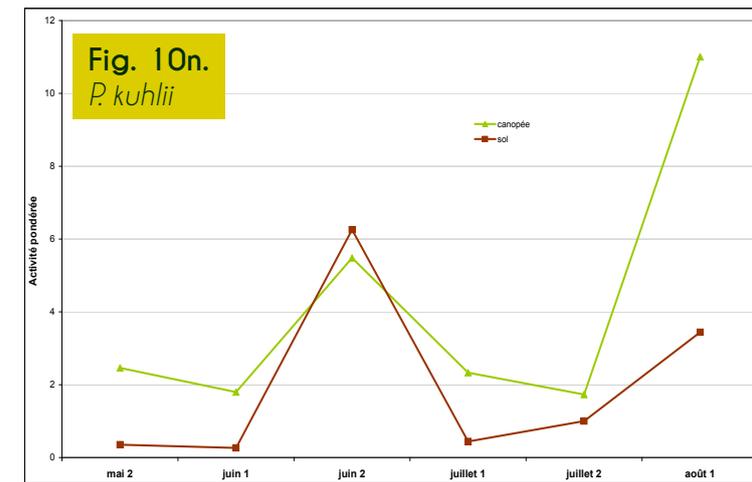
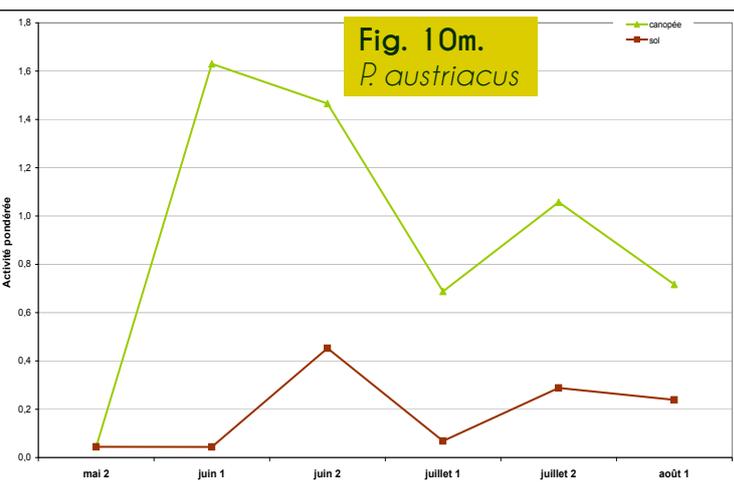
Espèces dont l'activité est prépondérante au sol à l'échelle régionale



Espèces dont l'activité est équivalente entre sol et canopée à l'échelle régionale



Espèces dont l'activité est prépondérante en canopée à l'échelle régionale



Au menu du Grand rhinolophe dans l'Ouest de la France : un plat principal et ses accompagnements au gré des paysages, de ses besoins énergétiques et de la phénologie des proies

Par

Orianne TOURNAYRE (orianne.tournayre@gmail.com)
Maxime LEUCHTMANN ; Maxime GALAN
Marine TRILLAT ; Sylvain PIRY
David PINAUD ; Ondine FILIPPI-CODACCIONI
Dominique PONTIER ; Nathalie CHARBONNEL

Résumé

La connaissance du régime alimentaire des chiroptères et de son impact sur leurs populations est un enjeu majeur pour mettre en place des stratégies de conservation adaptées à ce taxon encore mal connu et fortement menacé. Dans ce contexte, nous avons finement caractérisé le régime alimentaire du Grand Rhinolophe dans l'Ouest de la France au cours de la saison de maternité grâce à une approche moléculaire de metabarcoding basé sur l'ADN environnemental (i.e. guano). Nous avons identifié une très grande diversité de proies ingérées (17 ordres, 519 espèces) incluant des ravageurs et des vecteurs de maladies, et une composition du régime alimentaire en deux entités : une dizaine de taxons très fréquents (« plat principal ») et une large majorité de taxons très peu occurrents

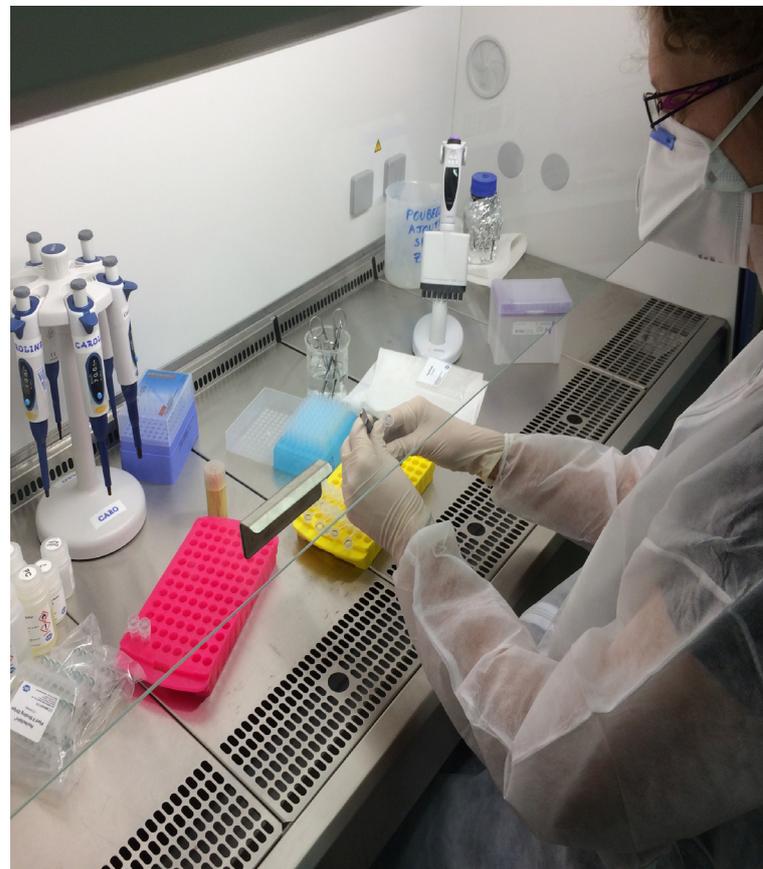


(« accompagnements »). Nous avons également montré que les variations spatiales et temporelles de la diversité et de la composition des proies ingérées illustrent l'influence de la phénologie des proies, de la demande énergétique des femelles et du paysage. Des études complémentaires incluant l'abondance et la composition nutritionnelle des proies disponibles dans le milieu sont désormais requises pour évaluer le degré de sélectivité du Grand Rhinolophe dans ses stratégies de chasse et confirmer le lien avec les contraintes énergétiques de son cycle de vie. A terme, l'ensemble de ces résultats pourra être interprété au regard de la dynamique des colonies de Grand Rhinolophe de cette région, afin d'identifier les caractéristiques du régime alimentaire qui sont liées à une meilleure santé des colonies.

Introduction

Les ressources alimentaires, tant par leur quantité que leur qualité, constituent un facteur majeur pour les populations animales et sont donc importantes à prendre en compte en biologie de la conservation (HUTCHINSON 1957 ; SCHOENER 1974). Les études alimentaires ont cependant longtemps été contraintes par des limites méthodologiques (NIELSEN et al. 2018). Le développement d'approches moléculaires pour identifier l'ADN des proies contenu dans les fèces, et en particulier le metabarcoding de l'ADN environnemental, a permis de surmonter la plupart des limites associées aux méthodes traditionnelles. Cela est notamment très utile pour étudier le régime alimentaire des chauves-souris dont la plupart sont fortement menacées ou méconnues (UICN 2019 ; SOUSA et al. 2019). Le Grand

rhinolophe (*Rhinolophus ferrumequinum*) est une espèce de chauve-souris insectivore dont le régime alimentaire et le comportement de recherche de nourriture ont surtout été explorés à l'aide des méthodes traditionnelles (analyses microscopiques), en particulier en Europe où il a connu de graves déclin au cours du siècle dernier en raison de fortes pressions anthropiques (MATHEWS et al. 2018 ; PIR 2009). Bien que généraliste, cette espèce est capable de sélectivité, notamment envers les lépidoptères lorsque ceux-ci sont abondants en été (JONES 1990). Une étude expérimentale dans des conditions contrôlées a montré que le Grand rhinolophe peut discriminer et sélectionner des proies en fonction de leur taille et de leur abondance relative dans l'environnement (KOSELJ et al. 2011 ; BARATAUD, 2015). Ces études suggèrent ainsi que le Grand rhinolophe pourrait avoir une stratégie de recherche de nourriture plastique pour maximiser



l'apport énergétique tout en minimisant les coûts énergétiques. Or, les coûts énergétiques peuvent fluctuer pendant et entre les saisons : la diminution de la manoeuvrabilité de vol des femelles gestantes, ainsi que l'augmentation des allers-retours aux gîtes pendant la période de lactation pourraient diminuer la sélectivité des chauves-souris pendant ces deux périodes. De plus, le Grand rhinolophe est très sensible au paysage entourant ses colonies, en particulier aux éléments de végétation verticaux (FROIDEVAUX *et al.* 2017 ; PINAUD *et al.* 2018 ; WANG *et al.* 2010). Il existe donc un besoin croissant d'examiner simultanément les variations temporelles et spatiales du régime alimentaire du Grand rhinolophe, en couplant une meilleure résolution taxonomique à un échantillonnage plus important pour surmonter les biais de détection et d'identification des proies des études passées.

Dans cette étude, nous avons analysé le régime alimentaire du Grand rhinolophe dans l'Ouest de la France, une zone à forte responsabilité pour la conservation de cette espèce où elle a été classée « Vulnérable » sur la Liste rouge régionale en 2015. Cette zone est dominée par un paysage agricole qui a connu d'importantes modifications en raison de l'intensification de l'agriculture depuis les années 1960 (ex : diminution des prairies et des haies ; augmentation de la taille moyenne des champs cultivés, augmentation de l'utilisation de pesticides) (AGRESTE 2016). Nous nous sommes focalisés sur la saison de maternité, car elle correspond à une période de forte dépenses et contraintes énergétiques. Plus précisément nous avons exploré si le régime alimentaire variait entre les différentes phases du cycle de maternité et / ou était associé aux caractéristiques du paysage entourant les colonies.

Méthodes

1. Echantillonnage

a) Collecte des guanos.

Nous avons collecté 95 guanos dans sept colonies de maternité de Grand rhinolophe en Poitou-Charentes, une fois par mois de Juin à Août 2018 (**Figure 1**). Les trois dates d'échantillonnage coïncident avec la gestation – début de lactation (fin mai à mi-juin), la lactation – début d'émancipation des jeunes (mi-juillet à fin juillet) et la période post-lactation (mi-août à fin août) de cette espèce de chauve-souris. Les guanos ont été prélevés à l'aide de pinces en bambou à usage unique à partir d'assiettes en carton déposées sous les colonies. Les guanos prélevés ont été conservés individuellement à -20°C jusqu'à extraction de l'ADN. Les assiettes en carton sous les colonies ont été changées tous les dix jours afin de limiter la dégradation des échantillons et de l'ADN. Cette durée, commune dans la littérature, n'a pas pu être réduite en raison de contraintes logistiques et de la nécessité de limiter la perturbation des colonies. Enfin, lors de chaque collecte, nous avons pris soin de sélectionner les guanos les moins secs et les plus isolés les uns des autres pour maximiser la qualité des échantillons et limiter la contamination entre guanos.

b) Caractérisation paysagère des colonies.

Nous avons décrit le paysage autour des colonies à l'aide de 12 variables paysagères dans un rayon de 7 km autour des colonies (distance de chasse maximale moyenne des femelles de Grand rhinolophe en période d'allaitement ; PINAUD *et al.* 2018) : bois, forêt fermée de conifères, forêt fermée de feuillus, forêt fermée mixte, forêt ouverte, haie, lande boisée, peuplier, verger, vigne,

prairie permanente et prairie temporaire. La variable « prairie permanente » regroupe les catégories « Prairie permanente - herbe prédominante » et « Prairie en rotation longue (6 ans ou plus) ». La variable « prairie temporaire » regroupe les catégories « Autre prairie temporaire de 5 ans ou moins » et « Ray-grass de 5 ans ou moins ». Les données de végétation proviennent de la base BDTopo de l'IGN (version 2018) et les données de cultures agricoles de la base du Registre Parcellaire Graphique (RPG ; occupation du sol en 2017). Les opérations spatiales sur les entités géographiques ont été réalisées à l'aide du Système d'Information Géographique QGIS 3.4.6 (QGIS Development Team 2019). Nous avons ensuite réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP)

pour caractériser le paysage des colonies. Le paysage de chaque colonie est décrit selon les coordonnées des colonies sur les axes principaux de l'ACP.

c) Analyses moléculaires et bio-informatiques.

Nous avons extrait l'ADN des 1995 échantillons puis amplifié par PCR une courte portion de l'ADN (code-barres ADN). Comme le Grand rhinolophe partage souvent ses colonies de maternité avec le Murin à oreilles échancrées (*Myotis emarginatus*) et que leurs guanos sont difficilement distinguables, nous avons utilisé un code-barre ADN qui nous permette à la fois d'identifier le prédateur et les proies. Les millions d'exemplaires de code-barres ont été indexé selon

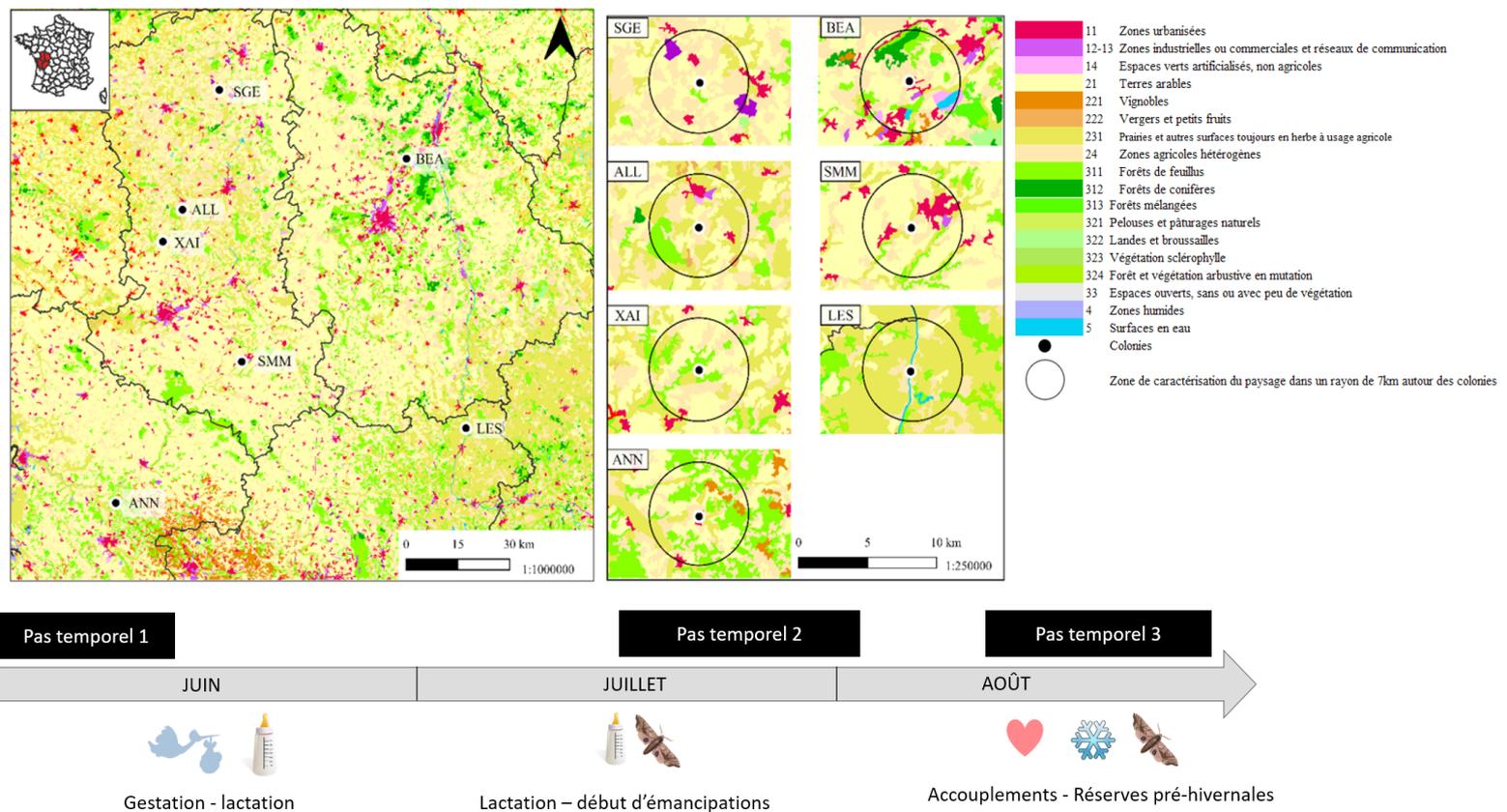


Figure 1. Période d'échantillonnage et carte paysagère (CORINE land cover) des colonies incluses dans cette étude : Allonne (ALL), Annepont (ANN), Beaumont (BEA), Lessac (LES), Sainte-Gemme (SGE), Saint-Martin-les-Melle (SMM) et Xaintray (XAI). Les trois dates d'échantillonnage coïncident avec : 1) la gestation – début de lactation (fin mai à mi-juin) ; 2) la lactation – début d'émancipation des jeunes où ceux-ci commencent à intégrer des arthropodes dans leur régime alimentaire (mi-juillet à fin juillet) ; 3) la période post-lactation où les jeunes sont totalement émancipés et où les individus se préparent aux accouplements et à l'hibernation (mi-août à fin août).

leur échantillon de provenance grâce à des étiquettes moléculaires qui nous permettent ainsi de les mélanger et de les analyser simultanément sur le séquenceur. Les code-barres ont ensuite été séquencés puis les séquences obtenues ont été filtrées (élimination des contaminations, erreurs d'amplification PCR, erreurs de séquençage, et des triplicats non concordants) et comparées aux séquences disponibles dans la base de données publique BOLD pour être attribuées quand cela est possible à un taxon. Les espèces obtenues qui ne sont pas présentes en France ou en Europe (données INPN et Fauna Europae) ainsi que les taxa non susceptibles d'être des proies du Grand rhinolophe (e.g. nematodes) ont été écartées du jeu de données. Enfin nous avons identifié les espèces d'arthropodes qualifiées comme ravageurs de cultures selon la base de données Arthemis (<http://arthemisdb.supagro.inra.fr/>). Cette base de données, en constante évolution, contient 2185 espèces d'insectes répertoriés en tant que ravageurs à la date d'extraction (04/10/19 par E. Pierre - INRAE). En l'absence de données plus précises sur ces insectes et sur les cultures dans la zone d'étude (méthodes culturales, choix variétaux, protections phytosanitaires etc.), nous n'avons pas distingué les différentes classifications de ravageurs (majeur vs mineur).

d) Analyses écologiques de la variabilité du régime alimentaire.

Les analyses de régime alimentaire ont été réalisées sur les échantillons de Grand rhinolophe ne présentant aucune contamination par d'autres vertébrés (autres espèces de chauve-souris, oiseaux, rongeurs) suite aux filtrages des données. Nous avons évalué notre efficacité à décrire la diversité des proies en fonction de notre

effort d'échantillonnage en générant des courbes d'accumulation pour chaque colonie, date d'échantillonnage et niveau de résolution taxonomique (ordre, famille, genre, espèce). Les mesures de la diversité utilisées sont basées sur les nombres de Hill car ils permettent de moduler le poids relatif des taxa abondants et rares à travers un seul paramètre q (l'ordre de diversité). Les mesures de diversité ont été calculées pour $q = 0$ (richesse des proies ; le même poids est attribué à tous les taxa) et $q = 1$ (correspond à la diversité de Shannon qui considère à la fois la richesse et la répartition des taxa dans le jeu de données). Nous avons ensuite testé les effets de la date d'échantillonnage, du paysage et de leur interaction sur la diversité alpha à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLM). Les analyses de diversité alpha ont été effectuées pour chaque niveau de résolution taxonomique à $q = 0$ et $q = 1$.

La variation spatio-temporelle de la composition du régime alimentaire a d'abord été explorée à l'aide d'histogrammes de la fréquence d'occurrence des proies. Pour chaque niveau de résolution taxonomique, nous avons ensuite construit des matrices de Bray-Curtis basées sur l'occurrence relative des taxa. Les différences entre les communautés de proies (matrice de Bray-Curtis) ont été visualisées avec des analyses multivariées non métriques (NMDS). Enfin, comme le paysage peut influencer la prévalence des taxa dans l'environnement (par exemple par la présence ou l'absence des exigences écologiques des proies), nous avons examiné si la dissimilarité de la composition du régime alimentaire entre les colonies était corrélée à la dissimilarité de la composition du paysage en utilisant le test de Mantel.

Resultats

1. Identification du prédateur

Parmi les 1986 échantillons ayant passé avec succès les différents filtres de prétraitement des données, nous avons identifié 1194 échantillons correspondant au Grand rhinolophe, 381 au Murin à oreilles échancrées, 32 au Grand murin (*Myotis myotis*) et un au genre *Eptesicus*. 29 échantillons ont été identifiés comme un mélange de deux espèces de chauves-souris, dont *R. ferrumequinum*, *M. emarginatus*, *Eptesicus* sp., l'oreillard roux (*Plecotus auritus*), le Murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*) et le Murin de Natterer (*Myotis nattereri*). Douze échantillons ont été identifiés comme des rongeurs ou un mélange de rongeurs et de chauves-souris et 106 échantillons comme des oiseaux (principalement de l'hirondelle) ou un mélange d'oiseaux et de chauves-souris. Enfin, pour 178 échantillons aucun prédateur n'a été identifié et pour 52 échantillons ni prédateur ni proies n'ont été identifiés, probablement à cause des seuils de filtres utilisés pour nettoyer les

données.

La colonie de Saint-Martin-les-Melle a été exclue de la suite des analyses en raison d'un nombre insuffisant d'échantillons de Grand rhinolophe en juin (N = 0) et en juillet (N = 1). Enfin, 82 échantillons parmi les 1115 échantillons de Grand rhinolophe des six colonies restantes ont été rejetés en raison d'une absence de détection des proies. Le jeu de données final est donc composé de 1033 échantillons.

2. Caractérisation du paysage

L'analyse en composantes principales a distingué deux types principaux de paysages. Le premier axe (Axe 1 ; 48,34 %) représente un gradient paysager allant d'un habitat dominé par les forêts (colonie de Beaumont) à un habitat semi-ouvert dominé par les prairies et les haies (colonies de Lessac, Sainte-Gemme, Allonne et Xaintray), avec une situation plutôt intermédiaire à Annepont (**Figure 2**). Le deuxième axe (Axe 2 ; 25,90 %) sépare la colonie d'Annepont - caractérisée par des vignes et des forêts de feuillus - de toutes les autres colonies.

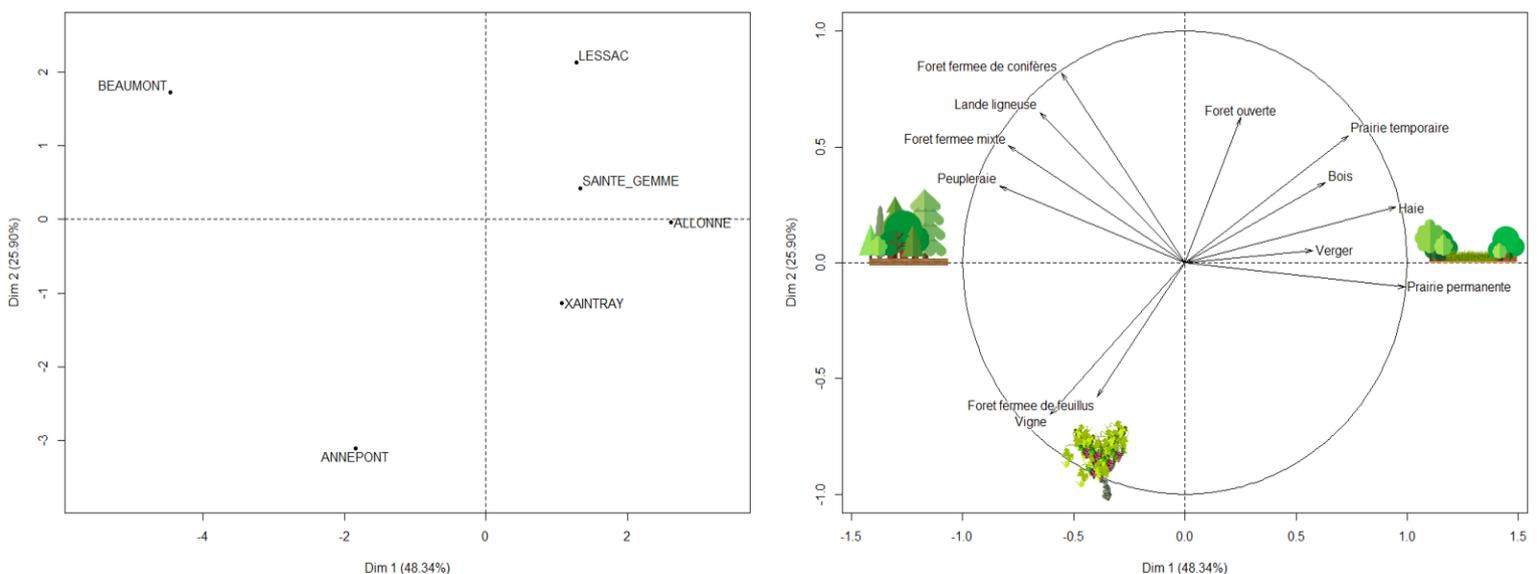


Figure 2.

Analyse en composantes principales (ACP) des 12 variables paysagères autour des six colonies étudiées (surface en hectares dans un rayon de 7km).

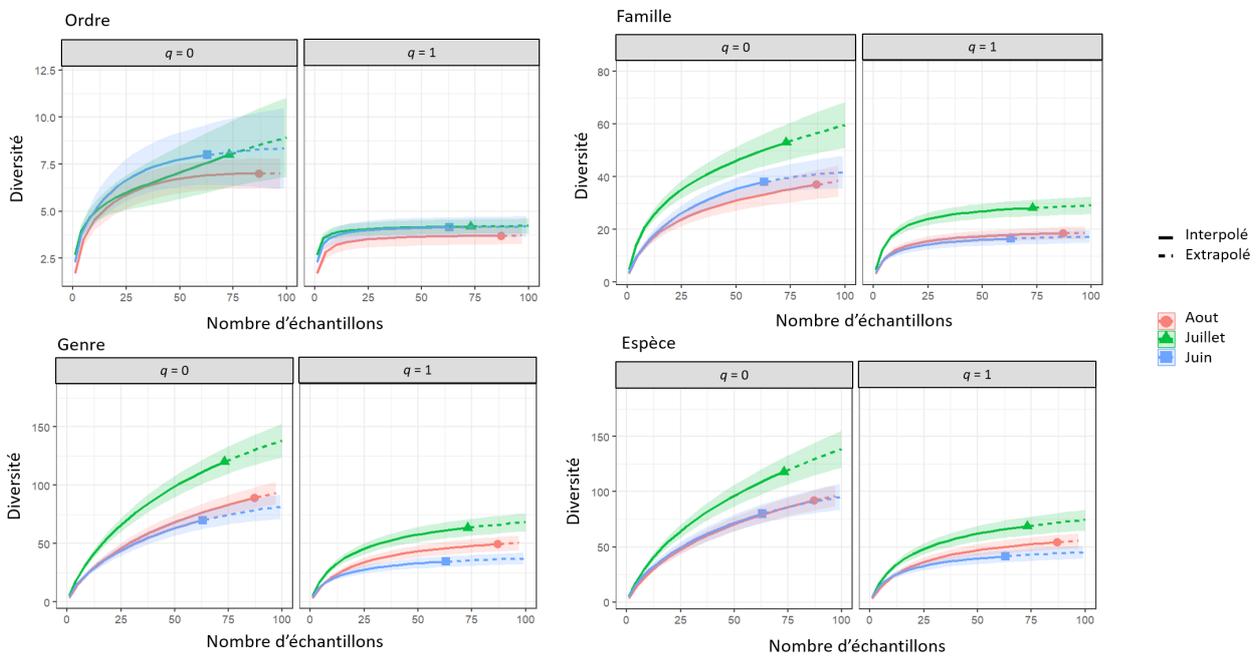


Figure 3.

Courbes d'accumulation de la diversité des proies réalisées pour la colonie d'Allonne à chaque date d'échantillonnage (Juin, Juillet et Août) et niveau taxonomique (ordre, famille, genre, espèce). La diversité a été calculée aux ordres de diversité $q = 0$ et $q = 1$. Les zones colorées correspondent à un intervalle de confiance à 95%.

3. Analyses du régime alimentaire

a) Effort d'échantillonnage.

Plus le rang taxonomique est précis, plus le nombre d'échantillons nécessaire pour capturer toute la diversité de proies est important, quelle que soit la valeur d'ordre de diversité utilisée ($q = 0$, $q = 1$). Cependant, les courbes d'accumulation montrent que lorsqu'on tient compte de la richesse spécifique seulement ($q = 0$), plus d'échantillons sont nécessaires pour atteindre le plateau de diversité (Figure 3). Par exemple, le plateau de diversité est atteint au niveau de l'ordre - globalement autour de $N \approx 75$ échantillons pour $q = 0$ et n'est pas atteint au niveau de la famille, du genre et de l'espèce tandis qu'à $q = 1$ les courbes d'accumulation atteignent le plateau aux niveaux de l'ordre ($N \approx 25$ échantillons) et de la famille ($N \approx 50$ échantillons) et atteignent presque le plateau au niveau du genre ($N \approx 75$ échantillons) et des espèces ($N > 75$ échantillons), sauf à Annepont où le plateau n'a été atteint qu'au niveau de l'ordre.

b) Caractérisation du régime alimentaire.

Nous avons identifié 679 taxa de 17 ordres d'arthropodes, 124 familles, 434 genres et 519 espèces (Figure 4). La plupart des guanos contenaient entre un et quatre taxa (médiane = 4, min = 1, max = 19, moyenne = 4,44). Trois ordres principaux ont été détectés : les lépidoptères (57 % des occurrences), les diptères (23 %) et les coléoptères (13 %). Nous avons identifié un nombre important de ravageurs agricoles avec 133 espèces répertoriées dans la base de données Arthemis représentant 31,86 % des occurrences. Les espèces « nuisibles » détectées sont principalement des lépidoptères (70,9 %; par exemple *Thaumetopoea pityocampa*, *Archips podana*), des coléoptères (13,9 %; par exemple *Curculio elephas*, *Melolontha melolontha*), des diptères (12,2 %; par exemple *Tipula lateralis*, *Nephrotoma appendiculata*) et des hémiptères (2,7 %; par exemple *Adelphoris lineolatus*, *Fieberiella florii*).

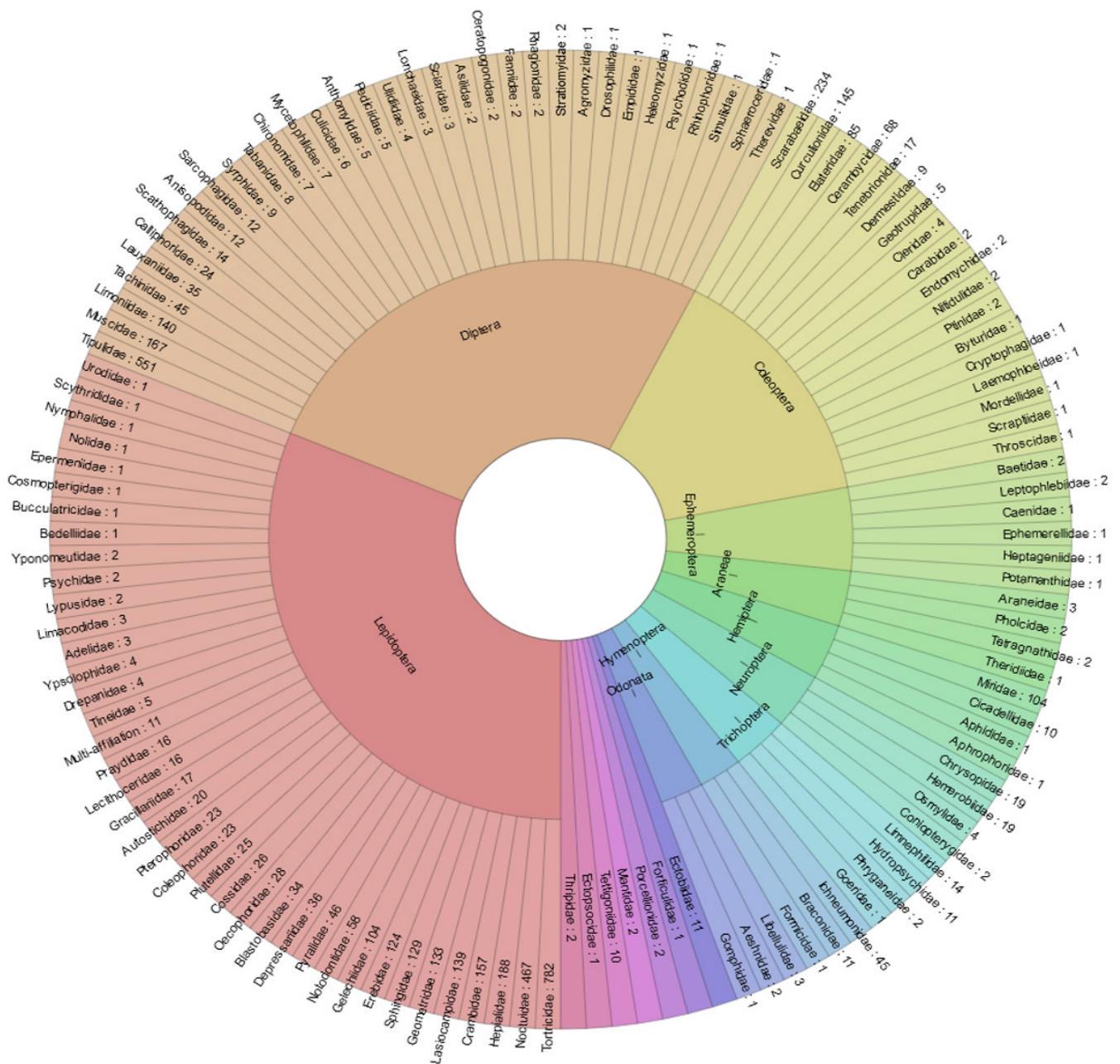


Figure 4. Représentation de la diversité taxonomique des proies détectées dans le régime alimentaire du Grand rhinolophe pour les six colonies et trois dates d'échantillonnage. Les cercles représentent les niveaux taxonomiques de la famille (le plus à l'extérieur) et de l'ordre (le plus à l'intérieur). Les chiffres correspondent aux nombres d'occurrences de chaque famille d'arthropodes dans le régime alimentaire.

Nous avons également observé une grande proportion de proies rares : 59 % des taxons proies étaient représentés par seulement deux (103 taxa) ou même une seule occurrence (300 taxa) dans les 1033 échantillons. Nous avons donc considéré un ensemble de données réduit (ci-après appelé « régime alimentaire principal ») composé des espèces de proies les plus fréquentes (fréquences d'occurrences > 5 %). Cela représente 2,50 % de

tous les taxa détectés et 24,89 % des occurrences. Dans ce régime alimentaire principal, nous avons identifié 17 taxa de trois ordres (lépidoptères, diptères, coléoptères), 10 familles, 14 genres et 15 espèces. Les espèces de lépidoptères sont: la louvette *Korscheltellus lupulina*, la sylvine *Triodia sylvina*, la tordeuse striée *Celypha striana*, la tordeuse du chêne *Tortrix viridana*, la tordeuse *Zeiraphera isertana*, la buveuse *Euthrix potatoria*, le

sphinx du peuplier *Laothoe populi* et la noctuelle trapue *Agrotis bigramma*. Les espèces de coléoptères sont : le taupin *Stenagostus rhombeus*, le scarabée *Copris lunaris* et le scarabée *Serica brunnea*. Enfin, les espèces de diptères sont la limoniide *Limonia nubeculosa*, la mouche faciale *Musca autumnalis*, la tipule *Tipula fascipennis* et la tipule géante *Tipula maxima*. Parmi les espèces composant le régime alimentaire principal, trois espèces de ravageurs agricoles et un vecteur de maladie du bétail ont été identifiés : *Serica brunnea*, *Tortrix viridana*, *Tipula maxima* et *Musca autumnalis*.

c) Variation spatio-temporelle du régime alimentaire principal et secondaire.

Diversité alpha.

En considérant l'ensemble du régime alimentaire (principal + secondaire), nous avons observé un effet positif du premier axe de l'ACP sur la diversité alpha (diversité alpha plus élevée dans les colonies caractérisées par des haies et prairies) et

un pic de diversité alpha en juillet quels que soient le rang taxonomique et les valeurs d'ordre de diversité (q) considérés. A l'ordre (q = 0 et q = 1), au genre (q = 0) et à l'espèce (q = 0), l'interaction entre l'axe 1 et la date d'échantillonnage est également significative : la diversité alpha augmente le long de l'axe 1 en juin et juillet, puis reste stable voire diminue légèrement en août.

En considérant le régime alimentaire principal uniquement, nous avons mis en évidence un effet négatif de la date d'échantillonnage et un effet positif de l'axe 1 sur la diversité alpha quels que soient les rangs taxonomiques et les valeurs d'ordre de diversité (q) considérées (**Figure 5**).

Diversité beta.

Lorsqu'on s'intéresse à l'ensemble du régime alimentaire (principal + secondaire), l'occurrence relative des lépidoptères et des diptères montre des patrons opposés de variations temporelles, avec respectivement une augmentation et une diminution au cours

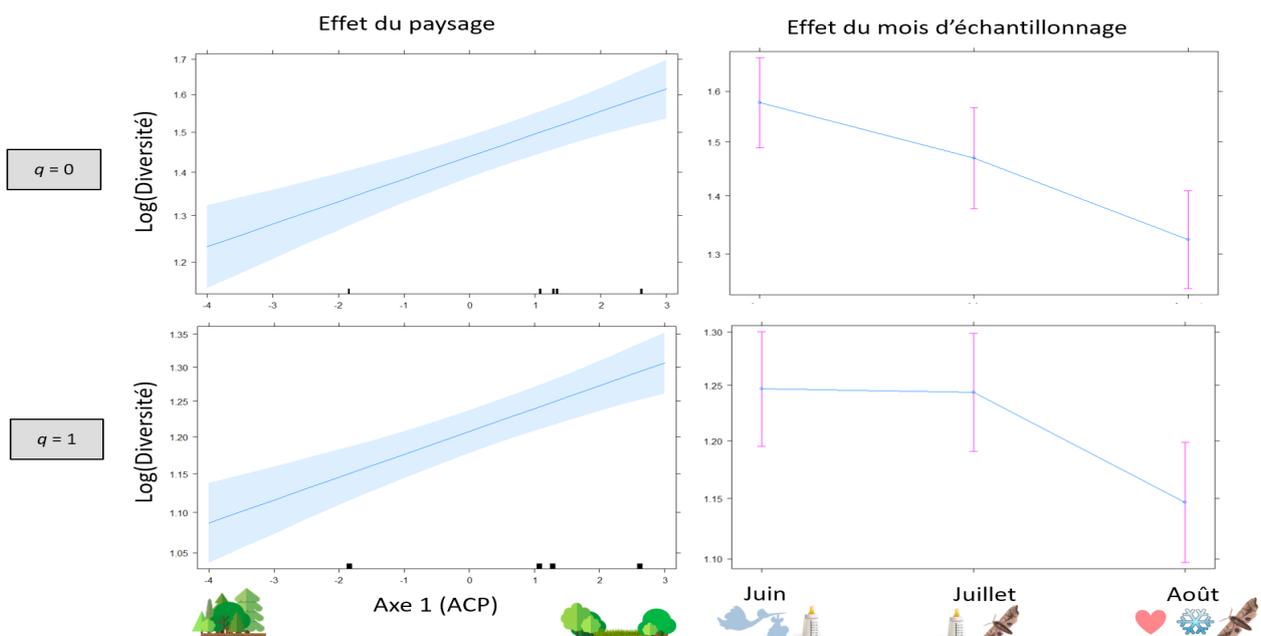


Figure 5.

Effets des variables explicatives (mois d'échantillonnage et Axe 1 de de l'ACP des variables paysagères) sur la diversité des espèces de proies dans le régime alimentaire principal. L'ombrage bleu indique l'intervalle de confiance à 95 %.

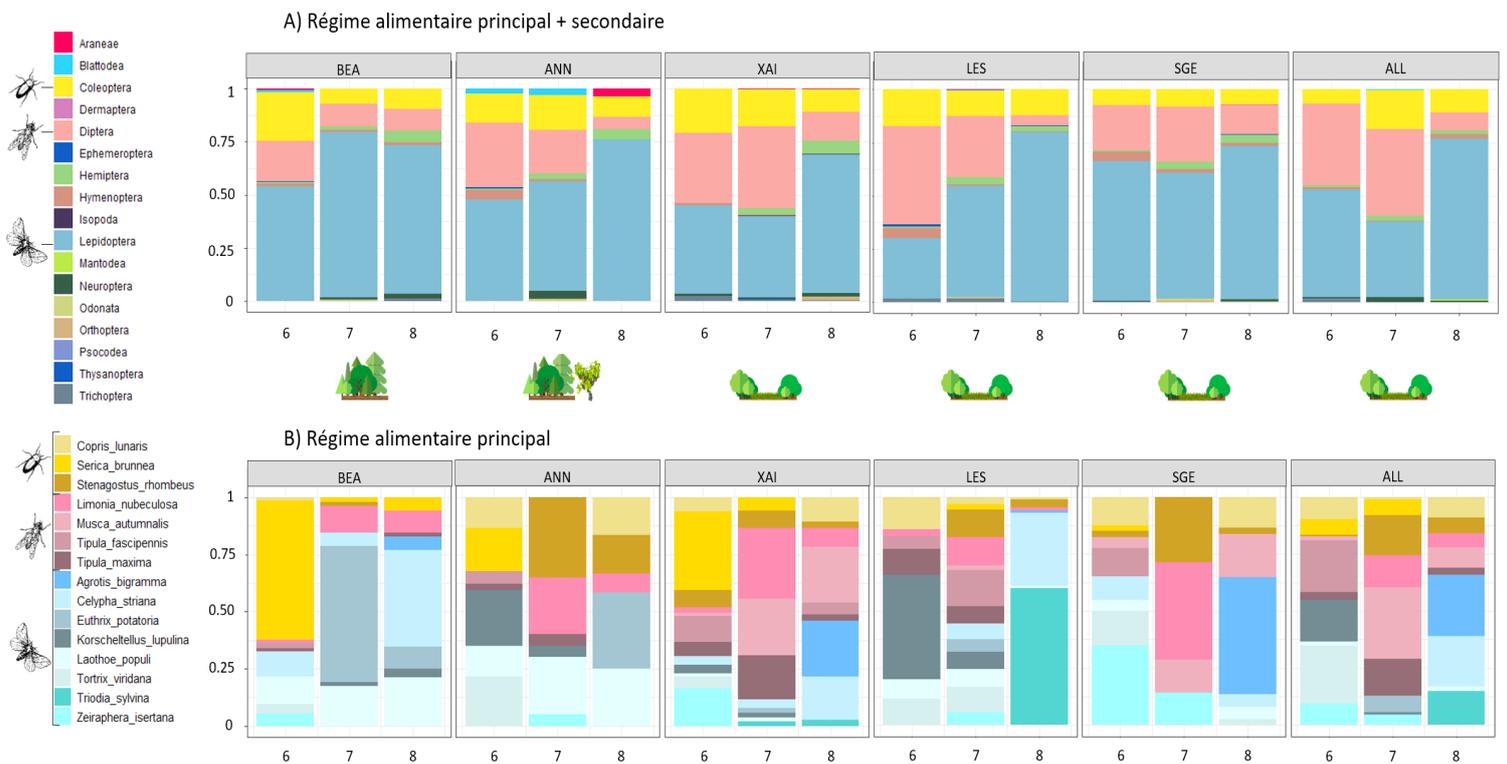


Figure 6. Fréquence d'occurrences des proies dans chaque colonie - triées selon leur coordonnée sur l'axe 1 de l'ACP (Allonne 'ALL', Annepont 'ANN', Beaumont 'BEA', Lessac 'LES', Sainte-Gemme 'SGE', Xaintray 'XAI') - pour chaque date d'échantillonnage (6 = Juin, 7 = Juillet et 8 = Août) en considérant A) le régime alimentaire dans son entièreté (principal + secondaire) au rang taxonomique de l'ordre, B) le régime alimentaire principal seulement au rang taxonomique de l'espèce. Pour les deux graphes, les trois ordres les plus fréquents (Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) et les paysages dominants selon les axes 1 et 2 de l'ACP sont représentés par des images.

de l'été (**Figure 6A**). A l'inverse dans le régime alimentaire principal uniquement, les colonies d'Annepont (paysage dominé par les vignes et les forêts), Lessac, Allonne, Sainte-Gemme et Xaintray (toutes caractérisées par des haies et des prairies) ont présenté un pic de diptères et un minimum de lépidoptères en juillet (**Figure 6B**). La colonie de Beaumont (paysage dominé par les forêts) montre un patron singulier : quelle que soit la date d'échantillonnage considérée, la communauté de proies est dominée par un ordre largement majoritaire (coléoptères en juin, lépidoptères en juillet et août) (**Figure 6**). Les graphiques représentant la variation de la composition du régime alimentaire

(NMDS) réalisés sur l'ensemble du régime alimentaire ont mis en évidence la présence des nombreuses proies rares qui exacerbent la dissemblance entre les colonies et les dates d'échantillonnage (**Figure 7A et 7B**). En considérant seulement le régime alimentaire principal, les graphiques NMDS ont montré un fort chevauchement des proies entre les dates d'échantillonnage et les colonies (**Figures 7C et 7D**). Au niveau de l'espèce, nous avons observé un patron correspondant potentiellement à la progression estivale (de juin à août), avec moins d'espèces de proies partagées entre juin (par exemple *Tortrix viridana*, *Zeiraphera isertana*) et août (par exemple *Triodia sylvina*, *Agrotis bigramma*) (**Figure 7D**).

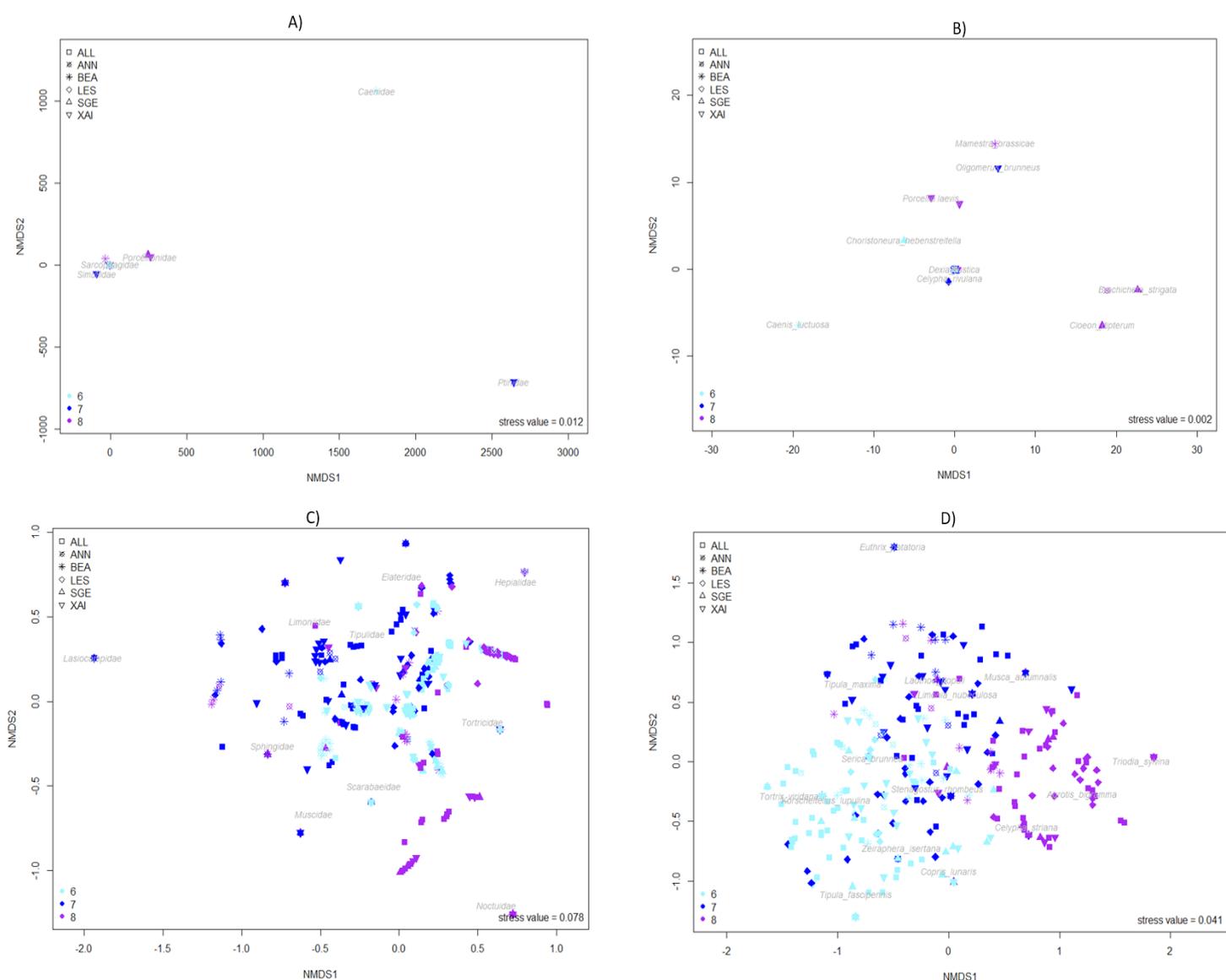


Figure 7. Représentation de la variation de la composition du régime alimentaire (NMDS, distance de Bray-Curtis) pour A) le régime alimentaire dans son entièreté au rang taxonomique de la famille, B) le régime alimentaire dans son entièreté (principal + secondaire) au rang taxonomique de l'espèce, C) le régime alimentaire principal au rang taxonomique de la famille et D) le régime alimentaire principal au rang taxonomique de l'espèce. Les noms des familles et des espèces ne sont pas représentés sur les graphes 7A et 7B pour les points dont le trop fort recouvrement empêche leur lisibilité. Abréviation : 6 = Juin (jaune), 7 = Juillet (bleu), 8 = Août (violet), ANN = Annepont (rond barré), ALL = Allonne (carré), BEA = Beaumont (étoile), LES = Lessac (losange), SGE = Sainte-Gemme (triangle pointé vers le haut) and XAI = Xaintray (triangle pointé vers le bas).

Enfin, nous avons observé que plus les paysages diffèrent, plus le régime alimentaire diffère lorsque l'on considère l'ensemble du régime alimentaire (famille : $p = 0,006$ et $r = 0,015$, genre : $p = 0,003$ et $r = 0,015$, espèce : $p = 0,002$ et $r = 0,012$,

mais pas à l'ordre : $p = 0,478$ et $r = 3,32e-05$) ou le régime alimentaire principal (ordre : $p = 0,012$ et $r = 0,024$, famille : $p = 0,029$ et $r = 0,013$, genre : $p = 0,001$ et $r = 0,025$, espèce : $p = 0,001$ et $r = 0,020$).

Discussion

Grâce à l'utilisation du metabarcoding environnemental, nous avons montré que le régime alimentaire du Grand rhinolophe est beaucoup plus diversifié que précédemment décrit dans la littérature (JONES 1990 ; FLANDERS & JONES 2009 ; GALAN *et al.* 2018 ; ALBERDI *et al.* 2020 ; Aldasoro *et al.* 2019).

Cependant, malgré un nombre important d'échantillons dans notre étude, nous n'avons pas pu réaliser une description complète de l'ensemble de la diversité des proies pour chaque date d'échantillonnage et colonie étudiée ($q = 0$, plateaux non atteints), bien que nous en ayons décrit la grande majorité (plateau de diversité atteint à $q = 1$). Ceci est probablement dû au nombre très élevé de proies très peu communes (300 taxons à une seule occurrence dans l'ensemble des données) qui nous empêchent d'atteindre le plateau de diversité (RAZGOUR *et al.* 2011 ; VESTERINEN *et al.* 2013 ; CLARE *et al.* 2009). Les courbes d'accumulation suggèrent qu'environ 25 échantillons par colonie et par pas temporel pourraient être suffisants pour décrire la diversité au niveau de l'ordre, entre 50 et 75 échantillons au niveau de la famille et entre 75 et plus de 100 échantillons au niveau du genre et de l'espèce. Puisque un grand nombre d'échantillons est requis pour capturer la totalité de la diversité en proies et parce qu'il est important de minimiser les perturbations et le stress des chauves-souris lors de l'échantillonnage, nous recommandons aux futures études de régime alimentaire des chauves-souris de s'appuyer sur un grand nombre de guano collectés sous les colonies plutôt que sur des guanos prélevés sur des chauves-souris capturées (généralement < 30 échantillons ; VALLEJO *et al.* 2019 ;

ALDASORO *et al.* 2019 ; ALBERDI *et al.* 2020 ; GALAN *et al.* 2018 ; BOHMANN *et al.* 2018).

Nos résultats suggèrent également une partition du régime alimentaire du Grand rhinolophe en deux entités : un régime alimentaire principal (« plat principal ») et un régime alimentaire secondaire (« accompagnements ») composé d'une multitude de proies très peu communes. Cela corrobore une étude antérieure basée sur des analyses microscopiques de guanos de Grand rhinolophe en Angleterre qui suggérait que divers papillons de nuit, coléoptères, tipulidés et ichneumonidés pourraient être considérés comme des « proies clés » ou des « proies secondaires » (RANSOME & PRIDDIS 2005). Bien que de nombreuses proies clés décrites par RANSOME & PRIDDIS (2005) aient également été trouvées dans le régime alimentaire principal de notre étude, certaines différences subsistent probablement à cause de deux biais principaux. Premièrement, l'approche microscopique ne permet pas de détecter et d'identifier de manière résolutive certaines proies : cela peut biaiser l'importance relative de chaque proie dans le régime alimentaire. Deuxièmement, la délimitation des contours du régime alimentaire principal et secondaire, sur la base des fréquences d'occurrences, reste encore arbitraire. Cette question mérite des études plus approfondies qui pourraient fournir des critères objectifs pour faire la distinction entre les régimes principaux et secondaires.

La partition du régime alimentaire en deux entités repose probablement sur les caractéristiques de chasse du Grand rhinolophe. Son système d'écholocation lui permet de discriminer les insectes, leur vitesse et leur trajectoire en compensant les effets Doppler induits par son propre

vol (VON DER EMDE & MENNE 1989 ; BARATAUD 2015). En se basant sur la fréquence de ses rencontres avec les proies et la taille de ces dernières, le Grand rhinolophe est capable de déterminer la rentabilité des proies afin de prendre des décisions de chasse pertinentes depuis son perchoir (KOSELJ *et al.* 2011). Le Grand rhinolophe pourrait ainsi exploiter ses proies préférées (régime principal) tout en développant simultanément une stratégie plus opportuniste par la consommation d'une large gamme de proies disponibles (régime secondaire) grâce à l'alternance de ses deux tactiques de chasse au cours de la nuit : la recherche de proies en vol et la recherche de proies depuis un perchoir. Puisque la recherche des proies depuis un perchoir induit un coût métabolique moins élevé que la recherche de proies en vol, le Grand rhinolophe pourrait être plus sélectif sur la taille et / ou le comportement des proies lors de la chasse depuis un perchoir (tactique à faible coût - haut rendement ; NADJAFZADEH *et al.* 2016) par rapport à la recherche active en vol (KOSELJ *et al.* 2011; VOIGT *et al.* 2010). Dans ce contexte, le régime secondaire pourrait jouer un rôle de complément alimentaire pour permettre la survie lorsque les proies essentielles sont rares (MIRHOSSEINI *et al.* 2015). Le rôle énergétique du régime alimentaire secondaire est bien connu chez l'Homme (TAYLOR *et al.* 2005 ; FANELLI & STEVENHAGEN 1985 ; MCGOWAN *et al.* 2012 ; KOEHLER *et al.* 1989) mais reste inexploré chez la plupart des animaux. Ainsi, de nouvelles études combinant analyses écologiques et nutritionnelles seront d'un grand intérêt pour mieux évaluer l'importance relative du régime principal et du régime secondaire dans l'apport énergétique et minéral des chauves-souris insectivores.

Notre étude suggère une forte plasticité spatiale et temporelle du régime alimentaire du Grand rhinolophe. Trois facteurs importants semblent influencer la diversité, la composition et les variations spatio-temporelles de ce régime alimentaire pendant la période de maternité : la disponibilité en proies dans le milieu, les contraintes énergétiques saisonnières et la composition du paysage autour des colonies. Des études antérieures ont suggéré que la disponibilité en proies est un facteur principal régulant le moment de la mise bas chez les chauves-souris insectivores et par conséquent le succès de la reproduction chez les chauves-souris dépend fortement de la synchronisation de la reproduction avec les pics de disponibilité de la nourriture (ARLETTAZ *et al.* 2001 ; NURUL-AIN *et al.* 2017). Dans cette étude, le pic de diversité des proies observé en juillet pourrait s'expliquer par les variations d'abondance des insectes au cours de l'été puisqu'un pic de diversité d'insectes est souvent observé au milieu de cette saison ou près de celui-ci (WOLDA 1988). Or, le mois de juillet correspond à la période de lactation qui est très contraignante énergétiquement pour les femelles Grand rhinolophe. La diminution de la diversité alimentaire qui s'ensuit à la fin de l'été peut s'expliquer par le fait que les chauves-souris doivent accumuler rapidement des réserves pour la saison des accouplement et/ou de l'hibernation. Par conséquent, la stratégie d'alimentation en août devrait cibler les espèces de proies abondantes et rentables d'un point de vue nutritionnel (par exemple riches en acides gras ; LEVIN *et al.* 2013 ; KRÜGER *et al.* 2014) et peut être associée à des changements de composition / diversité microbienne, hormonale ou métabolique (KRONFELD-SCHOR *et al.* 2000 ; SRIVASTAVA & KRISHNA 2008 ; LEVIN *et al.* 2013 ; XIAO *et al.* 2019).

Parmi les proies disponibles le Grand rhinolophe semble toutefois montrer un certain degré de sélectivité. Par exemple, les lépidoptères *Korscheltellus lupulina* et *Tortrix viridana* ont peu été détectés en juillet ou août, bien que les adultes volants soient naturellement abondants tout l'été. À ce stade, nous manquons d'informations primordiales sur la disponibilité des insectes (abondance et composition nutritionnelle) tout au long de la période de maternité du Grand rhinolophe pour évaluer le degré de sélectivité du Grand Rhinolophe dans ses stratégies d'approvisionnement et confirmer le lien avec les contraintes énergétiques de son cycle de vie. De plus, une analyse plus approfondie des variations alimentaires interindividuelles, en collectant un plus grand nombre d'échantillons, serait pertinente. En effet, les différences dans les caractéristiques d'écholocation, les

performances de vol et de chasse entre les juvéniles et les adultes peuvent, par exemple, contribuer à un plus large éventail de proies lorsque les jeunes commencent à se nourrir par rapport aux adultes (SALSAMENDI *et al.* 2008 ; ROLSETH *et al.* 1994 ; ARRIZABALAGA 2019 ; ESCUDERO *et al.* 2019 ; CZENZE *et al.* 2018).

Enfin, nous avons constaté que la diversité du régime alimentaire était plus faible dans les colonies dont le paysage est caractérisé par des forêts fermées de feuillus, de conifères et mixtes (zones arborées > 5000 m² avec couvert arboré > 40 % ; base BDTopo de l'IGN) par rapport aux colonies entourées de haies, prairies permanentes et temporaires. Ce résultat semble refléter l'adaptation (écholocation, stratégies de chasse ; DIETZ *et al.* 2013 ; JONES & RAYNER 1989) du Grand rhinolophe à des habitats de chasse semi-encombrés



où les éléments de végétation verticaux tels que les haies ont un rôle très important pour ses déplacements (PINAUD *et al.* 2018). En effet, dans les milieux agricoles les haies peuvent à la fois servir de repère dans l'espace mais également concentrer une forte diversité d'insectes ce qui pourrait ainsi faciliter l'accès aux proies par le Grand rhinolophe (VERBOOM & SPOELSTRA 1999 ; LEWIS 1969 ; FORMAN & BAUDRY 1984 ; HOLLAND & FAHRIG 2000). Néanmoins, une caractérisation plus fine du paysage (âge des forêts, nature et gestion des prairies) ainsi que des données de diversité et d'abondance locales des insectes seront requises pour mieux comprendre le patron observé dans notre étude. Il est probable que les différences associées aux caractéristiques du paysage dans les communautés de proies conduisent à la sélection de différentes proies (KOLKERT *et al.* 2020 ; DANKS 2007 ; CLARE *et al.* 2011). Cependant, les colonies étudiées étaient réparties de manière hétérogène le long du continuum de paysage forêt-prairie. L'évaluation du régime alimentaire dans plus de colonies qui représenteraient mieux le continuum paysager pourrait être particulièrement utile pour approfondir notre compréhension de cette relation entre la diversité du régime alimentaire et le paysage.

En termes de conservation, bien que le Grand rhinolophe consomme un large spectre d'arthropodes, l'existence d'un régime alimentaire principal - potentiellement essentiel pour optimiser sa survie et la reproduction - pourrait le rendre particulièrement vulnérable à la modification du paysage, aux effets indirects des traitements antiparasitaires bovins et plus globalement à l'utilisation massive des pesticides (GONZALEZ-TOKMAN *et al.* 2017 ; GEIGER *et al.* 2010 ; POCOCK & JENNINGS 2008 ; DIETZ *et al.* 2013 ; FROIDEVAUX

et al. 2019 ; FINCH *et al.* 2020). De futures études se focalisant sur le lien entre les différentes partitions du régime alimentaire et la valeur sélective (survie, succès de reproduction) des individus permettront de mieux appréhender l'importance du régime alimentaire principal et de sa plasticité sur la santé des colonies.

Enfin, notre étude a permis la détection d'un très grand nombre d'arthropodes ravageurs (un tiers des occurrences) confirmant que le Grand rhinolophe pourrait être un bon candidat pour la chirosurveillance (détection des insectes ravageurs agricoles) ou la lutte contre les ravageurs de cultures (WEIER *et al.* 2019 ; COHEN *et al.* 2020 ; MASLO *et al.* 2017). Cependant, nos résultats fournissent également des preuves supplémentaires de la présence d'arthropodes bénéfiques pour l'agriculture (c'est-à-dire des ennemis naturels des ravageurs) dans son régime alimentaire. L'évaluation de l'impact du Grand rhinolophe sur les populations de ravageurs et des arthropodes bénéfiques, seront nécessaires pour évaluer davantage l'efficacité du Grand rhinolophe en tant qu'agent de lutte contre les arthropodes ravageurs.



© Maxime LEUCHTMANN

Remerciements

Nous remercions très sincèrement Poitou-Charente Nature (PCN) qui coordonne le programme pour les associations ainsi que les salariés de ces associations A. Cheron, J. Dechartre, M. Dorfiac, Y. Prioul et l'ensemble des personnes impliquées dans l'échantillonnage du guano.

Nous remercions également les entomologistes E. Pierre et J-C. Streito pour leur aide précieuse avec les espèces d'arthropodes ravageuses de cultures. Ce travail est issu de la thèse d'Orianne Tournayre financée par le LabEx CeMEB (ANR «Investissements d'Avenir» program ANR-10-LABX-04-01) et co-encadrée par N. Charbonnel et D. Pontier.

Les données de séquençage obtenues dans cette étude ont été produites grâce aux installations du LabEx Centre Méditerranéen Environnement

Biodiversité (LabExCeMEB, plateforme GenSeq). Les analyses ont été réalisées sur la plateforme de calcul CBGP HPC et sur la plateforme de calcul Genotoul. Ce travail a été financé par le LabEx ECOFECT (ANR-11-LABX-0048) de l'Université de Lyon via le programme "Investissements d'Avenir" (ANR-11-IDEX-0007) opéré par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR), un financement interne du Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, un financement du département EcoFA de l'INRAE, de la région Nouvelle-Aquitaine et de la DREAL Nouvelle Aquitaine et a reçu un soutien financier de la SFE², H&B, OFB, FRB via la Bourse 2020 d'Ecologie impliquée.

Bibliographie

AGOSTA, SALVATORE J., DAVID MORTON, ET KELLIE M. KUHN. 2003. Feeding Ecology of the Bat *Eptesicus fuscus*: 'Preferred' Prey Abundance as One Factor Influencing Prey Selection and Diet Breadth. *Journal of Zoology* 260 (2): 169-77. <https://doi.org/10.1017/S0952836903003601>

AGRESTE. 2016. Memento France Region. Statistics from the French Ministry of Agriculture, Food and Forest.

ALBERDI, ANTON, ORLY RAZGOUR, OSTAIZKA AIZPURUA, ROBERTO NOVELLA-FERNANDEZ, JOXERRA AIHARTZA, IVANA BUDINSKI, INAZIO GARIN. 2020. DNA Metabarcoding and Spatial Modelling Link Diet Diversification with Distribution Homogeneity in European Bats. *Nature Communications* 11 (1): 1-8. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14961-2>

ALDASORO, MIREN, INAZIO GARIN, NEREA VALLEJO, UNAI BAROJA, AITOR ARRIZABALAGA-ESCUDERO, URTZI GOITI, ET JOXERRA AIHARTZA. 2019. Gaining Ecological Insight on Dietary Allocation among Horseshoe Bats through *Molecular Primer Combination*. *PLOS ONE* 14 (7): e0220081. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220081>

ARLETTAZ, R., P. CHRISTE, A. LUGON, N. PERRIN & P. VOGEL. 2001. Food Availability Dictates the Timing of Parturition in Insectivorous Mouse-Eared Bats. *Oikos* 95 (1): 105-11. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950112.x>

ARRIZABALAGA, ESCUDERO, AITOR, T. MERCKX, G. GARCÍA BAQUERO, N. WAHLBERG, O. AIZPURUA, I. GARIN, U. GOITI & J. AIHARTZA. 2019. Trait-Based Functional Dietary Analysis Provides a Better Insight into the

Foraging Ecology of Bats. *Journal of Animal Ecology* 88 (10): 1587-1600. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13055>

BARATAUD, M. 2015. *Acoustic Ecology of European Bats: Species Identification, Study of Their Habitats and Foraging Behaviour*. Biotope. 340 p.

BOHMANN, KRISTINE, SHYAM GOPALAKRISHNAN, MARTIN NIELSEN, LUISA DOS SANTOS BAY NIELSEN, GARETH JONES, DANIEL G. STREICKER, & M. THOMAS P. GILBERT. 2018. Using DNA Metabarcoding for Simultaneous Inference of Common Vampire Bat Diet and Population Structure. *Molecular Ecology Resources* 18 (5): 1050-63. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12891>

CLARE, E. L., B. R. BARBER, B. W. SWEENEY, P. D. N. HEBERT, & M. B. FENTON. 2011. Eating Local: Influences of Habitat on the Diet of Little Brown Bats (*Myotis lucifugus*). *Molecular Ecology* 20 (8): 1772-80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05040.x>

CLARE, E.L., ERIN E. FRASER, HEATHER E. BRAID, M. BROCK FENTON, & PAUL D. N. HEBERT. 2009. Species on the Menu of a Generalist Predator, the Eastern Red Bat (*Lasiurus borealis*): Using a Molecular Approach to Detect Arthropod Prey. *Molecular Ecology* 18 (11): 2532-42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04184.x>

COHEN, YUVAL, SHIRLI BAR-DAVID, MARTIN NIELSEN, KRISTINE BOHMANN, & CARMİ KORINE. 2020. An Appetite for Pests: Synanthropic Insectivorous Bats Exploit Cotton Pest Irruptions and Consume Various Deleterious Arthropods. *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/mec.15393>

- CZENZE, ZENON J., J. LEON TUCKER, ELIZABETH L. CLARE, JOANNE E. LITTLEFAIR, DAVID HEMPRICH BENNETT, HERNANI F. M. OLIVEIRA, R. MARK BRIGHAM, ANTHONY J. R. HICKEY, & STUART PARSONS. 2018.** Spatiotemporal and Demographic Variation in the Diet of New Zealand Lesser Short-Tailed Bats (*Mystacina tuberculata*). *Ecology and Evolution* 8 (15): 7599-7610. <https://doi.org/10.1002/ece3.4268>
- DANKS, H. V. 2007.** The elements of seasonal adaptations in insects. *The Canadian Entomologist* 139 (1): 1-44. <https://doi.org/10.4039/n06-048>
- DIETZ, MARKUS, JACQUES B. PIR, & JESSICA HILLEN. 2013.** Does the Survival of Greater Horseshoe Bats and Geoffroy's Bats in Western Europe Depend on Traditional Cultural Landscapes? *Biodiversity and Conservation* 22 (13-14): 3007-25. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0567-4>
- EMDE, GERHARD VON DER, & DIETER MENNE. 1989.** Discrimination of Insect Wing-beat-Frequencies by the Bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology A* 164 (5): 663-71. <https://doi.org/10.1007/BF00614509>
- FANELLI, M.T., & K.J. STEVENHAGEN. 1985.** Characterizing consumption patterns by food frequency methods: core foods and variety of foods in diets of older Americans. *Journal of the American Dietetic Association* 85 (12): 1570-76.
- FINCH, DOMHNALL, HENRY SCHOFIELD, KEVIN D. FLOATE, LAURA M. KUBASIEWICZ, ET FIONA MATHEWS. 2020.** Implications of Endectocide Residues on the Survival of Aphodiine Dung Beetles: A Meta-Analysis. *Environmental Toxicology and Chemistry* 39 (4): 863-72. <https://doi.org/10.1002/etc.4671>
- FLANDERS, JON, & GARETH JONES. 2009.** Roost Use, Ranging Behavior, and Diet of Greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*) using a Transitional Roost. *Journal of Mammalogy* 90 (4): 888-96.
- FORMAN, RICHARD T. T., & JACQUES BAUDRY. 1984.** Hedgerows and Hedgerow Networks in Landscape Ecology. *Environmental Management* 8 (6): 495-510. <https://doi.org/10.1007/BF01871575>
- FROIDEVAUX, JÉRÉMY S. P., KATHERINE L. BOUGHEY, KATE E. BARLOW, & GARETH JONES. 2017.** Factors Driving Population Recovery of the Greater Horseshoe Bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) in the UK: Implications for Conservation. *Biodiversity and Conservation* 1-21. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1320-1>
- FROIDEVAUX, JÉRÉMY S. P., MOTH BROYLES, & GARETH JONES. 2019.** Moth responses to sympathetic hedgerow management in temperate farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 270-271: 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.008>
- GALAN, MAXIME, JEAN-BAPTISTE PONS, ORIANNE TOURNAYRE, ÉRIC PIERRE, MAXIME LEUCHTMANN, DOMINIQUE PONTIER, & NATHALIE CHARBONNEL. 2018.** Metabarcoding for the Parallel Identification of Several Hundred Predators and Their Prey: Application to Bat Species Diet Analysis. *Molecular Ecology Resources* 18 (3): 474-89. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12749>
- GEIGER, FLAVIA, JAN BENGTTSSON, FRANK BERENDSE, WOLFGANG W. WEISSER, MARK EMMERSON, MANUEL B. MORALES, PIOTR CERYNGIER. 2010.** Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11 (2): 97-105. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001>

- GONZALEZ-TOKMAN, DANIEL, IMELDA MARTINEZ-MORALES, ARODI FARRERA, MARIA DEL ROSARIO ORTIZ-ZAYAS, & JEAN-PIERRE LUMARET. 2017.** Effects of an Herbicide on Physiology, Morphology, and Fitness of the Dung Beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environmental Toxicology and Chemistry* 36 (1): 96-102. <https://doi.org/10.1002/etc.3498>
- HOLLAND, JEFF, & LENORE FAHRIG. 2000.** Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78 (2): 115-22. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00123-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00123-1)
- HUTCHINSON, GE. 1957.** Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp 22: 415-27.
- IUCN. 2019.** The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-1. <http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 21 March 2019
- JONES, G. 1990.** Prey Selection by the Greater Horseshoe Bat (*Rhinolophus ferrumequinum*): Optimal Foraging by Echolocation? *Journal of Animal Ecology* 59 (2): 587-602. <https://doi.org/10.2307/4882>
- JONES, GARETH, & JEREMY M. V. RAYNER. 1989.** Foraging Behavior and Echolocation of Wild Horseshoe Bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25 (3): 183-91. <https://doi.org/10.1007/BF00302917>
- KOEHLER, KATHLEEN, M. BRENNAN HARRIS, & SALLY M. DAVIS. 1989.** Core, Secondary, and Peripheral Foods in the Diets of Hispanic, Navajo, and Jemez Indian Children. *Journal of the American Dietetic Association* 89 (4): 538-40.
- KOLKERT, HEIDI, ROSE ANDREW, RHIANNON SMITH, ROMINA RADER, & NICK REID. 2020.** Insectivorous Bats Selectively Source Moths and Eat Mostly Pest Insects on Dryland and Irrigated Cotton Farms. *Ecology and Evolution* 10 (1): 371-88. <https://doi.org/10.1002/ece3.5901>
- KOSELJ, K., H-U. SCHNITZLER, & B. M. SIEMERS. 2011.** Horseshoe bats make adaptive prey-selection decisions, informed by echo cues. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278 (1721): 3034-41. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2793>
- KRONFELD-SCHOR, NOGA, CHRISTOPHER RICHARDSON, BRIAN A. SILVIA, THOMAS H. KUNZ, & ERIC P. WIDMAIER. 2000.** Dissociation of leptin secretion and adiposity during prehibernatory fattening in little brown bats. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 279 (4): R1277-81. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.279.4.R1277>
- KRÜGER, FRAUKE, ELIZABETH L. CLARE, WILLIAM O. C. SYMONDSON, OSKARS KEISS, & GUNARS PETERSONS. 2014.** Diet of the Insectivorous Bat *Pipistrellus nathusii* during Autumn Migration and Summer Residence. *Molecular Ecology* 23 (15): 3672-83. <https://doi.org/10.1111/mec.12547>
- LEVIN, ERAN, YORAM YOM-TOV, ABRAHAM HEFETZ, & NOGA KRONFELD-SCHOR. 2013.** Changes in Diet, Body Mass and Fatty Acid Composition during Pre-Hibernation in a Subtropical Bat in Relation to NPY and AgRP Expression. *Journal of Comparative Physiology B* 183 (1): 157-66. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0689-0>
- LEWIS, T. 1969.** The Distribution of Flying Insects Near a Low Hedgerow. *Journal of Applied Ecology* 6 (3): 443-52. <https://doi.org/10.2307/2401510>

MASLO, BROOKE, RAFAEL VALENTIN, KAREN LEU, KATHLEEN KERWIN, GEORGE C. HAMILTON, AMANDA BEVAN, NINA H. FEFFERMAN, & DINA M. FONSECA. 2017. Chirosurveillance: The Use of Native Bats to Detect Invasive Agricultural Pests. *PLOS ONE* 12 (3): e0173321. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173321>

MATHEWS, F, LM KUBASIEWICZ, J GURNELL, CA HARROWER, RA McDONALD, ET RF SHORE. 2018. A Review of the Population and Conservation Status of British Mammals. A report by the Mammal Society under contract to Natural England, Natural Resources Wales and Scottish Natural Heritage. Natural England, Peterborough. ISBN 978-1-78354-494-3.

McGOWAN, L., H. CROKER, J. WARDLE, & L. J. COOKE. 2012. Environmental and Individual Determinants of Core and Non-Core Food and Drink Intake in Preschool-Aged Children in the United Kingdom. *European Journal of Clinical Nutrition* 66 (3): 322-28. <https://doi.org/10.1038/ejcn.2011.224>

MIRHOSSEINI, M.A., M.R. HOSSEINI, & M.A. JALALI. 2015. Effects of diet on development and reproductive fitness of two predatory coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 112 (3): 446-52.

NADJAFZADEH, MIRJAM, HERIBERT HOFER, & OLIVER KRONE. 2016. Sit-and-Wait for Large Prey: Foraging Strategy and Prey Choice of White-Tailed Eagles. *Journal of Ornithology* 157 (1): 165-78. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1264-8>

NIELSEN, JENS M., ELIZABETH L. CLARE, BRIAN HAYDEN, MICHAEL T. BRETT, & PAVEL KRATINA. 2018. Diet Tracing in Ecology: Method Comparison and Selection. *Methods in Ecology and Evolution* 9(2):278-91. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12869>

NURUL AIN, ELIAS, HASHIM ROSLI, & TIGGA KINGSTON. 2017. Resource Availability and Roosting Ecology Shape Reproductive Phenology of Rain Forest Insectivorous Bats. *Biotropica* 49 (3): 382-94. <https://doi.org/10.1111/btp.12430>

PINAUD, DAVID, FABIEN CLAIREAU, MAXIME LEUCHTMANN, & CHRISTIAN KERBIRIOU. 2018. Modelling Landscape Connectivity for Greater Horseshoe Bat Using an Empirical Quantification of Resistance. *Journal of Applied Ecology* 55(6):2600-2611. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13228>

PIR, J. 2009. Plan national pour la protection de la nature (PNPN). Plan d'Action Espèces Grand rhinolophe (*Rhinolophus ferrumequinum*).

POCOCK, MICHAEL J. O., & NANCY JENNINGS. 2008. Testing Biotic Indicator Taxa: The Sensitivity of Insectivorous Mammals and Their Prey to the Intensification of Lowland Agriculture. *Journal of Applied Ecology* 45 (1): 151-60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01361.x>

RANSOME, R. D., & D.J. PRIDDIS. 2005. The effects of FMD-induced mass livestock slaughter on greater horseshoe bats in the Forest of Dean. 646. English Nature Research Reports.

RAZGOUR, ORLY, E.L. CLARE, M.R. K. ZEALE, J.HANMER, I.B. SCHNELL, M. RASMUSSEN, T. P. GILBERT, & G. JONES. 2011. High-Throughput Sequencing Offers Insight into Mechanisms of Resource Partitioning in Cryptic Bat Species. *Ecology and Evolution* 1 (4): 556-70. <https://doi.org/10.1002/ece3.49>

ROLSETH, S.L., C.E. KOEHLER, & R.M. R. BARCLAY. 1994. Differences in the Diets of Juvenile and Adult Hoary Bats, *Lasiurus cinereus*. *Journal of Mammalogy* 75 (2): 394-98. <https://doi.org/10.2307/1382558>.

- SALSAMENDI, E., I. GARIN, D. ALMENAR, U. GOITI, M. NAPAL, & J. AIHARTZA. 2008.** Diet and Prey Selection in Mehelyi's Horseshoe Bat *Rhinolophus mehelyi* (Chiroptera, Rhinolophidae) in the South-Western Iberian Peninsula. *Acta Chiropterologica* 10 (2): 279-86. <https://doi.org/info:doi/10.3161/150811008X414854>
- SCHOENER, THOMAS W. 1974.** Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* 185 (4145): 27-39. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>
- SOUSA, LARA LOUREIRO DE, SOFIA MARQUES SILVA, & RAQUEL XAVIER. 2019.** DNA Metabarcoding in Diet Studies: Unveiling Ecological Aspects in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Environmental DNA* 1 (3): 199-214. <https://doi.org/10.1002/edn3.27>
- SRIVASTAVA, RAJ KAMAL, & AMITABH KRISHNA. 2008.** Seasonal adiposity, correlative changes in metabolic factors and unique reproductive activity in a vespertilionid bat, *Scotophilus heathi*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 309A (2): 94-110. <https://doi.org/10.1002/jez.440>
- TAYLOR, CHRISTOPHER A., KATHRYN S. KEIM, & ALICIA C. GILMORE. 2005.** Impact of Core and Secondary Foods on Nutritional Composition of Diets in Native-American Women. *Journal of the American Dietetic Association* 105 (3): 413-19. <https://doi.org/10.1016/j.jada.2004.12.001>
- VALLEJO, N., J. AIHARTZA, U. GOITI, A. ARRIZABALAGA-ESCUADERO, C. FLAQUER, X. PUIG, M. ALDASORO, U. BAROJA, & I. GARIN. 2019.** The Diet of the Notch-Eared Bat (*Myotis emarginatus*) across the Iberian Peninsula Analysed by Amplicon Metabarcoding. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 30(1): 59-64. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00189-2019>
- VERBOOM, B, & K SPOELSTRA. 1999.** Effects of food abundance and wind on the use of tree lines by an insectivorous bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Canadian Journal of Zoology* 77 (9): 1393-1401. <https://doi.org/10.1139/z99-116>
- VESTERINEN, EERO, THOMAS LILLEY, VERONIKA LAINE, & NIKLAS WAHLBERG. 2013.** Next Generation Sequencing of Fecal DNA Reveals the Dietary Diversity of the Widespread Insectivorous Predator Daubenton's Bat (*Myotis daubentonii*) in Southwestern Finland. *PloS one* 8: e82168. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082168>
- VOIGT, CHRISTIAN C., B.-MARKUS SCHULLER, STEFAN GREIF, & BJÖRN M. SIEMERS. 2010.** Perch-Hunting in Insectivorous *Rhinolophus* Bats Is Related to the High Energy Costs of Manoeuvring in Flight. *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 180 (7): 1079-88. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0466-x>
- WANG, J., W. GAO, L. WANG, W. METZNER, J. MA, & J. FENG. 2010.** Seasonal variation in prey abundance influences habitat use by greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*) in a temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Zoology* 88 (3): 315-23. <https://doi.org/10.1139/Z10-005>
- WEIER, SINA M., YOSHAN MOODLEY, MISCHA F. FRASER, VALERIE M. G. LINDEN, INGO GRASS, TEJA TSCHARNTKE, & PETER J. TAYLOR. 2019.** Insect pest consumption by bats in macadamia orchards established by molecular diet analyses. *Global Ecology and Conservation* 18: e00626. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00626>
- WOLDA, H. 1988.** Insect seasonality: why? *Annual review of ecology and systematics* 19 (1): 1-18.

XIAO, GUOHONG, SEN LIU, YANHONG XIAO, YUE ZHU, HANBO ZHAO, AOQIANG LI, ZHONGLE LI, ET JIANG FENG. 2019. Seasonal Changes in Gut Microbiota Diversity and Composition in the Greater Horseshoe Bat. *Frontiers in Microbiology* 10; 1st October 2019. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02247>

Cet article est extrait d'une publication réalisée dans le cadre du programme ECOFECT (Ecoevolutionary Dynamics of Infectious Diseases ; université de Lyon, France :

TOURNAYRE O., LEUCHTMANN M., GALAN M., TRILLAT M., PIRY S., PINAUD D., FILIPPI-CODACCIONI O., PONTIER D., CHARBONNEL N. 2020. DNA metabarcoding reveals a core and secondary diets of the greater horseshoe bat with strong spatio-temporal plasticity. *Environmental DNA*. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/edn3.16>



Pour citer cet article :

TOURNAYRE O., LEUCHTMANN M., GALAN M., TRILLAT M., PIRY S., PINAUD D., FILIPPI-CODACCIONI O., PONTIER D., CHARBONNEL N. 2021.

Au menu du Grand rhinolophe dans l'Ouest de la France : un plat principal et ses accompagnements au gré des paysages, de ses besoins énergétiques et de la phénologie des proies. *Plume de Naturalistes* 5 : 39-60.

ISSN 2607-0510

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

Amélioration de la méthode de suivi du Chat forestier (*Felis silvestris silvestris*) Schreber, 1775 par la méthode des appâts olfactifs à base de Valériane : application à la population de la Montagne noire (Tarn, Aude)

Par **Maxime BELAUD¹** ; **Tanguy DAUFRESNE^{1, 2}** ; **Bruno LE ROUX³** ; **Norbert DELMAS¹** ; **Frédéric SALGUES⁴** ; **Philippe XÉRIDAT⁵** ; **Laurent GAYRAL⁶** ; **Laurent BARTHE¹** ; **Jean-Pierre POMPIDOR⁴** ; **Mathilde BÉGUIN¹** & **Jean-Michel CATIL¹**

1 Nature En Occitanie : m.belaud@natureo.org ; m.beguिन@natureo.org ; jm.catil@natureo.org ; norbert112003@yahoo.fr ; l.barthe@natureo.org ; tanguy.daufresne@inrae.fr

2 Eco&Sols-INRAE : tanguy.daufresne@inrae.fr

3 Fédération Aude Claire : calotriton@outlook.fr

4 Association Charles Flahault : charlesflahault@yahoo.fr

5 DREAL Occitanie : philippe.xeridat@developpement-durable.gouv.fr

Chat forestier



Résumé

Une méthode de suivi du Chat forestier européen (*Felis silvestris silvestris*), basée sur l'utilisation d'un appât odorant à base de Valériane officinale (*Valeriana officinalis*), a été récemment utilisée avec succès dans plusieurs pays d'Europe centro-septentrionale. En revanche, cette méthode semble inefficace sur certaines populations de chats, notamment en Europe méridionale. Cette absence d'efficacité a conduit plusieurs auteurs à émettre l'hypothèse qu'il pourrait exister des populations de chats insensibles à la Valériane. Nous proposons ici une amélioration de cette méthode, toujours à base de Valériane. Nous montrons qu'elle s'avère efficace sur les populations que nous suivons à l'échelle de deux sites (Montagne noire et haute vallée de l'Aude), alors que la méthode classique y est inefficace, ce qui suggère que l'insensibilité à la Valériane

n'est pas la cause de l'inefficacité de la méthode classique dans les populations que nous étudions. Nous pensons que cette nouvelle méthode pourrait être testée pour le suivi d'autres populations « réfractaires » à la méthode classique, dans le sud de la France, de l'Italie, ou dans la péninsule Ibérique.

Abstract

Monitoring of European wildcat (*Felis silvestris silvestris*) by hair trapping with scented lures based on Valerian has proven efficient in cat populations in central Europe, but not in other European populations, particularly in the south.

This inefficiency has led some authors to hypothesize that some cat populations in Europe could be insensitive to Valerian. We present here an improved version of the classic method, still based on Valerian. We show that it is efficient for two cat populations in south-western France for which the classic method is inefficient, which suggests that in the two populations in focus the inefficiency of the classic method is not due to an insensitivity to Valerian. We argue that this improved method could be tested in other cat populations in southern France, southern Italy, or the Iberic peninsula, where the classic method was proven inefficient.

Chat forestier



Introduction

Le Chat forestier européen (*Felis silvestris silvestris*), est une espèce de félin autochtone protégée, présente en France et dans la majeure partie du continent européen. Au XIX^{ème} siècle, on estime que l'aire de répartition du Chat forestier couvrait l'ensemble du territoire national. Depuis, sans doute du fait du piégeage et de la modification du paysage agricole, le Chat forestier a vu son aire de répartition se réduire au quart nord-est de la France et au massif pyrénéen (LÉGER *et al.*, 2008 ; SAY *et al.*, 2012). Récemment, il n'était pas fait mention de populations viables établies en Montagne noire (ARTHUR C.-P. *in* JACQUOT *et al.*, 2011).

Depuis sa protection en 1981, les effectifs et l'aire de répartition sont très mal connus. L'état de conservation de l'espèce peut être différent d'une région à l'autre. Les chiffres restent difficiles à évaluer du fait du caractère très discret de ce petit félin. En outre, la fragmentation des populations à l'échelle européenne fait craindre une baisse de la diversité génétique intra-populationnelle, associée à une introgression avec le Chat domestique (*Felis catus*) qui fragilise l'intégrité de l'espèce (BEUGUIN *et al.*, 2020).

L'état des populations en France, leur dynamique et leur connectivité restent à ce jour très mal documentés, alors même qu'ils représentent des données essentielles pour la mise en œuvre d'une stratégie de conservation de l'espèce sur notre territoire. Pour notre étude, nous nous sommes centralisés sur le massif de la Montagne noire afin de mieux connaître la limite sud de son aire de répartition dans le Massif central et le potentiel de connectivité des deux sous-populations (nord-Est de la France et Pyrénées). De plus, une population de Chat forestier a été confirmée dans le massif du Caroux en 2020 (Obs. Office Français de la Biodiversité) et aucune barrière physique majeure n'est présente entre ce massif et la Montagne noire. Pour finir, le massif de la Montagne noire est le chaînon le plus proche des Pyrénées : une connectivité est donc largement supposable.

La **figure 1** représente un chat de phénotype forestier en Montagne noire, photographié par piège photographique dans le cadre du projet.



Figure 1.
Chat de phénotype forestier

L'essor des analyses génétiques, et plus récemment encore, du piégeage photographique, ont permis d'améliorer considérablement la connaissance de certaines populations de Chats forestiers en Europe (SAY *et al.*, 2012 ; STEYER *et al.*, 2012 ; HARTMANN *et al.*, 2013 ; STEYER *et al.*, 2016). Une méthode de détection couplant piégeage photographique et collecte de poils grâce à un appât odorant a été développée en Europe du nord, et fait aujourd'hui référence (STEYER *et al.*, 2012).

La méthode consiste à poser un piège photographique devant un piquet en bois imprégné de teinture mère ou d'huile essentielle de Valériane. L'odeur de la Valériane stimule le comportement de frottage du chat sur le piquet, ce qui permet, en plus de la capture d'image, de récolter du poil en vue d'analyses génétiques.

Cette méthode a montré son efficacité sur les populations à forte densité en Europe de l'ouest (HARTMANN *et al.*, 2013), bien que la taille des échantillons de poils collectés s'avère parfois insuffisante pour les analyses d'ARN mitochondrial (STEYER *et al.*, 2012). Par contre, elle montre ses limites sur les populations à faible densité (HARTMANN *et al.*, 2013). Elle s'avère même totalement inefficace sur certaines populations de Chats forestiers d'Europe, même à forte densité, pour lesquelles la Valériane ne semble pas provoquer de comportement de frottage (KILSHAW & MACDONALD, 2011 ; ANILE *et al.*, 2012 ; MONTERROSO *et al.*, 2014).

Cette méthode a été testée par plusieurs d'entre nous sur la population pyrénéenne, et comme constaté pour d'autres populations, nous n'avons observé aucun comportement de frottage (**figure 2**).



© Frédéric SALGUES et Jean-Pierre POMPIDOR

Figure 2.

Un chat de phénotype forestier dans les Pyrénées-Orientales ignorant le piquet imprégné de Valériane

La découverte récente d'une population de Chat forestier par Bruno LE ROUX sur la Montagne noire (2016), suite à l'observation d'un individu aux portes du Carcassonnais (à Leuc), ainsi que de nombreux témoignages au début des années 2000, a conduit certains d'entre nous (Bruno LE ROUX, Philippe XÉRIDAT et collaborateurs) à entreprendre un suivi de cette population en 2018 à l'aide de la même méthode, qui s'est avérée inefficace : pour un total de 2700 jours-piège, une seule capture d'image de chat phénotypé forestier fut rapportée, sans frottage sur le piquet imprégné de Valériane.

Par ailleurs, plusieurs tentatives de suivi avec cette même méthode par certains d'entre nous (Frédéric SALGUES, Norbert DELMAS, Tanguy DAUFRESNE et Jean-Pierre POMPIDOR) dans les Pyrénées-Orientales se sont également soldées par des échecs : aucun individu ne s'est frotté durant ces expériences, malgré des passages fréquents de chats phénotypés forestiers.

En fin d'été 2020, nous avons engagé un second projet de suivi au cours duquel nous avons apporté de légères améliorations au piège à poils utilisé dans cette méthode, ce qui nous a permis d'accroître de manière très significative son efficacité.

Dans cet article, nous détaillons les améliorations apportées, le gain d'efficacité que nous avons constaté, et discutons des perspectives de l'utilisation de cette technique améliorée pour le suivi du Chat forestier dans le sud du Massif central et dans les Pyrénées, et plus largement, dans les régions où les pièges à poils «classiques» avec piquet ne fonctionnent pas.

Matériel et méthode

Zone d'étude

La Montagne noire est située dans l'extrême sud du Massif central, dans la région Occitanie et partage les départements du Tarn, de l'Aude, de l'Hérault et de la Haute-Garonne.

Le versant sud de la Montagne noire, situé majoritairement dans le département de l'Aude, s'étend jusqu'aux portes de Carcassonne. Ce dernier est représenté par des habitats de type méditerranéen, avec des forêts, et taillis, et du matorral arbustif et buissonnant de la série du Chêne vert (*Quercus ilex*) et du Chêne pubescent (*Quercus pubescens*). La pluviométrie y est faible et avoisine les 700 mm par an (KESSLER & CHAMBRAUD, 1990).

Le versant nord, situé majoritairement dans le département du Tarn, possède un climat plus froid et la pluviométrie y est beaucoup plus élevée (jusqu'à 2100 mm par an sur le pic de Nore, point culminant du massif avec ses 1211 m d'altitude d'après KESSLER & CHAMBRAUD, 1990). Ce versant, très forestier, est majoritairement caractéristique de la série du Hêtre (*Fagus sylvatica*) ; on y rencontre également de beaux peuplements de Sapin blanc (*Abies alba*) et d'Épicéa commun (*Picea abies*). En hiver, des chutes de neiges régulières peuvent couvrir le massif.

La **figure 3** représente la localisation de la Montagne noire et de nos deux zones d'étude sur le territoire métropolitain.

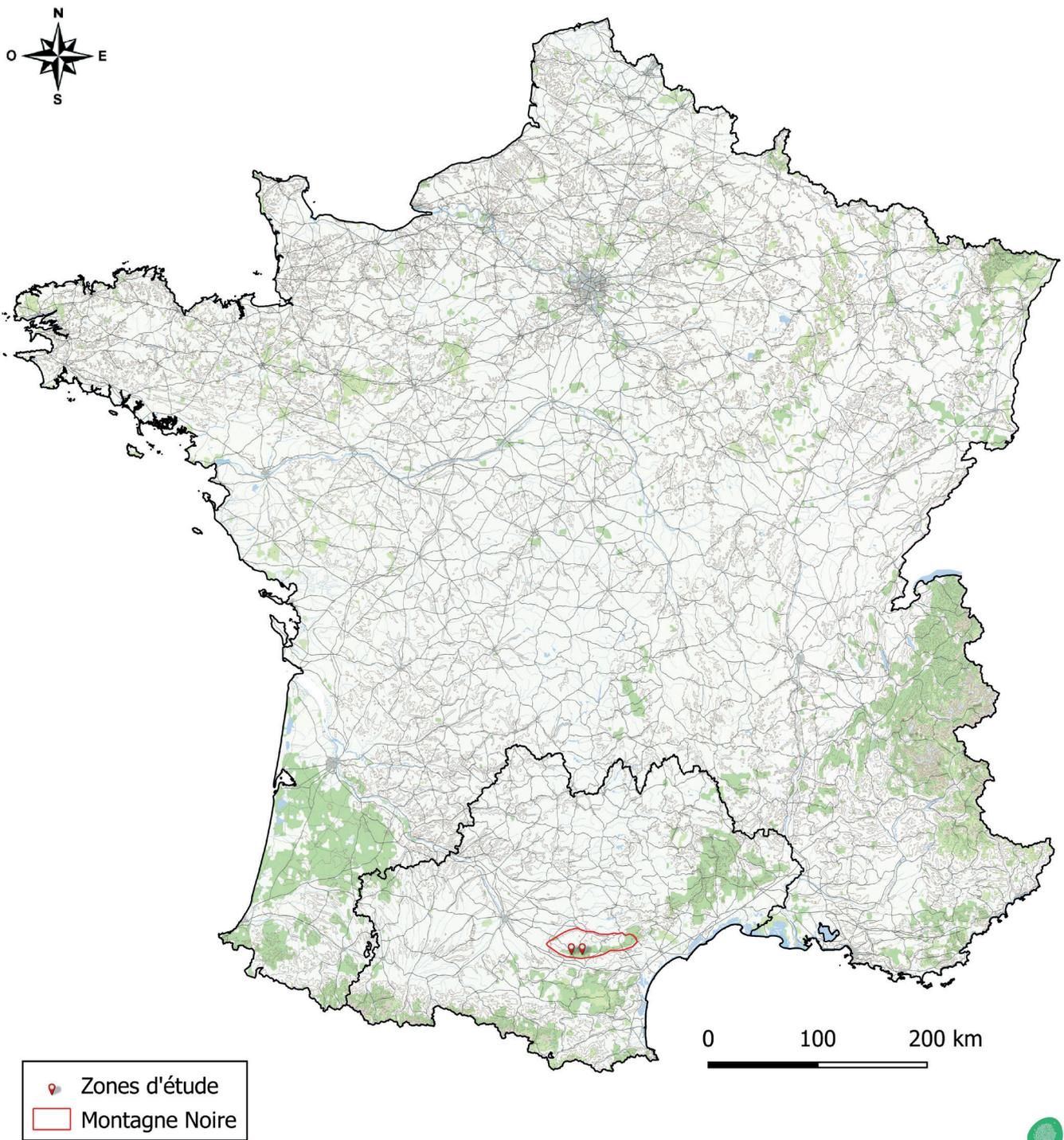


Figure 3.

Localisation de la Montagne noire et des deux zones d'étude sur le territoire métropolitain

Réalisation : Mathilde BÉGUIN

Méthode d'échantillonnage

Nous avons mis en place deux sites de suivi sur la Montagne noire, situés respectivement en forêt domaniale de Ramondens, dans le Tarn, et en forêt départementale des Martys, dans l'Aude (**figure 3**).

Sur chacune de ces zones, des pièges photos associés à des pièges à poils ont été installés après l'accord du propriétaire foncier (Office National des Forêts pour Ramondens, et Conseil départemental de l'Aude pour les Martys).

Conformément au protocole de la méthode classique (STEYER *et al.*, 2012), nous avons déployé pour chaque site un piège photographique associé à un piège

à poils pour chaque maille de 1 km², sur une surface totale de 10 km² pour Ramondens et 9 km² pour les Martys (**figures 4 et 5**). Cela représentait donc un total de 10 pièges photographiques pour Ramondens (7 pièges de modèle « Reconyx® » et 3 de modèle « Cuddeback® ») et 9 pièges photographiques pour les Martys (6 pièges de modèle « Reconyx® » et 3 de modèle « Cuddeback® »).

Durant la période du 01 septembre 2020 au 22 décembre 2020, soit un total de 112 jours, les pièges photographiques et pièges à poils étaient relevés tous les 15 jours. Le total de jours-piège sur l'ensemble des deux sites s'établit à $(112 \times 19) = 2128$ jours-piège.

Chat forestier



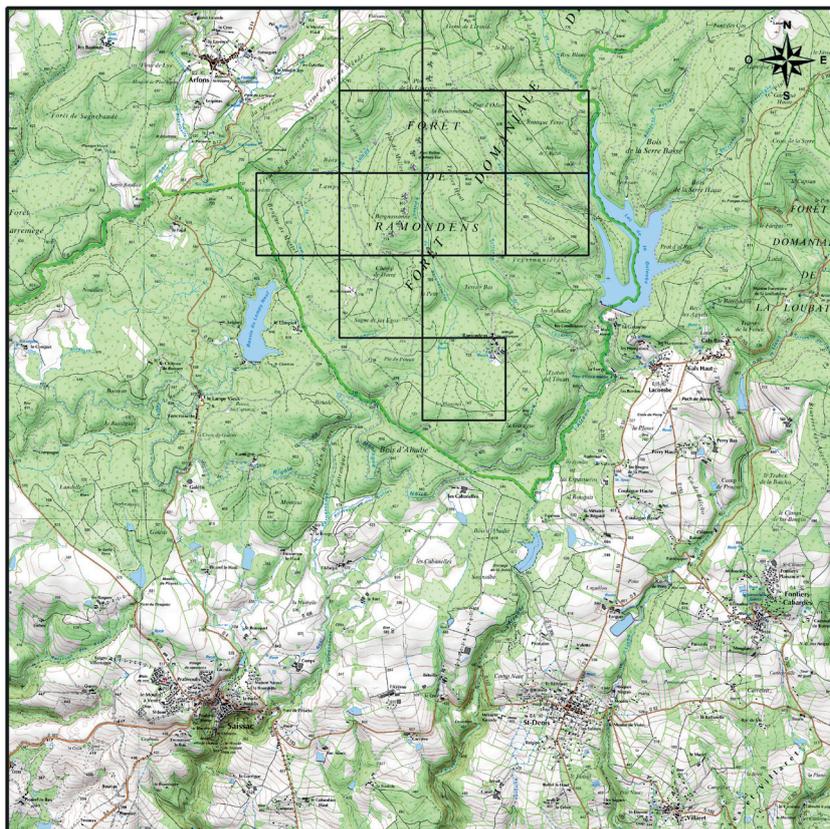


Figure 4.
 Maillage de notre première zone d'étude (forêt domaniale de Ramondens).
 Réalisation : Mathilde BÉGUIN

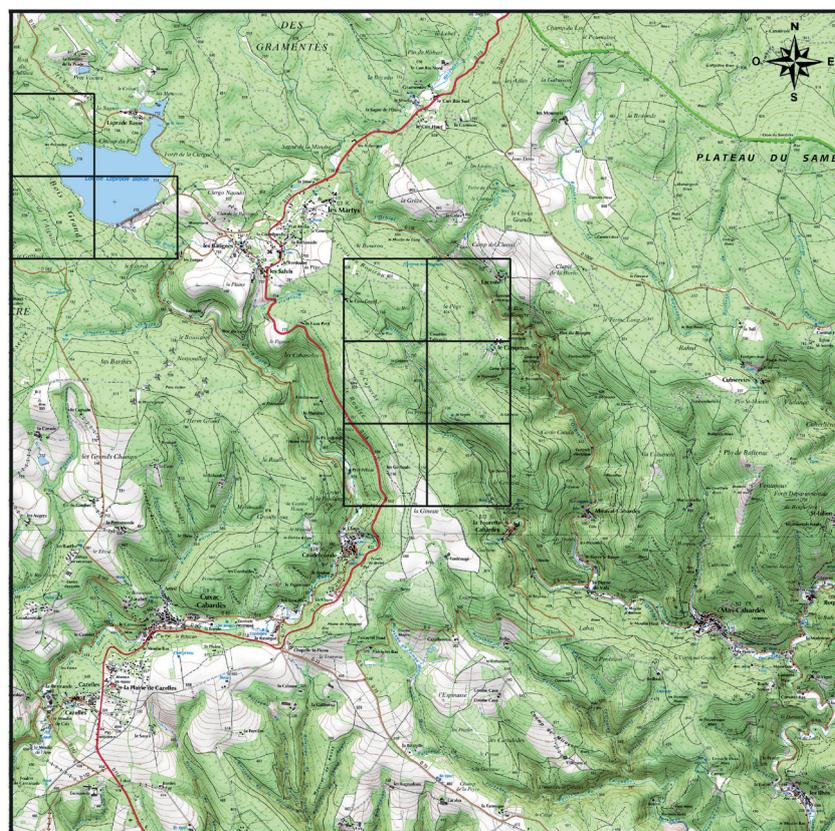
Zone de 10 km x 10 km
 Mailles d'étude 1 km x 1 km

0 1 2 km

Réalisation : M.Béguin ; 21/01/2021
 Sources : SCAN25 IGN, NEO



Figure 5.
 Maillage de notre deuxième zone d'étude (forêt départementale des Martyrs).
 Réalisation : Mathilde BÉGUIN



Zone de 10 km x 10 km
 Mailles d'étude 1 km x 1 km

0 1 2 km

Réalisation : M.Béguin ; 21/01/2021
 Sources : SCAN25 IGN, NEO



Notre amélioration du piège à poils consiste à remplacer le piquet en bois traditionnellement utilisé par une brosse métallique à manche en bois et à fil d'acier dur (**figure 6**). La brosse est préalablement enduite d'un liquide à base de Valériane, puis vissée à 10 cm du sol à la base d'un tronc d'arbre, d'une souche, ou d'un tronc couché au sol, avec des vis Torx® (impossible à retirer sans embout). Le piège à poils se trouve ainsi beaucoup plus bas que dans la méthode traditionnelle. D'après nos observations, le Chat forestier se frotte en effet plus volontiers à très faible hauteur. La texture de la brosse semble avoir également un effet attracteur et collecteur plus important qu'un piquet en bois. Les vidéos obtenues à l'aide des pièges photographiques associés nous

permettent de constater que les chats se frottent abondamment sur la brosse, laissant une quantité de poils allant de quelques unités à quelques centaines d'unités, suivant l'intensité du frottement (**figure 7**). Après chaque collecte de poils effectuée à l'aide d'une pince à épiler (**figure 8**), la brosse est stérilisée à l'aide d'un chalumeau en vue d'un prochain passage de chat (**figure 9**).

Notons enfin que les brosses ainsi fixées sur des supports naturels se fondent dans le paysage et sont beaucoup plus discrètes que des piquets de bois. Dans les zones fréquentées par les humains, celles-ci attirent beaucoup moins le regard, ce qui permet de limiter les actes de dégradation et les vols des pièges photographiques.



© Laurent GAYRAL

Figure 6.

Brosse fixée sur une souche. On distingue les nombreux fragments de racine de Valériane



© Maxime BELAUD

Figure 7.

Brosse sur laquelle un Chat forestier s'est frotté abondamment. On distingue les nombreuses touffes de poils



© Laurent GAYRAL

Figure 8.

Poils de Chat forestier collectés à l'aide d'une pince à épiler



© Laurent GAYRAL

Figure 9.

Stérilisation de la brosse à l'aide d'un chalumeau

Concernant l'appât odorant, contrairement à la méthode traditionnelle qui consiste à vaporiser de la teinture mère ou de l'huile essentielle de Valériane, nous utilisons un liquide à base de Valériane, associé à des morceaux de racine séchée de cette même plante. Le liquide est obtenu en portant à ébullition une décoction de racine de Valériane dans de l'eau (100 à 200 grammes de racine sèche pour 1 litre d'eau), et en mélangeant le liquide obtenu, après filtration, avec 25 centilitres d'huile de tournesol. L'huile constitue un corps gras qui permet de fixer l'odeur plus longtemps face aux aléas climatiques (évaporation, lessivage par la pluie...). Le liquide obtenu est vaporisé sur l'ensemble du manche en bois de la brosse.

Pour terminer, des morceaux de racine de Valériane (**figure 10**) sont placés entre les poils en acier de la brosse, et disposés également au pied de la brosse (100 à 150 grammes) .

Tous les 15 jours, un relevé est effectué. Durant celui-ci, la carte SD de l'appareil photographique est remplacée ou vidée, les poils (s'il y en a) seront récoltés et de la racine de Valériane est ajoutée à nouveau (100 à 150 grammes). Il est très important de ne pas retirer l'ancienne racine de Valériane, l'accumulation de celle-ci au pied de la brosse permet et favorise une accumulation d'odeur.



© Laurent GAYRAL

Figure 10.

Ajout de la racine de Valériane au pied de la brosse à poils

Résultats

Pour le site de Ramondens, pour un total de 1120 jours-piège, nous avons obtenu 20 évènements de captures d'images de chats phénotypés forestiers.

Un évènement de captures d'images correspond à l'ensemble des photos ou vidéos récoltées durant le passage d'un individu.

Le phénotype forestier était retenu chaque fois que l'ensemble des critères morphologiques rapportés dans la littérature (LÉGER *et al.*, 2008 ; RUETTE *et al.*, 2011) était visible sur les images.

Si l'un des critères était manquant ou invisible, l'individu était qualifié de douteux et le phénotype forestier non retenu. Le taux de capture d'image s'établit à $100 \times (20/1120) = 1.79$ évènements de capture d'image pour 100 jours-piège (**tableau 1**). Sur les 20 évènements de capture d'images, 8 ont donné lieu au comportement de frottage par le chat présent (**figure 11**), permettant la récolte d'un échantillon de poils. Le taux de frottage s'établit donc à $8/20 = 0.400$ frottage par capture d'image (**tableau 1**), et le taux de capture de poils s'établit à $100 \times (8/1120) = 0.714$ captures de poils pour 100 jours-piège.

Tableau 1.

Effort de piégeage (en nb de jours-piège), taux de capture d'image (en nombre d'évènements d'image pour 100 jours-piège) et taux de capture de poils (en nombre de capture de poils pour un évènement image) obtenus dans la présente étude

	Effort de piégeage	Taux de capture image	Taux de capture poils	Taux de frottage
Ramondens	1120	1.79	0.714	0.400
Les Martyrs	1008	3.67	0.89	0.243
Ensemble de l'étude	2128	2.68	0.799	0.298



© Maxime BELAUD

Figure 11.

Chat forestier se frottant à la brosse à poils

Pour le site des Martyrs, pour un total de 1008 jours-piège, nous avons obtenu 37 évènements de captures d'images de chats phénotypés forestiers.

Le taux de capture d'image s'établit à $100 \times (37/1008) = 3.67$ évènements de capture d'image pour 100 jours-piège (**tableau 1**). Sur les 37 évènements de capture d'images, 9 ont donné lieu au comportement de frottage par le chat présent, permettant la récolte d'un échantillon de poils. Le taux de frottage s'établit donc à $9/37 = 0.243$ frottage par capture d'image (**tableau 1**). Le taux de capture de poils s'établit à $100 \times (9/1008) = 0.714$ captures de poils pour 100 jours-piège.

Pour l'ensemble des deux sites, le taux de capture d'image s'établit à $100 \times (57/2128) = 2.68$ évènements de capture d'image pour 100 jours-piège (**tableau 1**). Le taux de frottage s'établit à $17/57 = 0.243$ frottage par capture d'image (**tableau 1**). Le taux de capture de poils s'établit à $100 \times (17/2128) = 0.714$ captures de poils pour 100 jours-piège.

Discussion

Comme en témoigne la comparaison des chiffres du **tableau 1** avec ceux du **tableau 2**, les taux de capture d'image obtenus dans la présente étude, en particulier sur le site des Martyrs s'approchent de ceux obtenus dans les études menées sur des populations de Chat forestier à densité élevée, comme par exemple la population du mont Etna en Sicile (ANILE *et al.*, 2012) reportée dans le **tableau 2**. Le taux de capture de poils s'avère nettement plus élevé que ceux reportés dans les autres études. Le taux que nous obtenons pour l'ensemble de l'étude (0.799) est plus de 5 fois supérieur au taux maximum reporté par STEYER *et collaborateurs* (2012) en Allemagne.

Il est près de 10 fois supérieur à celui obtenu par VELLI *et collaborateurs* (2015) dans les Apennins, pour un taux de capture image similaire.

Cette valeur élevée du taux de capture de poils semble donc résulter essentiellement d'un taux de frottage particulièrement élevé, plus de 10 fois supérieur à celui obtenu dans les Apennins (0.298 contre 0.026 dans les Apennins), alors même que notre étude a été réalisée en dehors de la période du rut, réputée la plus favorable.

En outre, il convient de noter que la quantité de poils collectés par la brosse lors d'un évènement de frottage est relativement importante. En effet, comme mentionné dans la section « matériel et méthode », cela va de quelques dizaines de poils à quelques centaines (**figure 7**). Cela peut être utile si des analyses génétiques poussées sont envisagées, car la méthode classique peut s'avérer limitante en terme de nombre de poils collectés (STEYER *et al.*, 2012).

Pourquoi cette nouvelle méthode donne-t-elle de meilleurs résultats que la méthode classique ? Par rapport à la méthode classique, l'appât odorant est sans aucun doute beaucoup plus puissant, du fait de la quantité importante de racine de Valériane apportée régulièrement, et du corps gras (huile de tournesol) présent dans la solution liquide, qui fixe l'odeur sur une durée plus importante et la rend moins vulnérable au lessivage par la pluie. On peut également penser que la brosse en métal stimule davantage le comportement de frottage qu'un objet à surface plus lisse, comme semblent le suggérer les travaux de MONTERROSO *et collaborateurs* (2014). Enfin, la position basse de la brosse (10 cm du sol) stimule peut-être également le comportement de frottage. Cette question mériterait en tout cas de plus amples investigations.

Tableau 2.

Effort de piégeage (nombre de jours-piège), taux de capture d'image (nombre d'événements image pour 100 jours-piège). Un événement image correspond à un ensemble de vidéos ou d'images déclenchées par un seul passage d'un individu), taux de capture de poils (nombre de capture de poils pour 100 jours-piège), et taux de frottage (en nombre d'événements image avec frottage par nombre total d'événements image) pour quelques études menées sur le Chat forestier.

Etude	Pays	Effort de piégeage	Taux de capture image	Taux de capture poils	Taux de frottage
SARMENTO <i>et al.</i> , 2009	Portugal	6 127	0.02	nr	nr
KILSHAW & MACDONALD 2011	Écosse	1 460	0.9	nr	nr
EMRE CAN <i>et al.</i> , 2011	Turquie	1 200	1.83	nr	nr
ANILE <i>et al.</i> , 2012	Sicile	1 080	4	0	0
STEYER <i>et al.</i> , 2012	Allemagne	35 300	nr	0.03-0.15	nr
MONTERROSO <i>et al.</i> , 2009	Portugal	4367	1.86	nr	nr
VELLI <i>et al.</i> , 2015	Italie	819	3.1	0.0806**	0.026
BEUTEL <i>et al.</i> , 2017	Allemagne	31 107	0.06	nr	nr

* nr = non renseigné

** calculé d'après les valeurs du tableau : $3.1 \times 0.026 = 0.0806$

Perspectives

Suite au manque d'efficacité des appâts odorants à base de Valériane constaté dans la population insulaire d'Écosse (KILSHAW & MACDONALD, 2011), en Sicile (ANILE *et al.*, 2012), ou dans la péninsule Ibérique (MONTERROSO *et al.*, 2014), les auteurs ont émis l'hypothèse que certaines populations de Chat forestier européen pourraient être insensibles à l'odeur de la Valériane, du fait de caractéristiques génétiques. Notre étude montre que ces conclusions sont peut-être prématurées, et qu'il conviendrait de réitérer des expériences sur ces populations avec la méthode améliorée que nous proposons dans le présent document, ou avec des méthodes alternatives.

Cette méthode améliorée nous permet la mise en place d'un suivi efficace dans notre région d'étude, alors que la méthode classique apparaissait très peu efficace et aurait sans doute demandé un effort de piégeage beaucoup plus soutenu. Elle nous a permis de collecter des échantillons de poils en vue d'une analyse génétique prochaine. Localement, elle pourrait être adoptée comme méthode de référence pour le suivi du Chat forestier européen dans le sud du Massif central et dans les Pyrénées, deux populations pour lesquelles l'extension géographique, la connectivité, la structuration génétique et les densités sont à ce jour très mal documentées.

Bibliographie

- ANILE, S. ARRABITO, C. MAZZAMUTO, M.V. SCORNAVACCA, D. RAGNI, B. 2012.** A non-invasive monitoring on European wildcat (*Felis silvestris silvestris* Schreber, 1777) in Sicily using hair trapping and camera trapping: does scented lure work? *Hystrix* , 23(2) : 44-49.
- ARTHUR, C.P in JACQUOT, E. (COORD.) . 2011 .** *Atlas des Mammifères Sauvages de Midi-Pyrénées*. Livret 3 – Carnivores. Nature Midi-Pyrénées : 74-77.
- BEUGUIN, M.P. SALVADOR, O. LEBLANC, G. QUENEY, G. NATOLI, E. PONTIER, D. 2020.** Hybridization between *Felis silvestris silvestris* and *Felis silvestris catus* in two contrasted environments in France. *Ecology and Evolution*, 10 : 263-276.
- HARTMAN, S.A. STEYER, K. KRAUS, R.H.S. SEGELBACHER, G. NOWAK, C. 2013 .** *Conservation Genetics*, 14 : 413-426.
- KESSLER, J. CHAMBRAUD, A. 1990.** *Météo de la France. Tous les climats localité par localité*. Edition JC Lattès 312p.
- KILSHAW, K. MACDONALD, D.W. 2011.** The use of camera trapping as a method to survey for the Scottish wildcat. *Scottish Natural Heritage Commissioned Report* number 479.
- LÉGER, F. STAHL, P. RUETTE, S. WILHELM, J.L. 2008.** La répartition du Chat forestier en France : évolution récente. *Faune Sauvage*, 280 : 24-39.
- MONTERROSO, P. RICH, L.N. SERRONHA, A. FERRERAS, P. ALVES, P.C. 2014.** Efficiency of hair snares and camera traps to survey mesocarnivore populations. *European Journal of Wildlife research*, 60 : 279-289.
- MONTERROSO, P. BRITO, J.C. FERRERAS, P. ALVES, P.C. 2009.** Spatial ecology of the European wildcat in a Mediterranean ecosystem: dealing with small radio-tracking datasets in species conservation. *Journal of Zoology* , 279 : 27-35.
- RUETTE, S. GERMAIN, E. LÉGER, F. SAY, L. DEVILLARD, S .2011.** Identification du Chat forestier en France. *Faune Sauvage*, 292 : 10-16.
- SAY, L. DEVILLARD, S. LÉGER, F. PONTIER, D. RUETTE, S. 2012.** Distribution and spatial genetic structure of European wildcat in France. *Animal Conservation*, 15 : 18-27.
- STEYER, K. SIMON, O. KRAUS, R.H.S. HAASE ,P. NOWAK, C.2013.** Hair trapping with valerian-treated lure sticks as a tool for genetic wildcat monitoring in low-density habitats. *European Journal of Wildlife Research*, 59 : 39-46.
- STEYER, K. KRAUS, R.H.S. MÖLICH, T. ANDERS ,O. COCCHIARARO, B. FROSC, C. GEIB, A. GÖTZ, M. HERRMANN, M. HUPE, K. KOHNEN ,A. KRÜGER, M. MÜLLER, F. PIR, J.B. REINERS, T.E. ROCH, S. SCHADE, U. SCHIEFENHÖVEL, P .SIEMUND, M. SIMON, O. STEEB, S. STREIF, S. STREIT, B. THEIN, J. TIESMEYER, A. TRINZEN, M. VOGEL, B. NOWAK, C. 2016.** Large-scale genetic census of an elusive carnivore, the European wildcat (*Felis s. silvestris*). *Conservation Genetics*, 17 : 1183-1199.

Remerciements

Nous tenions à remercier avant tout, l'Office National des Forêts (l'Unité territoriale Montagne noire 81 et l'Unité territoriale Ouest-audois 11), Simon Bless, Sébastien Le Bihan, Damien Viguier, Lionel Bernardi, le Conseil départemental de l'Aude (Service Espaces Naturels), Laurent Decarsin et Vincent Dumeunier pour nous avoir donné les autorisations foncières nécessaires à la mise en place de nos pièges photographiques sur les forêts domaniales et départementales mais également pour nous avoir consacré du temps pour des investigations sur le terrain (choix de la localisation des pièges).

Nous remercions également la DREAL Occitanie (Philippe Xéridat), pour son soutien financier et pour la mise en œuvre de l'arrêté préfectoral n°2020-s-18 du 09 septembre 2020 portant autorisation de prélèvement, de transport, d'utilisation et de destruction d'échantillons de matériel biologique de Chat forestier (*Felis silvestris silvestris*).

Pour citer cet article :

BELAUD, M. DAUFRESNE, T. LE ROUX, B. DELMAS, N. SALGUES, F. XÉRIDAT, P. GAYRAL, L. BARTHE, L. POMPIDOR, J.P. BÉGUIN, M. & J.M, CATIL. 2021.

Amélioration de la méthode de suivi du Chat forestier (*Felis silvestris silvestris*) Schreber, 1775 par la méthode des appâts olfactifs à base de Valériane : application à la population de la Montagne noire (Tarn, Aude)

Plume de Naturalistes 5 : 61-76.

ISSN 2607-0510

Pour télécharger tous les articles
de *Plume de Naturalistes* :

www.plume-de-naturalistes.fr

Identification acoustique des espèces françaises du genre *Rhacocleis* Fieber, 1853 (Orthoptera, Tettigoniidae)

Mise à jour 2021

Par **Julien Barataud**
(julien.barataud@gmail.com)

Résumé

Les stridulations des 5 espèces françaises du genre *Rhacocleis* ont été décrites par BARATAUD (2018) et une clé d'identification acoustique avait été proposée pour différencier les espèces à l'aide d'un détecteur d'ultrasons à expansion de temps. De nombreux enregistrements réalisés ces dernières années ont permis de préciser la variabilité acoustique de chaque espèce et une mise à jour des critères diagnostics s'est avérée nécessaire. Les modifications sont surtout liées aux critères distinctifs entre *Rhacocleis annulata* et *Rhacocleis germanica*, les deux espèces les plus proches acoustiquement et dont l'identification est la plus problématique. Cette nouvelle synthèse remplace donc la précédente et la clé d'identification acoustique est mise à jour avec ces nouveaux résultats.

Abstract

The stridulations of the 5 French species of the genus *Rhacocleis* have been described by BARATAUD (2018) and an acoustic identification key had been proposed to differentiate the species using a time-expanding ultrasound detector. Numerous recordings made in recent years have made it possible to specify



the acoustic variability of each species and an update of the diagnostic criteria has proved necessary. The modifications are mainly related to the distinguishing criteria between *Rhacocleis annulata* and *Rhacocleis germanica*, the two species which are acoustically closest and whose identification is the most problematic. This new synthesis therefore replaces the previous one and the acoustic identification key is updated with these new results.

Introduction

Le genre *Rhacocleis* (FIEBER, 1853) compte 5 espèces en France métropolitaine dont 2 ne sont présentes qu'en Corse (SARDET et al., 2015). Il s'agit de sauterelles souvent difficiles à détecter par des prospections visuelles du fait de leur activité strictement nocturne et de leur écologie souvent liée à des habitats arbustifs très encombrés et difficilement accessibles. Leurs stridulations sont peu ou pas audibles pour l'oreille humaine à cause de leurs fréquences trop hautes (entre 18 et 39 kHz selon les espèces). Leur recherche à l'aide d'un détecteur d'ultrasons constitue donc une méthode intéressante pour identifier la présence de ces espèces méditerranéennes peu connues.

Des enregistrements de plusieurs espèces présentes en France ont déjà été publiés (SARDET et al., 2015, MASSA et al., 2012) et des descriptions précises des stridulations ont également été faites pour *Rhacocleis germanica* (RAGGE & REYNOLDS, 1998, HELLER, 1988) mais aucune synthèse ne permettait jusque là de mettre en évidence des critères permettant de différencier acoustiquement les espèces françaises.

Une première synthèse sur les caractéristiques acoustiques du genre *Rhacocleis* avait déjà été proposée dans cette même revue par BARATAUD (2018). Dans le cadre d'un travail personnel en cours sur l'identification acoustique de l'ensemble des sauterelles de France métropolitaine, de nombreux enregistrements ont été réalisés depuis et une mise à jour de ce travail s'est avérée nécessaire. Cette actualisation est basée sur l'analyse de plus de 800 signaux enregistrés sur plus d'une centaine d'individus différents, permettant ainsi une vision beaucoup plus complète de la variabilité acoustique de chaque espèce. Les éléments déjà publiés (BARATAUD, 2018) sont repris, actualisés et amendés par de nouveaux critères distinctifs. Cet article remplace donc la publication précédente qui devient obsolète.



© Julien BARATAUD (22/08/2017)

Figure 1. *Rhacocleis germanica*, l'une des espèces du genre les plus largement réparties en Europe – Tarascon (13)

Matériels et méthode

Terminologie utilisée pour la description des stridulations

Il est très complexe d'adopter une terminologie adaptée pour la description des différentes parties des stridulations des orthoptères et, comme le soulignent RAGGE & REYNOLDS (1998), il existe presque autant de terminologies différentes que de bio-acousticiens ayant travaillé sur ce groupe. Le **Tableau 1** synthétise les principales terminologies récemment utilisées dans la bibliographie relatives aux stridulations d'orthoptères (la plupart des terminologies plus anciennes n'ont pas été reprises dans les publications récentes).

Les choix réalisés ici s'inspirent très largement des principales références européennes (notamment RAGGE & REYNOLDS, 1998 ; HELLER, 2019) qui ont fait le choix d'une terminologie basée sur les mouvements de l'appareil stridulatoire, contrairement à la terminologie américaine (notamment MORRIS & WALKER, 1976 ; BUZZETTI & BARRIENTOS-LOZANO, 2011), principalement basée sur des sensations auditives dont l'appréciation peut varier, notamment en fonction de la température.

Dans le cadre de ce travail sur l'identification acoustique des espèces françaises de sauterelles, l'approche avec un détecteur d'ultrasons, l'utilisation de l'analyse auditive en expansion de temps, la volonté d'avoir une terminologie adaptée aux enregistrements en direct sur le terrain et un souci de cohérence sémantique ont nécessité quelques ajustements qui sont illustrés par la **Figure 2**.

Quelques modifications ont été effectuées depuis la première synthèse de BARATAUD (2018), notamment concernant le terme «accent», souvent utilisé en français pour

désigner, soit un impact (BARATAUD, 2018), soit une syllabe (BELLMANN & LUQUET, 2009), soit un cycle (DEFAUT & MORICHON, 2015). Ce terme a donc volontairement été écarté ici afin d'éviter les confusions liées à ces usages multiples.

Impact : unité élémentaire d'une stridulation, d'une durée très courte (moins de 1 ms) et qui correspond, chez les ensifères, à un contact ponctuel entre l'archer (situé sur la face supérieure du tegmen couvert) et l'une des dents de la râpe stridulatoire (située sur la face inférieure du tegmen couvrant). Son appréciation auditive nécessite un ralentissement par un facteur 10 ou 20.

Syllabe : évènement sonore généralement constitué par plusieurs impacts et produit par un mouvement simple (aller ou retour) de l'appareil émetteur (mouvement des tegmina pour les ensifères chez qui on peut parfois distinguer la syllabe d'ouverture et/ou la syllabe de fermeture). La définition d'une syllabe en langage oral est une unité ininterrompue d'où le choix de la réserver à un seul mouvement des tegmina.

Cycle : évènement sonore correspondant à un mouvement double d'aller et retour (cycle d'ouverture et de fermeture des tegmina pour une stridulation d'ensifère). Le son produit peut être monosyllabique (frottement de l'archer contre les dents uniquement à l'ouverture ou – cas le plus fréquent – uniquement à la fermeture) ou bisyllabique (frottement à l'ouverture et à la fermeture, avec une différence d'intensité et/ou de sonorité perceptible entre les deux mouvements [ralentissement de 10 ou 20 fois souvent nécessaire]).

Phrase : succession de cycles analogues (ne différant éventuellement que par des variations d'intensité), séparés par des intervalles réguliers.

Strophe : ensemble de phrases analogues (strophe homogène) ou non analogues (strophe hétérogène) formant un motif cohérent sur le plan temporel.

Séquence : ensemble de strophes

séparées par des intervalles variables.

Intervalle : espace de temps qui sépare deux unités acoustiques similaires, mesuré entre la fin de l'unité acoustique précédente et le début de la suivante.

Tableau 1. Principales terminologies utilisées pour la description des stridulations d'orthoptères

Unité	Définition	RAGGE & REYNOLDS, 1998	HELLER, 2019	MORRIS & WALKER, 1976 (terminologie américaine)	BELLMANN & LUQUET, 2009	DEFAUT & MORICHON, 2015	Choix terminologiques BARATAUD
1	Contact ponctuel entre l'archer et l'une des dents de la râpe stridulatoire	Impact ou impulsion (<i>tooth-impact</i>)	<i>Impulse</i>	<i>Pulse</i>		Pulsation	Impact
2	Ouverture des tegmina	Hémisyllabe d'ouverture (<i>opening hemisyllable</i>)	<i>Opening hemisyllable</i>	<i>Minor pulse train</i>	Accent	Hémisyllabe d'ouverture	Syllabe d'ouverture
2'	Fermeture des tegmina	Hémisyllabe de fermeture (<i>closing hemisyllable</i>)	<i>Closing hemisyllable</i>	<i>Major pulse train</i>		Hémisyllabe de fermeture	Syllabe de fermeture
3	Cycle d'ouverture et fermeture des tegmina	Diplosyllabe (<i>diplosyllable</i>)	<i>Syllable</i>	<i>Phonotome or chirp</i>	Accent double	Accent ou syllabe	Cycle
4	Succession de cycles analogues	Phrase (<i>echeme</i>)	<i>Echeme</i>	<i>Buzz</i> <i>Rattle</i> <i>Tick sequence</i> <i>Zip</i> <i>Smack</i>	Phrase	Phrase	Phrase
5	Ensemble de phrases formant un motif cohérent	Strophe (<i>echeme-sequence</i>)			Séquence	Strophe	Strophe
6	Ensemble de strophes					Séquence	Séquence

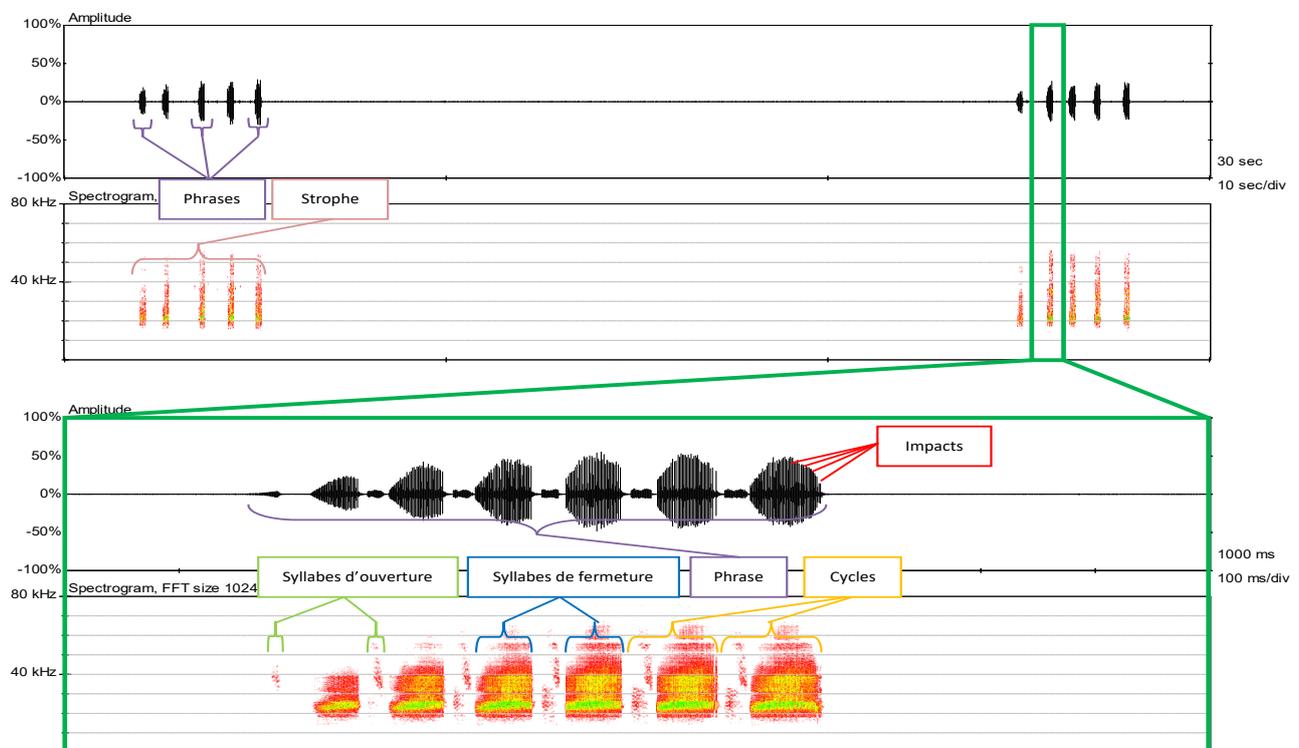


Figure 2. Illustration de la terminologie utilisée pour la description des stridulations d'orthoptères - exemple d'une séquence de *Rhacocleis poneli* sur laquelle toutes les unités acoustiques sont présentes - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles - Tarascon (FR-13) - 30.VIII.2019 - chant nocturne 24°C.

Enregistrements sur le terrain

Les enregistrements ont été réalisés avec différents modèles de détecteur d'ultrasons à expansion de temps : modèle Pettersson D980 de Pettersson Elektronik (fréquence d'échantillonnage : 350 kHz et résolution : 8 bits) couplé avec enregistreur à cassettes DAT pour les enregistrements les plus anciens (avant 2010) et modèle Pettersson D1000x (fréquence d'échantillonnage : 384 kHz et résolution : 16 bits) avec carte mémoire Compact Flash intégrée pour les enregistrements les plus récents.

La plupart des enregistrements ont été réalisés en conditions naturelles, directement sur le terrain. Quelques individus ont également été gardés en captivité dans une cage d'enregistrement afin d'étudier la variabilité de leurs stridulations avec un enregistreur automatique Passive Recorder développé par Jean-Dominique Vrignault (<https://framagit.org/PiBatRecorderPojects>).

L'analyse auditive est effectuée en expansion de temps par un facteur 10, ce qui permet de rendre audible les stridulations ultrasonores tout en conservant la structure des signaux d'origine.

Les dates et lieux d'enregistrement constituant la base de données acoustique ayant servi à cette étude sont détaillés en **Annexe 1**.

La température ambiante a été relevée lors de chaque prise de son, celle-ci pouvant avoir une influence importante sur le rythme et la structure des stridulations.

Analyse des séquences et mesures

L'analyse oscillographique et spectrographique des enregistrements a été réalisée avec le logiciel BatSound (Pettersson Elektronik). Les spectrogrammes et densités spectrales ont été obtenus avec une transformation de Fourier rapide (FFT) utilisant une fenêtre de Hanning de 1024 échantillons, soit une résolution de fréquence de 375 Hz.

Différentes mesures ont été effectuées lors des analyses oscillographiques et spectrographiques de l'ensemble des séquences enregistrées pour le genre *Rhacocleis* (voir **Figure 3**) :

- nombre de cycles par phrases ;
- durée des phrases (par souci d'homogénéité, la première syllabe d'ouverture, qui est parfois audible et

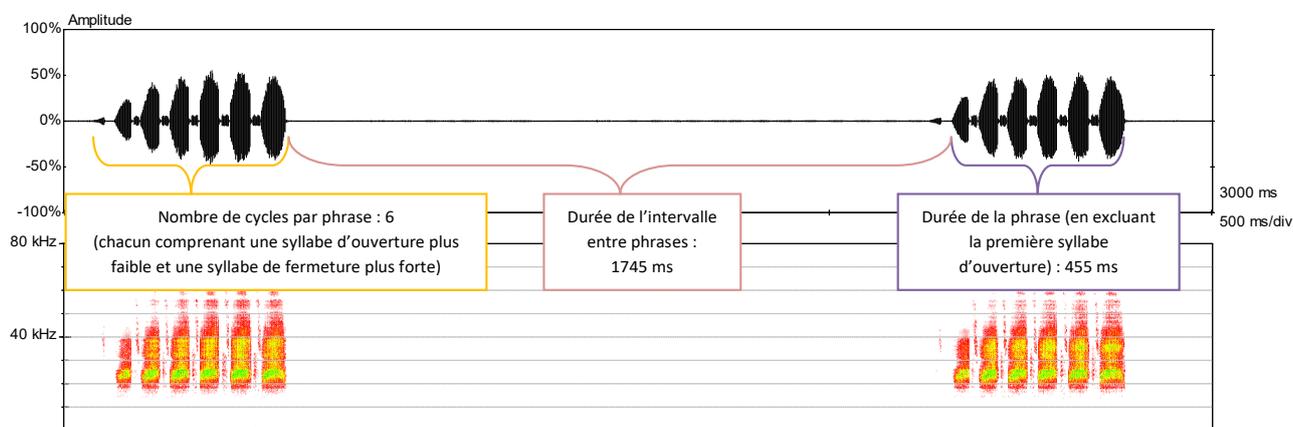


Figure 3. Illustration des mesures de durée et nombre de cycles - exemple d'une séquence de *Rhacocleis poneli* - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) - Tarascon (FR-13) - 30.VIII.2019 - chant nocturne 24°C.

parfois non, n'a pas été prise en compte, même lorsqu'elle est bien visible) ;

- durée des intervalles entre les phrases ;
- fréquence du maximum d'énergie (FME)

qui correspond à la fréquence dominante, celle qui transporte le plus d'énergie.

Chez les espèces françaises du genre *Rhacocleis*, la FME est portée par le signal fondamental (les harmoniques sont absents ou très faibles). Elle peut être mesurée sur un logiciel d'analyse par densité spectrale (**Figure 4**) et peut également être appréciée sur le terrain avec un détecteur d'ultrasons à l'aide de la recherche du battement zéro en mode hétérodyne (voir BARATAUD, 2020).

La mesure précise de la FME est parfois problématique sur certaines phrases pour lesquelles apparaissent plusieurs pics de fréquence d'intensité similaire. Dans ces cas là, une mesure médiane a été prise (parfois entre deux pics). Dans tous les cas, il est important de mesurer plusieurs phases sur une même séquence et d'avoir en tête que la qualité de l'enregistrement (notamment la présence plus ou moins importante de bruit de fond) peut interférer sur la qualité de la mesure de la FME.

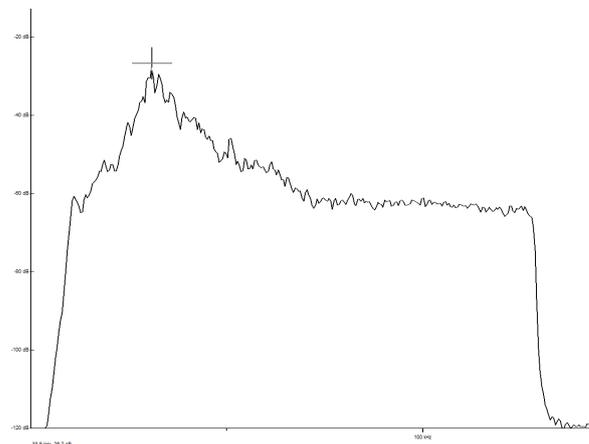


Figure 4. Mesure de la FME (30,9 kHz) sur un graphique de densité spectrale pour une stridulation de *Rhacocleis bonfilsii*.

Description des stridulations des différentes espèces

Rhacocleis bonfilsii

Rhacocleis bonfilsii (**Figure 5**) est une espèce endémique de Corse qui a été décrite sur un mâle récolté par Bonfils en 1957 et n'avait pas été retrouvé jusqu'en 2001 où des enregistrements de plusieurs mâles ont pu être réalisés en haute vallée d'Asco (BARATAUD, 2005).

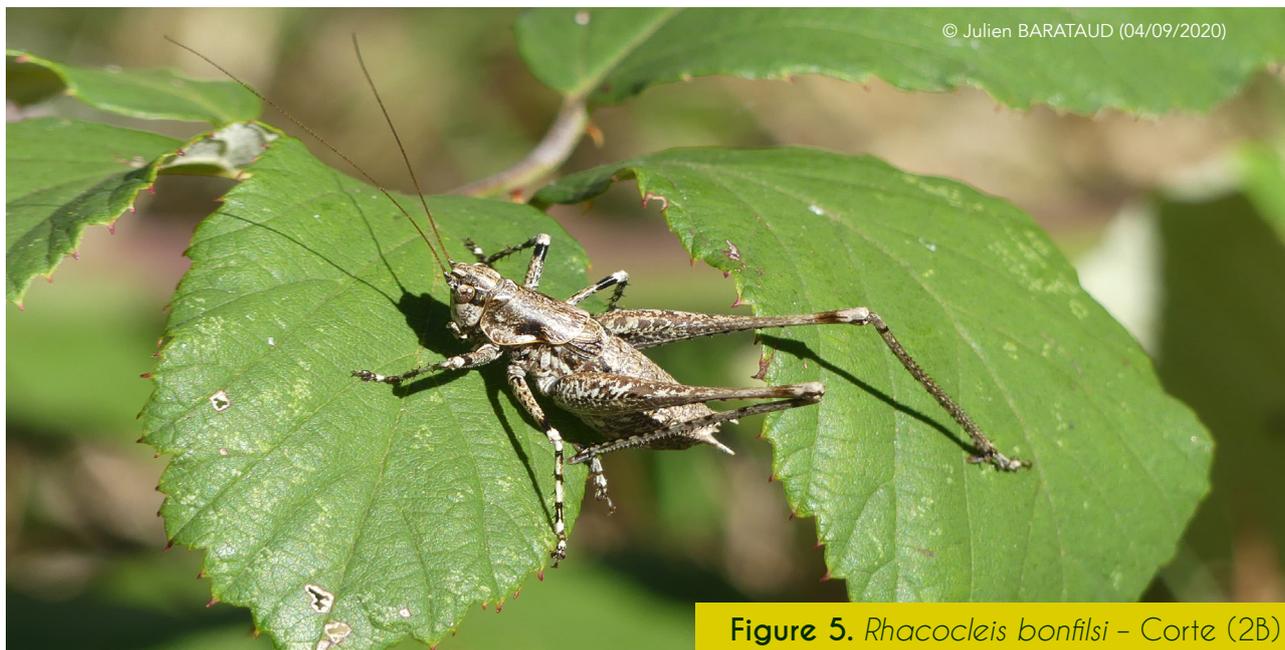


Figure 5. *Rhacocleis bonfilsii* - Corse (2B)

Peu de données existent concernant son écologie mais il semble apprécier les landes arbustives à Bruyère arborescente (*Erica arborea*), sur des versants rocheux et thermophiles, surtout entre 500 et 1000 m d'altitude et n'a pour l'instant été noté qu'en Haute-Corse.

La stridulation est constituée de strophes de durée variable (de quelques secondes à plusieurs minutes), composées d'une succession de phrases bisyllabiques (Figure 6). Les intervalles entre strophes sont très variables et irréguliers. Les phrases sont constituées de 2 cycles, avec des syllabes d'ouverture très faibles mais parfois audibles sur les séquences de bonne qualité. La durée des phrases est en moyenne de 100 ms (min. : 88 ; max. : 144 ms) et celle des intervalles entre phrases est généralement équivalente (le

plus souvent entre 80 et 120 ms).

La FME est généralement comprise entre 28 et 31 kHz (min. : 26,8 ; max. : 36,1 kHz). La stridulation est donc quasiment inaudible pour l'oreille humaine (ne peut être perçue faiblement qu'à moins d'un mètre pour des bonnes oreilles...) et ne peut donc être repérée facilement sur le terrain sans l'aide d'un détecteur d'ultrasons.

Risques de confusion

Cette stridulation diffère nettement de celles des autres espèces du genre présentes en France de part son rythme bisyllabique. Parmi les autres ensifères françaises, elle présente des similarités importantes avec les stridulations d'autres espèces à phrases bisyllabiques (*Tettigonia viridissima*, *Sepiana sepium* et *Platycleis intermedia*) mais ces 3 espèces

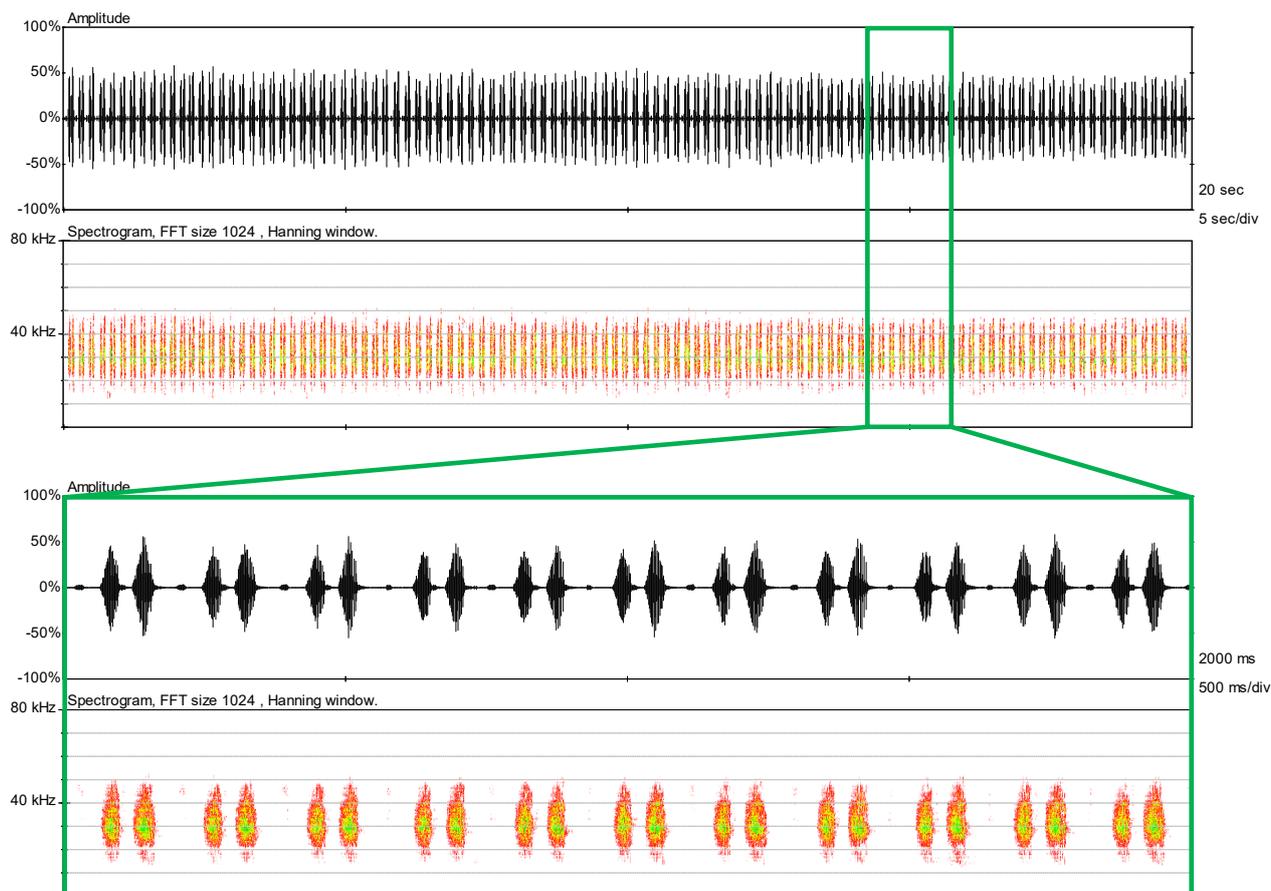


Figure 6. Chant d'un mâle de *Rhacocleis bonfilsi* – oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles – Corte (FR-2B) – 24.VIII.2020 – chant nocturne 21°C.

sont sur des gammes de fréquences nettement plus basses (entre 9 et 11 kHz pour *T. viridissima* et entre 16 et 23 kHz pour *S. sepium* et *P. intermedia*).

Rhacocleis corsicana

Rhacocleis corsicana est un endémique cyrno-sarde dont la répartition et l'écologie en Corse restent encore à préciser. La plupart des données récentes concernent plutôt des sous-bois à Bruyère arborescente (*Erica arborea*) sous couvert de Pin Laricio (*Pinus nigra ssp. laricio*) entre 800 et 1300 m d'altitude (BRAUD *et al.*, 2002 ; BARATAUD, 2005 ; BOITIER *et al.*, 2006). Mais il existe également des données historiques sur la côte sud-est de l'île (BONFILS, 1960) et des observations personnelles montrent aussi qu'il peut

être présent à basse altitude, aussi bien en Haute-Corse (dunes à Genévrier oxycède de l'embouchure de l'Ostriconi à Palasca) qu'en Corse du Sud (maquis arbustifs près de Fozzano et Santa-Maria-Figanella).

La stridulation est constituée par des phrases comptant 5 à 7 cycles (**Figure 7**). Seules les syllabes de fermeture sont audibles sur les enregistrements réalisés sur le terrain et le premier cycle, d'une intensité plus faible, est généralement peu audible. La durée des phrases est de 165 à 425 ms et celle des intervalles entre phases est de 350 ms à un peu plus d'1s (500 ms en moyenne). La FME est comprise entre 30 et 36 kHz ; la stridulation est donc inaudible pour l'oreille humaine et ne peut être repérée que grâce à un détecteur d'ultrasons.

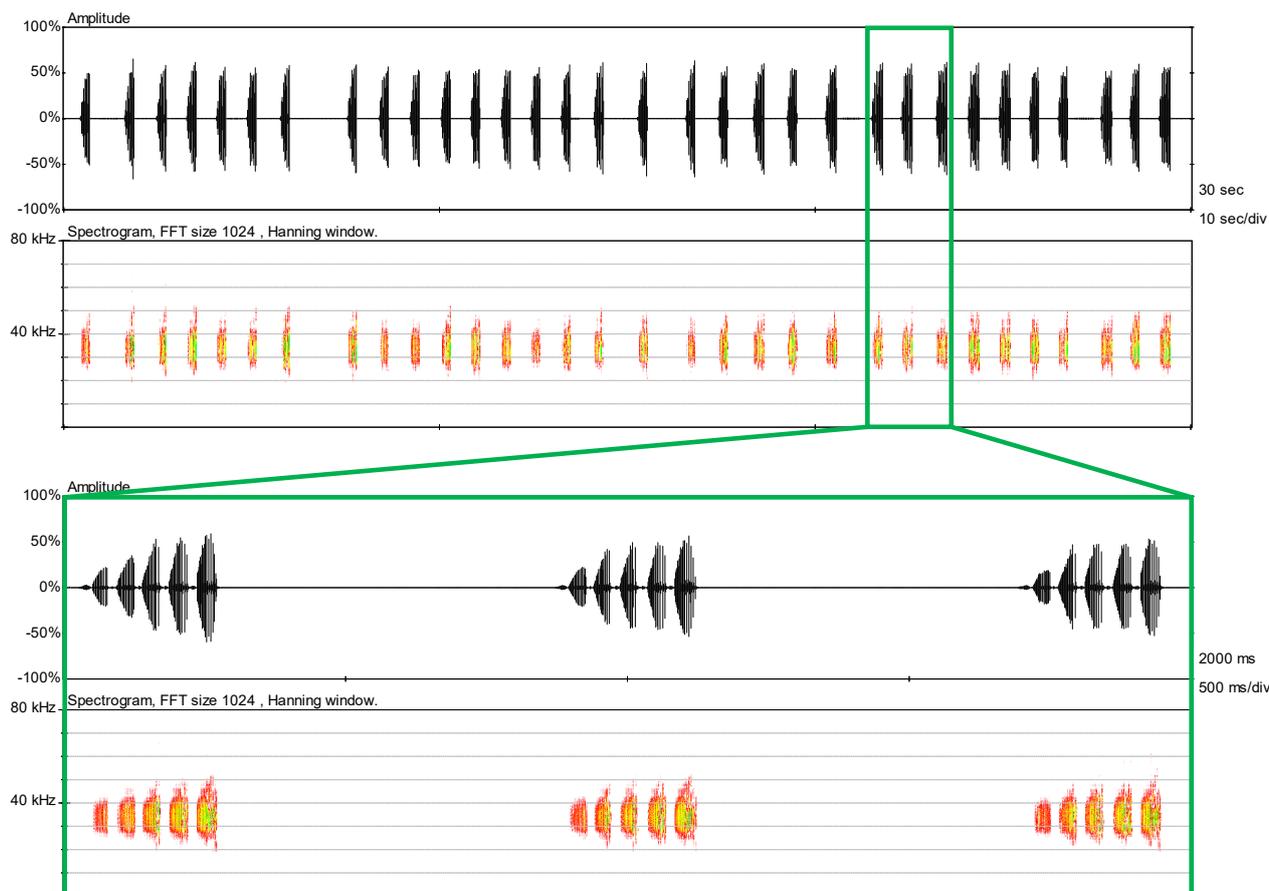


Figure 7. Chant d'un mâle de *Rhacocleis corsicana* - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles - Santa-Maria-Figanella (FR-2A) - 28.VIII.2020 - chant nocturne 18°C.

Risques de confusion

Cette stridulation diffère de celles des autres ensifères françaises ayant une structure similaire et un nombre de cycles semblable (*Rhacocleis poneli*, *Platycoleis albopunctata*, *Metrioptera* sp., etc.) par ses fréquences beaucoup plus hautes (FME entre 30 et 36 kHz alors que toutes les autres espèces ont une FME inférieure à 30 kHz).

Rhacocleis germanica

Rhacocleis germanica (Figure 1) est l'une des espèces du genre à la plus vaste répartition, de la Provence à la Mer noire, en passant par l'Italie et les Balkans. Il est commun en Corse à basse et moyenne altitude où il fréquente tous types de milieux buissonnants thermophiles. En

France continentale, il est très localisé et n'avait pas été observé pendant plusieurs décennies avant d'être retrouvé par BRAUD (2008) dans le Var. Il a également été noté récemment dans les Bouches-du-Rhône, au pied des Alpilles (Sardet, com.pers.).

La stridulation est constituée par des phrases comptant 10 à 15 cycles (Figure 8). Les syllabes d'ouverture sont bien audibles, même si elles restent d'intensité plus faible que les syllabes de fermeture. La première syllabe d'ouverture, d'intensité plus forte que les suivantes, est suivie d'un court silence conférant à la stridulation une rythmique particulière à l'espèce. Comme chez la plupart des autres espèces du genre, l'intensité de la stridulation augmente crescendo et les derniers cycles sont nettement plus forts que les premiers. La durée des phrases est

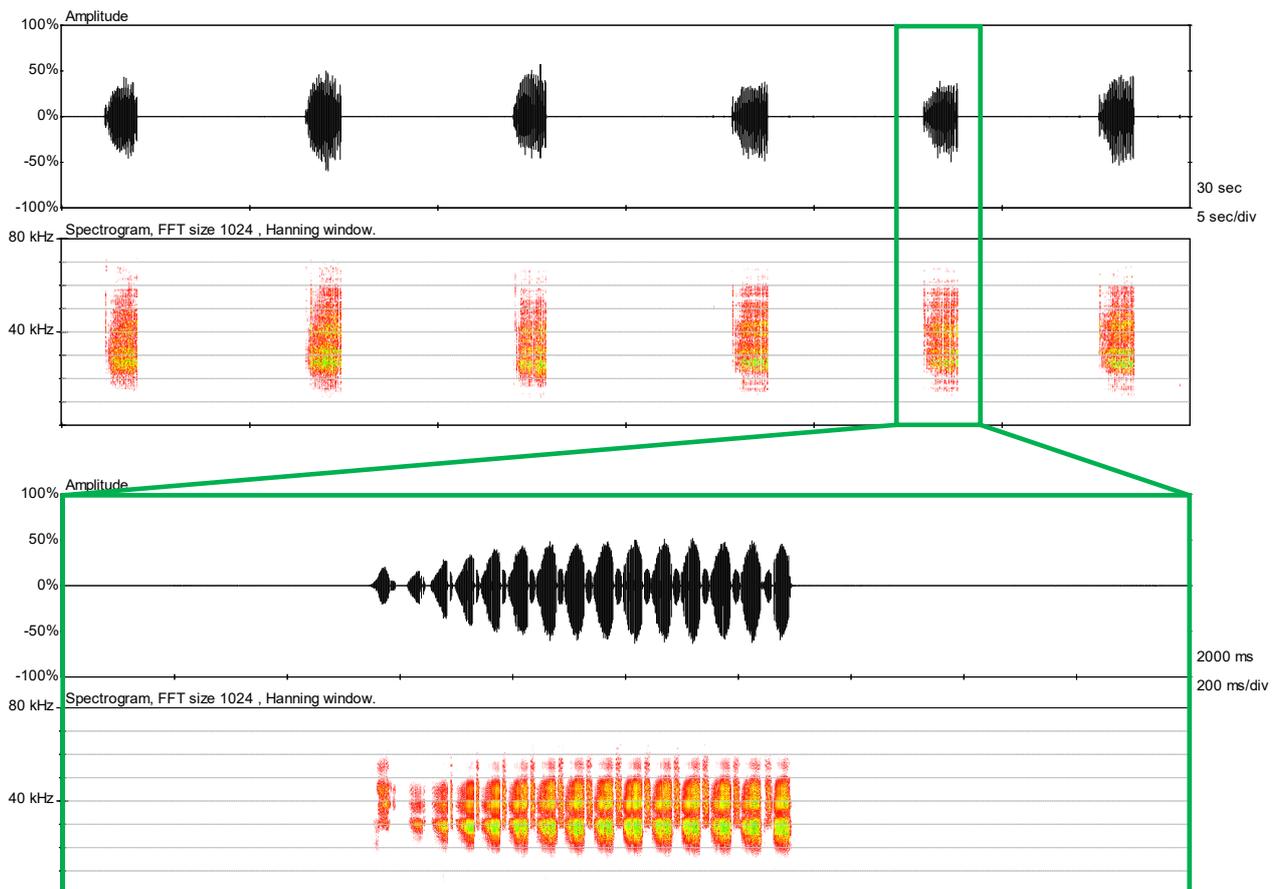


Figure 8. Chant d'un mâle de *Rhacocleis germanica* - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles - Individu en captivité provenant de Casalabriva (FR-2A) - 02.IX.2020 - chant nocturne 13°C.

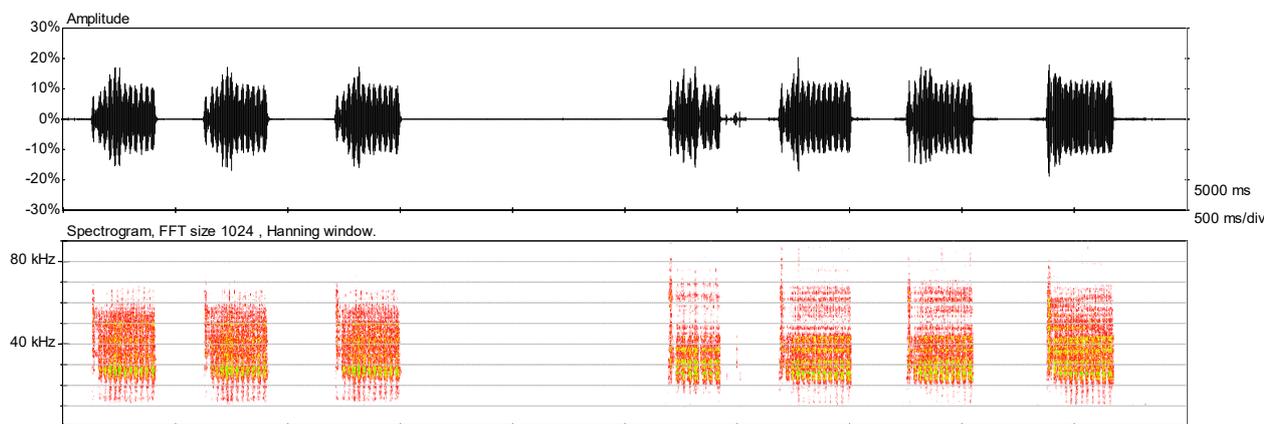


Figure 9. Chant d'un mâle de *Rhacocleis germanica* ; variante avec des strophes de 3 à 4 phrases - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) - Roccaverano (IT) - 15.VII.2003 - chant nocturne.

généralement comprise entre 300 et 500 ms (min. : 233 ; max. : 1265 ms) et celle des intervalles entre phrases est souvent irrégulière, le plus souvent entre 1,5 et 5 s. La FME est généralement comprise entre 25,9 et 27,9 kHz mais reste assez variable (min. 23,9 ; max : 30,4 kHz). La stridulation est donc faiblement audible pour l'oreille humaine et ne peut être repérée facilement que grâce à un détecteur d'ultrasons.

Sur une séquence enregistrée en Italie (**Figure 9**), les phrases sont groupées en strophes de 1,5 à 2,5 s, composées de 3 à 4 phrases avec des intervalles de 200 à 350 ms entre chaque phrase. Cette variation de stridulation n'a jamais été entendue en Provence et en Corse où les phrases semblent toujours isolées avec des intervalles plus importants (supérieurs à 1 s).

Risques de confusion

Le nombre de cycles important et le rythme crescendo sont caractéristiques de cette stridulation qui ne peut guère être confondu avec une espèce d'un autre genre. Elle est par contre très proche de *Rhacocleis annulata* dont elle diffère principalement par l'intensité et la structure des syllabes d'ouverture (voir clé d'identification acoustique en fin d'article).

Rhacocleis poneli

Rhacocleis poneli (**Figures 10 et 20**) n'a été découvert en France qu'à la fin des années 1980 dans le Var (PONEL *et al.*, 1988). Il semble depuis connaître une phase d'expansion importante, d'abord dans les départements méditerranéens avec sa découverte en 1998 dans les Alpes-Maritimes (MOSSOT, 1999), puis dans le Vaucluse et les Bouches-du-Rhône (LEMONNIER, 2001), dans le Gard et les Pyrénées-orientales (KOCH & BARDET, 2007) et la Drôme (DUBOIS, 2010). Il a par la suite été découvert sur plusieurs stations du littoral atlantique et du bassin aquitain, d'abord en Gironde et dans le Lot-et-



Figure 10. *Rhacocleis poneli*, une espèce en forte expansion - Colias (30)

Garonne (DUHAZÉ & BONIFAIT, 2014), puis en Vendée (DESMOTS & RAITIÈRE, 2017) et en Haute Garonne en 2017 (obs. pers.).

La stridulation est constituée par des phrases de 4 à 9 cycles (Figure 10), parfois groupées en strophes de 3 à 5 phrases (Figure 11). Les syllabes d'ouverture, bien que d'intensité plus faible, sont généralement audibles en expansion de temps sur les bonnes séquences. Comme chez la plupart des autres espèces du genre, l'intensité de la stridulation augmente crescendo et les derniers cycles sont nettement plus forts que les premiers. La durée des phrases est de 0,1 à 1 s et celle des intervalles entre phrases est généralement comprise entre 0,6 et 1,4 s. Les intervalles entre strophes (lorsqu'elles sont présentes) sont beaucoup plus longs, de l'ordre de 12 à 20 s.

La FME est le plus souvent comprise entre 18 et 21 kHz (min : 17,6 ; max : 24,9 kHz). La stridulation est donc bien plus basse en fréquence que celle des espèces précédentes et peut donc être perçue à l'oreille nue à une distance de plusieurs mètres (pour un observateur jeune ; en vieillissant l'audition humaine perd les hautes fréquences).

Une stridulation atypique correspondant vraisemblablement à un chant de rivalité (Figure 13) a été enregistrée sur des individus en captivité. Des phrases comptant plusieurs dizaines de cycles ont ainsi été émises à quelques reprises au milieu de séquences où les 2 individus se répondaient en alternant des phrases normales. Ces chants ont été enregistrés en milieu de matinée, ce qui correspond aux seules séquences diurnes

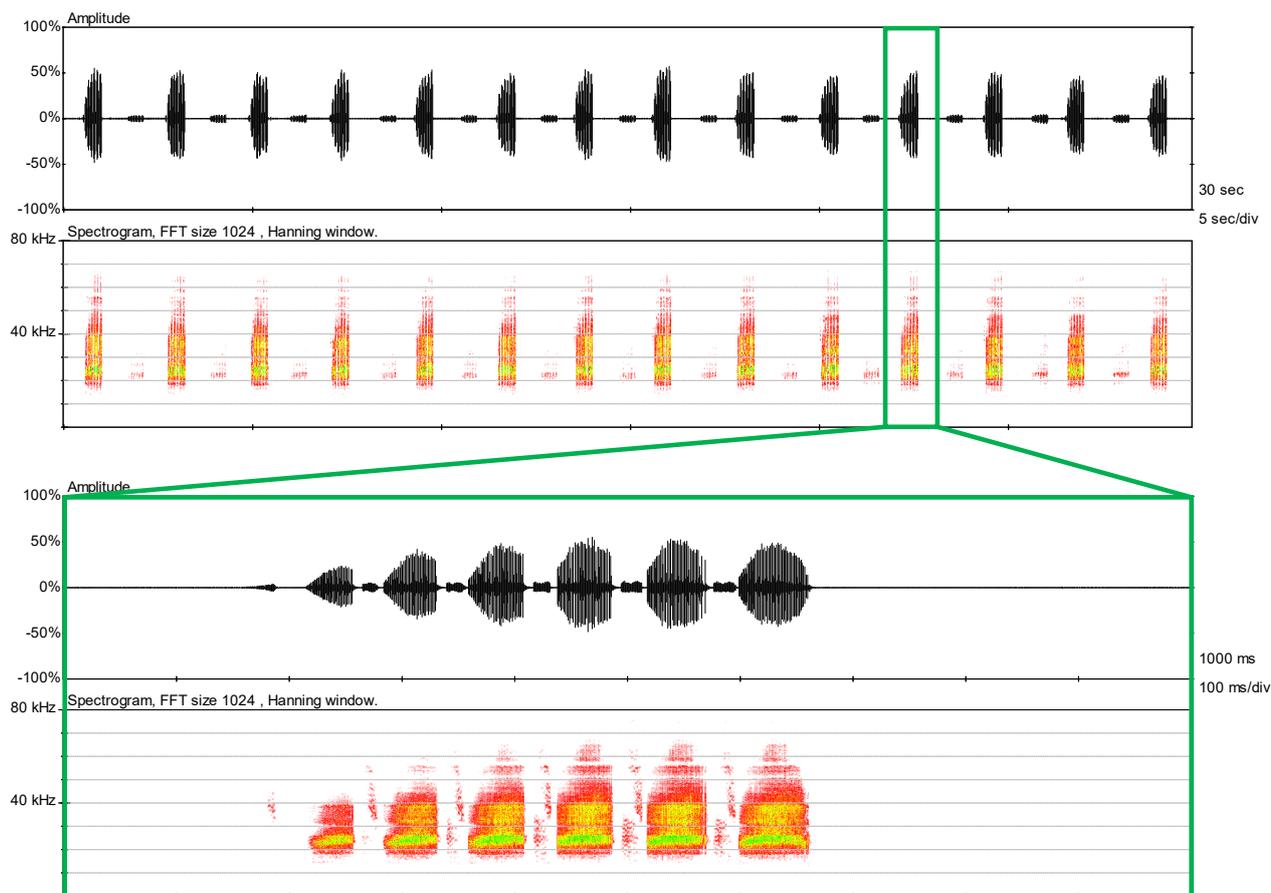


Figure 11. Chant d'un mâle de *Rhacocleis poneli* (avec un deuxième mâle alternant des phrases en arrière-plan) – oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles – Vézénobres (FR-30) – 27.X.2020 – chant nocturne 11°C.

enregistrées pour le genre *Rhacocleis* dont toutes les autres espèces françaises semblent strictement nocturnes. Ces comportements particuliers (chant de rivalité et chant diurne) n'ont jamais été entendu sur le terrain et il est difficile de

savoir dans quelle mesure la captivité a pu influencer sur leur comportement.

Risques de confusion

Cette stridulation présente certaines similarités avec celles d'autres espèces de

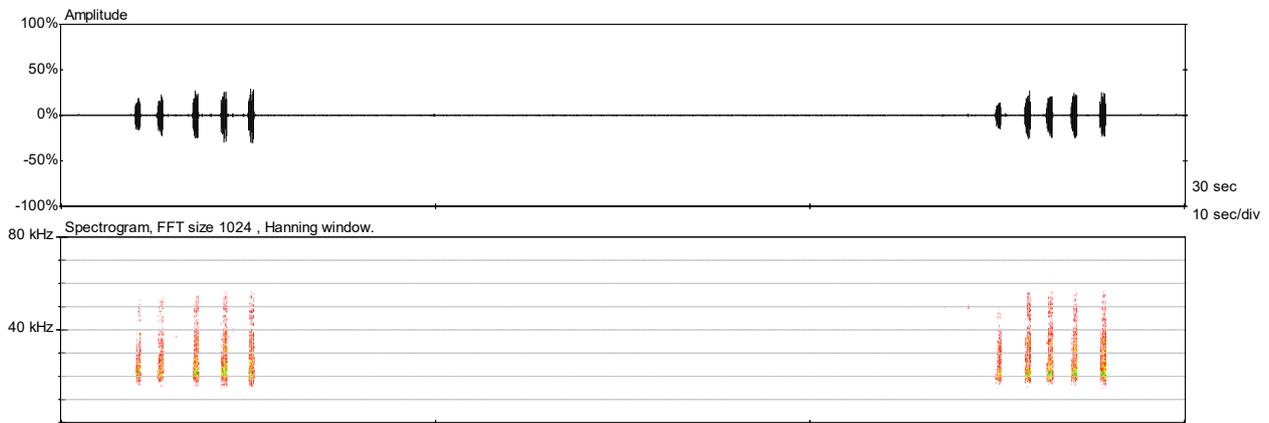


Figure 12. Chant d'un mâle de *Rhacocleis poneli* avec des strophes de 5 phrases - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) - Tarascon (FR-13) - 30.VIII.2019 - chant nocturne 24°C.

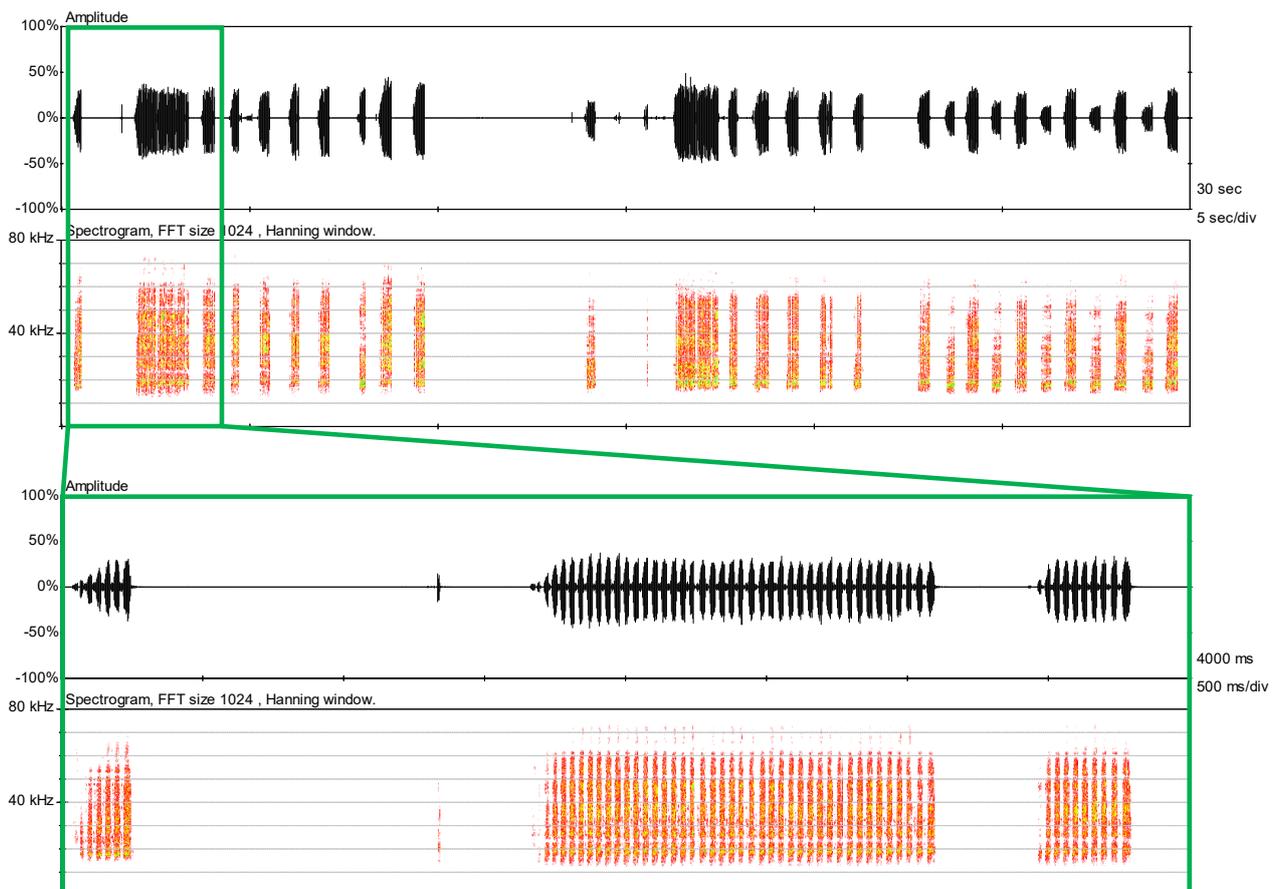


Figure 13. Chant de deux mâles de *Rhacocleis poneli* avec chant de rivalité constitué de phrases à cycles beaucoup plus nombreux - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles - Individus en captivité capturés au Boulou (FR-66) - 18.VIII.2019 - chant diurne 24°C.

genres différents (*Platycleis albopunctata*, *Metrioptera* sp., etc...). Les principales caractéristiques distinctives sont le rythme crescendo, la présence de syllabes d'ouverture faibles mais généralement audibles à fort ralentissement et les phrases parfois groupées par 3 à 5 en strophes séparées par des intervalles longs (plus de 10 s).

Rhacocleis annulata

Rhacocleis annulata (Figures 14 et 19) a une aire de répartition d'origine qui semble principalement centrée sur la Sicile et plusieurs îles périphériques (Pantellaria, Ustica, Lampedusa, îles éoliennes,...) où cette espèce est abondante (MASSA et al., 2012). Ces mêmes auteurs la mentionne également de quelques localités de la péninsule italienne, notamment en Calabre.

Elle n'a été découverte en France qu'en 2002 dans le Gard à proximité d'Anduze (BARDET & BOITIER, 2006). Elle a depuis été trouvée tout le long de la vallée du Gardon jusqu'au Rhône ainsi que sur l'île de Porquerolles (DUSOULIER et al., 2015), dans l'agglomération toulousaine (COSTES & ROBIN, 2016), aux environs de Bordeaux et en différents points du littoral aquitain (BONIFAIT & DUHAZÉ, 2020) et en Charente-Maritime (POITOU-CHARENTES NATURE, 2020). Plus récemment, elle a également été notée de manière ponctuelle en Alsace (D'AGOSTINO, 2020), ainsi qu'en Haute-Savoie, en Suisse et même jusqu'aux Pays-Pas et Grande Bretagne (MONNERAT & al., 2020). Les observations personnelles montrent qu'elle est particulièrement abondante le long de certaines vallées gardoises (Gardon, Vidourle,...) et elle a également été notée en contexte urbain sur le littoral héraultais (La Grande-Motte) et en Drôme (Nyons).



© Julien BARATAUD (31/10/2020)

Figure 14. *Rhacocleis annulata*, une espèce exogène en forte expansion en France et en Europe occidentale - Durfort (30)

La déconnexion entre les populations françaises et le reste de son aire de répartition a dès le début questionné sur son indigénat dans notre pays. La présence de bambous a souvent été relevée sur les stations de l'espèce et l'hypothèse d'une dispersion par le déplacement de ces plantes ornementales avait déjà été évoquée par BARDET & BOITIER (2006). La multiplication récente des données dans de nombreuses régions françaises ne laisse plus guère place au doute et cette dispersion rapide semble principalement liée à l'introduction d'oeufs dans les mottes de terre de pots d'arbres ou d'arbustes de pépinières (MONNERAT & al., 2020).

La stridulation est constituée par des phrases d'une durée de 270 ms à un peu plus d'1s par température fraîche, contenant 9 à 18 cycles, le plus souvent 12 à 14 (Figure 15). Comme chez la plupart des espèces du genre, les syllabes d'ouverture, bien que d'intensité plus faible, sont généralement audibles sur les bonnes séquences ; de même, l'intensité de la stridulation augmente crescendo, les derniers accents étant nettement plus

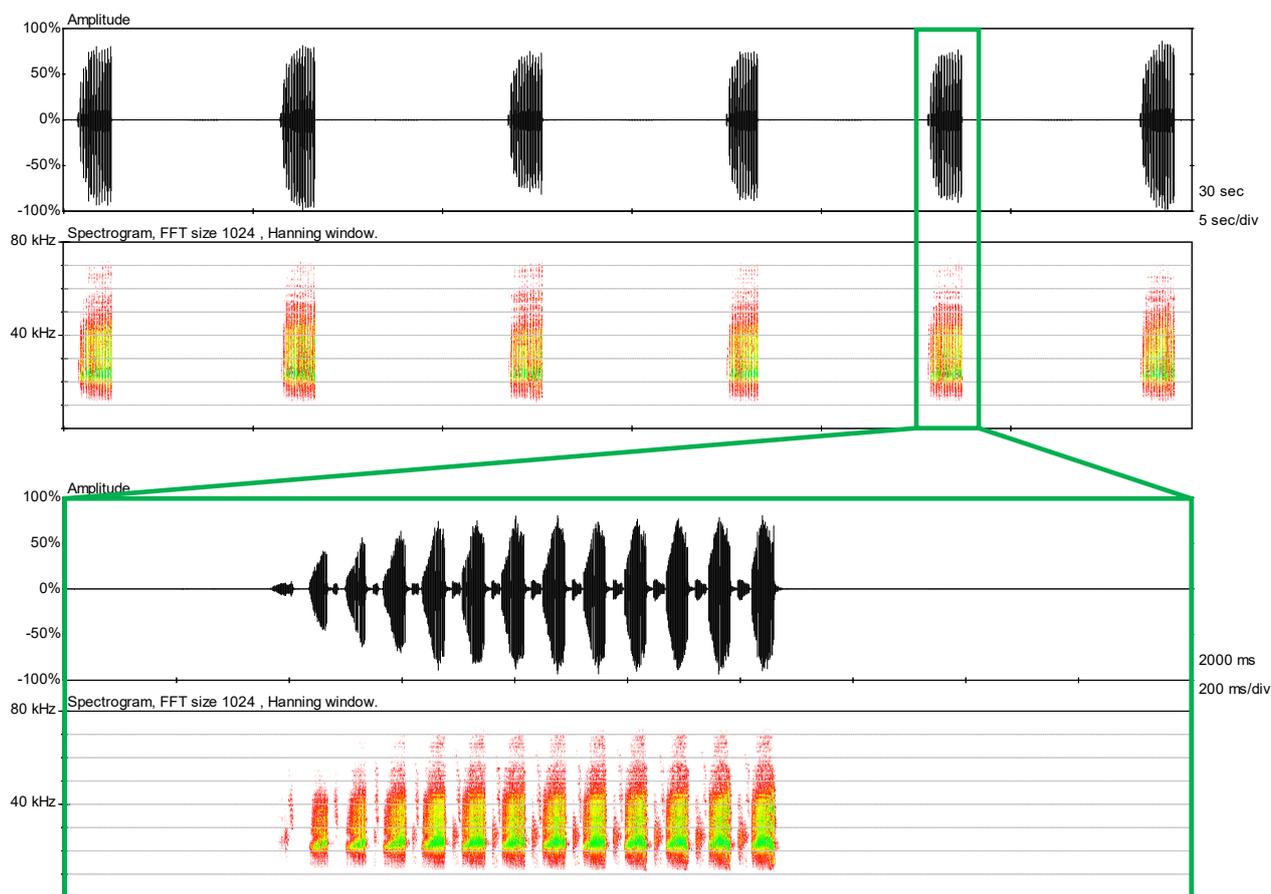


Figure 15. Chant d'un mâle de *Rhacocleis annulata* - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles - Durfort (FR-30) - 27.X.2020 - chant nocturne 12°C.

forts que les premiers. Les intervalles entre phrases sont très irréguliers, variant de 1 s à près de 30 s (en général autour de 10 s). La FME est généralement comprise entre 23,5 et 26,5 kHz (min : 20,6 ; max : 28,6 kHz) et la stridulation peut être perçue faiblement à l'oreille nue par des observateurs jeunes à une distance de un à deux mètres.

Risques de confusion

Le nombre de cycles important et le rythme crescendo sont caractéristiques et ne peuvent guère être confondus avec ceux d'une espèce d'un autre genre. La stridulation de *R. annulata* est par contre très proche de celle de *R. germanica* dont elle diffère principalement par l'intensité et la structure des syllabes d'ouverture (voir clé d'identification acoustique en fin d'article).

Clé d'identification acoustique des *Rhacocleis* de France métropolitaine

Cette description des stridulations des cinq espèces françaises du genre *Rhacocleis* permet de mettre en évidence que le croisement de seulement deux variables (nombres de cycles par phrases et FME) permet de discriminer la plupart des espèces les unes par rapport aux autres. La **Figure 16** illustre la répartition de ces deux variables sur l'ensemble des séquences analysées.

Comme indiqué dans la première synthèse (Barataud, 2018), les deux espèces les plus proches acoustiquement sont *R. germanica* et *R. annulata* qui semblaient séparables

par une différence assez faible de FME. Les mesures réalisées depuis montrent qu'il existe en fait un recouvrement important dans les gammes de fréquences de ces deux espèces (voir **Figure 16**) et que ce critère n'est donc pas utilisable de manière fiable. Des éléments nouveaux ont par contre été mis en évidence au niveau des syllabes d'ouverture (voir **Figures 17 et 18**) et semblent permettre une discrimination certaine sur les enregistrements de bonne qualité. Ces fortes similarités acoustiques semblent étonnantes pour des espèces ayant évoluées en sympatrie et conforteraient l'hypothèse selon laquelle *R. annulata* n'aurait été présent à l'origine qu'en Sicile (et quelques îles périphériques), où *R. germanica* est absent (MASSA et al., 2012).

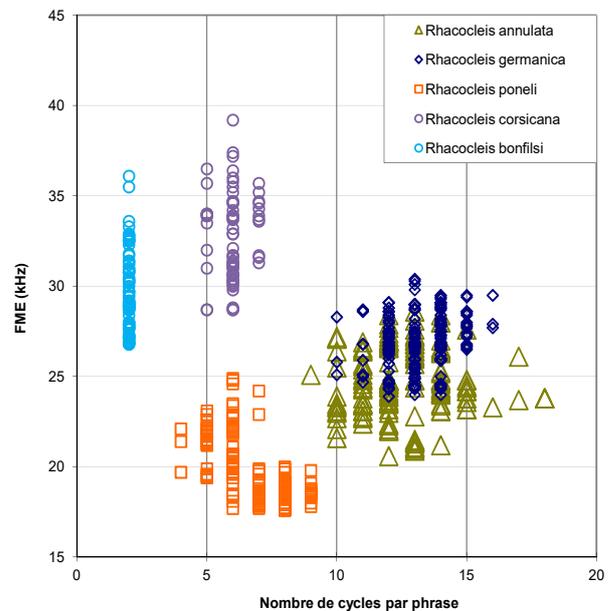


Figure 16. Distribution des valeurs du nombre de cycles par phrase (en abscisses) et de la FME en kHz (en ordonnées) pour les 5 espèces françaises du genre *Rhacocleis*

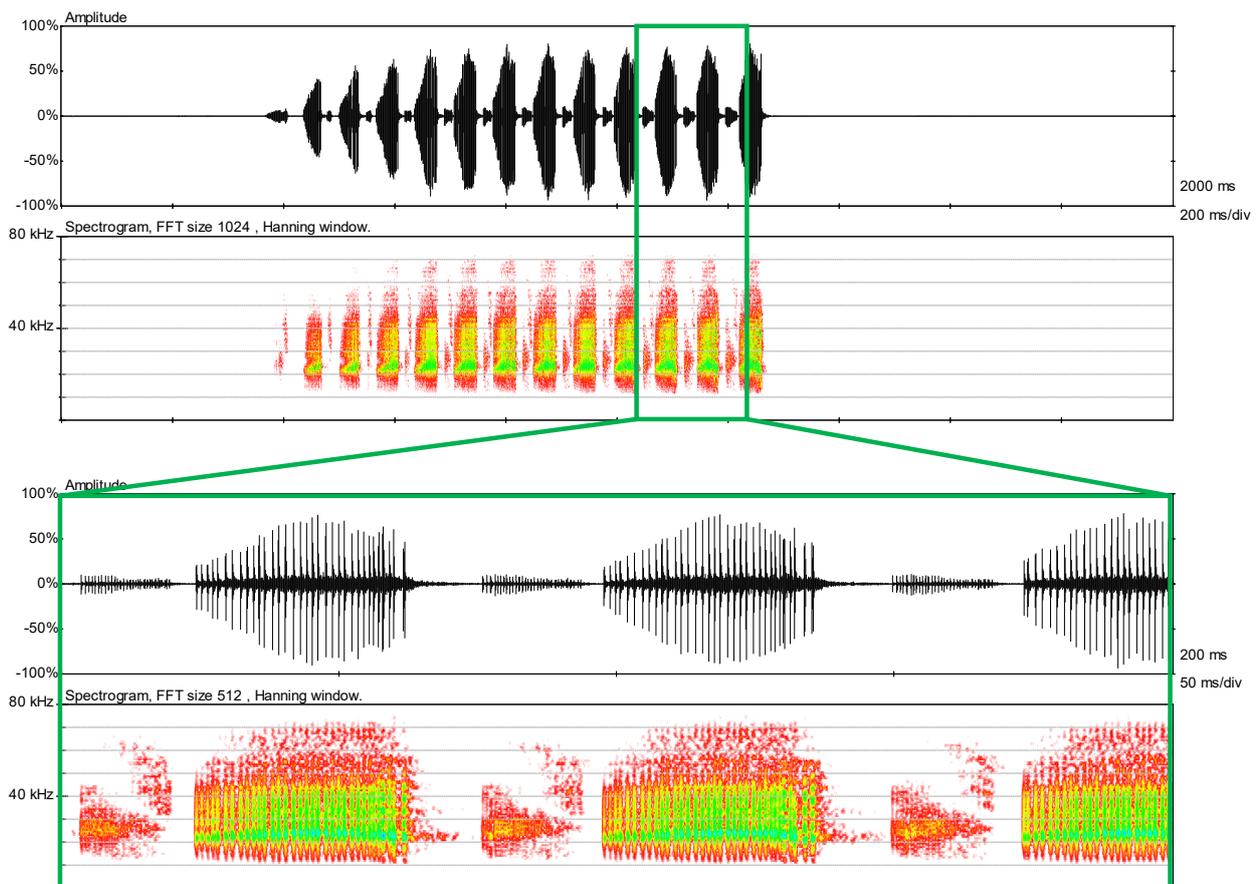


Figure 17. Phrase de *Rhacocleis annulata* avec détail des syllabes d'ouverture d'intensité faible et dans une gamme de fréquence similaire aux syllabes de fermeture - oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles - Durfort (FR-30) - 27.X.2020 - chant nocturne 12°C.

- Phrases composées de 2 cycles de syllabes --> *Rhacocleis bonfilsii*
- Phrases composées d'au moins 4 cycles de syllabes
 - Phrases de 4 à 9 cycles de syllabes (le plus souvent entre 6 et 8)
 - FME entre 17,5 et 25 kHz --> *Rhacocleis poneli*
 - FME entre 28,5 et 39 kHz --> *Rhacocleis corsicana*
 - Phrases de 9 à 18 cycles de syllabes (le plus souvent entre 12 et 14)
 - Syllabes d'ouverture d'intensité faible et dans une gamme de fréquence similaire aux syllabes de fermeture (**Figure 17**) ; Phrases commençant par une syllabe d'ouverture similaire aux suivantes (ou parfois légèrement plus longue) ; FME légèrement plus basse en moyenne (le plus souvent entre 23,5 et 26,5 kHz) --> *Rhacocleis annulata*
 - Syllabes d'ouverture d'intensité un peu plus forte et dans une gamme de fréquence nettement supérieure aux syllabes de fermeture (**Figure 18**) ; Phrases commençant par une syllabe d'ouverture nettement plus forte et plus longue que les suivantes, d'intensité souvent égale voire supérieure à la syllabe de fermeture suivante) ; FME légèrement plus haute en moyenne (le plus souvent entre 26 et 28 kHz) --> *Rhacocleis germanica*

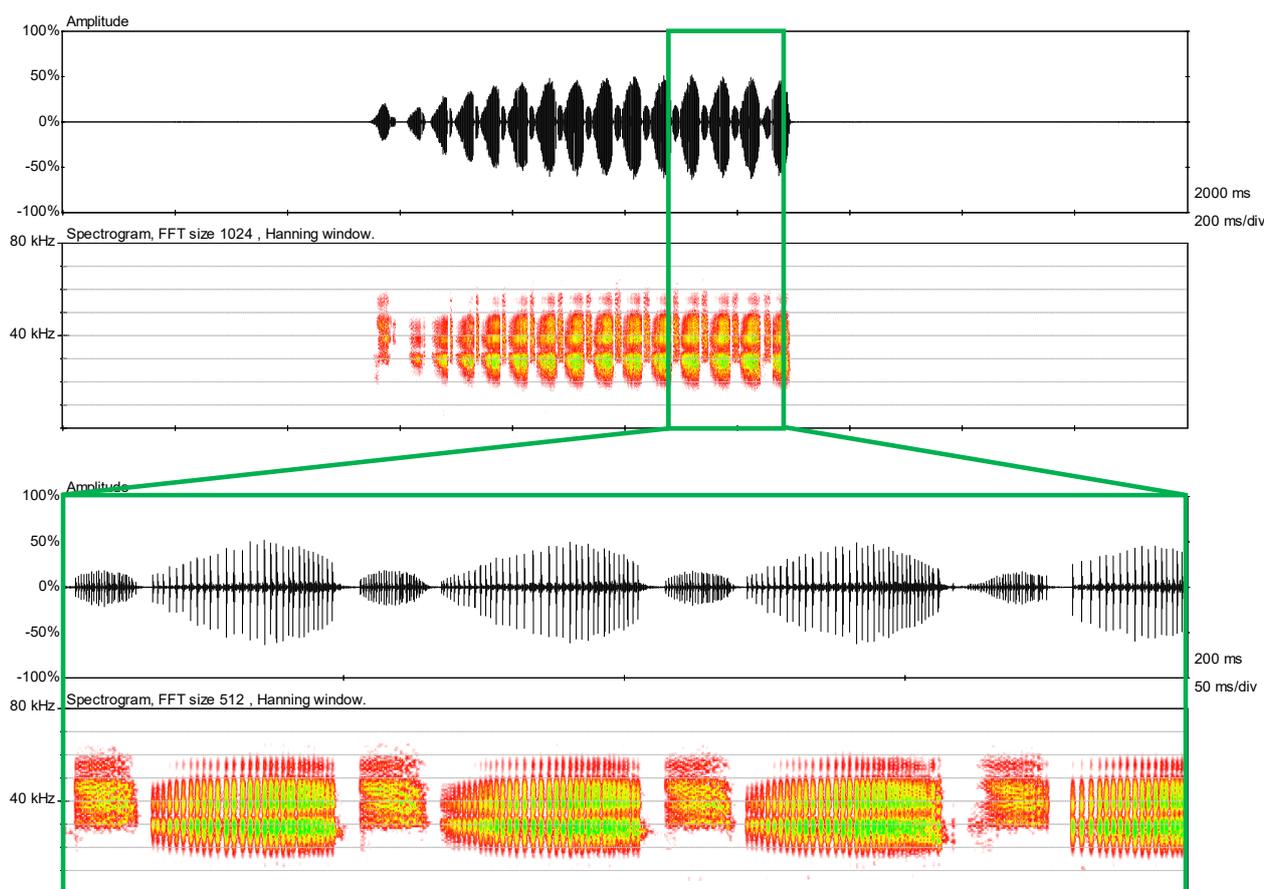


Figure 18. Phrase de *Rhacocleis germanica* avec détail des syllabes d'ouverture d'intensité assez forte et dans une gamme de fréquence nettement supérieure aux syllabes de fermeture – oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles – Individu en captivité capturé à Casalabriva (FR-2A) – 31.VIII.2020 – chant nocturne 13°C.

Précisions sur le matériel nécessaire

La collecte des sons sur le terrain

Il existe actuellement plusieurs techniques d'enregistrement des ultrasons, et ce secteur est en plein développement grâce aux études sur les chiroptères. Contrairement à ces derniers, les orthoptères sont territoriaux et peu mobiles ; c'est donc l'observateur qui doit se déplacer pour contacter les individus chanteurs. Les enregistreurs automatiques en point fixe sont donc peu pertinents pour les orthoptères. Les détecteurs manuels et les applications sur tablettes qui permettent l'écoute en hétérodyne et les enregistrements en expansion de temps ou en hautes fréquences sont tous adaptés, et le choix du meilleur rapport qualité/prix doit tenir compte de paramètres importants comme la gamme de fréquences (certains modèles ne descendent pas en dessous de 16 kHz) et la qualité d'écoute. Une revue des caractéristiques et des prix est disponible grâce au lien suivant :

http://ecologieacoustique.fr/wp-content/uploads/Comparatif_detecteurs-manuels_MB.pdf

L'analyse des sons sur ordinateur

Plusieurs logiciels d'analyse de sons existent. Certains sont gratuits (Syrinx, Audacity,...) mais ils ne permettent pas toujours toutes les mesures (notamment celle de densité spectrale). Le logiciel BatSound utilisé dans cette étude a été conçu spécialement pour l'analyse des ultrasons (de chiroptères) ; il est performant mais payant.

Conclusion

L'analyse des stridulations des cinq espèces françaises du genre *Rhacocleis* permet la mise en évidence de critères pour discriminer acoustiquement ces différentes espèces. L'élaboration d'une clé d'identification acoustique à l'aide d'un détecteur d'ultrasons permet de proposer un outil pour la recherche de ces espèces discrètes et peu détectables par les méthodes classiques.

Un travail en cours selon la même méthodologie va permettre de réaliser une clé d'identification acoustique de l'ensemble des espèces de sauterelles de France métropolitaine et ainsi ouvrir de nouvelles perspectives :

- pour les chiroptérologues qui souhaitent transformer le bruit de fond désagréable des stridulations de sauterelles dans le détecteur d'ultrasons en nouvel objet de recherche et d'apprentissage ;
- pour les orthoptéristes qui souhaitent mieux détecter et améliorer les connaissances sur les sauterelles nocturnes et discrètes qui émettent dans les fréquences ultrasonores.



© Julien BARATAUD (25/08/2017)

Figure 19. *Rhacocleis annulata* - Colias (30)

Des séquences sonores de *Rhacocleis* (au format wave standard), enregistrées au détecteur d'ultrasons, à écouter et à télécharger :

Rhacocleis annulata :

- Enregistrements en hétérodyne

Het_R-annulata-n12_Durfort-30_2020-10-27_20_02_43_J-Barataud4

Het_R-annulata-n25_Collias-30_2017-08-25_22_38_59_J-Barataud96

- Enregistrements en expansion de temps x10

R-annulata-n12_Durfort-30_2020-10-27_20_02_43_J-Barataud4

R-annulata-n25_Collias-30_2017-08-25_22_38_59_J-Barataud96

Rhacocleis bonfilsii :

- Enregistrements en hétérodyne

Het_R-bonfilsii-n21_Corte-2B_2020-08-24_23_31_12_J-Barataud027

- Enregistrements en expansion de temps x10

R-bonfilsii-n21_Corte-2B_2020-08-24_23_31_12_J-Barataud27

Rhacocleis corsicana :

- Enregistrement en hétérodyne

Het_R-corsicana-n18_Sta-Maria-Figanella-2A_2020-08-28_01_06_59_J-Barataud12

- Enregistrements en expansion de temps x10

R-corsicana-n18_Sta-Maria-Figanella-2A_2020-08-28_01_06_59_J-Barataud12

Rhacocleis germanica :

- Enregistrements en hétérodyne

Het_R-germanica-n13_capt-Casalabriva-2A_2020-08-31_23_23_57_J-Barataud40-2ind

Het_R-germanica-n24_Tarascon-13_2019-08-30_21_50_45_J-Barataud109

Het_R-germanica-n_x10_Roccaverano-IT_07-2003_J-Barataud11-0h-43'10_strophes

- Enregistrement en expansion de temps x10

R-germanica-n13_capt-Casalabriva-2A_2020-08-31_23_23_57_J-Barataud40-2ind

R-germanica-n24_Tarascon-13_2019-08-30_21_50_45_J-Barataud109

R-germanica-n_x10_Roccaverano-IT_07-2003_J-Barataud11-0h-43'10_strophes

Rhacocleis poneli :

- Enregistrements en hétérodyne

Het_R-poneli-n11_Vezenobres-30_2020-10-27_22_25_09_J-Barataud12-2ind

Het_R-poneli-n24_Tarascon-13_2019-08-30_22_26_36_J-Barataud114+strophes

Het_R-poneli-d24_capt-Boulou-66_2019-09-18_11_30_20_J-Barataud1_cht-rivalite

- Enregistrements en expansion de temps x10

R-poneli-n11_Vezenobres-30_2020-10-27_22_25_09_J-Barataud12-2ind

R-poneli-n24_Tarascon-13_2019-08-30_22_26_36_J-Barataud114+strophes

Remerciements

Merci aux différentes personnes qui m'ont fait parvenir des enregistrements que j'ai pu ajouter à l'analyse de mes séquences personnelles : Michel BARATAUD, Yves BAS, Bruno DESCAVES, Julie PAUWELS, Rémi MERCIER et Peggy FOURNIER-COURSIAL.

Merci également à tous ceux qui se reconnaîtront qui m'ont accompagnés sur le terrain à la recherche des *Rhacocleis* et avec qui j'ai pu échanger ces dernières années sur la terminologie et les critères acoustiques.

Bibliographie

BARATAUD J., 2005. Eléments sur le peuplement orthoptérique de la haute vallée d'Asco (Corse – France). *Matériaux entomocénétiques*, 10 : 35-40.

BARATAUD J., 2018. Identification acoustique des espèces françaises du genre *Rhacocleis* Fieber, 1853 (Orthoptera, Tettigoniidae). *Plume de Naturalistes* n°2-2018, p 23-40. http://www.plume-de-naturalistes.fr/wp-content/uploads/2018/11/03_BARATAUD-J_05-2018_Identification-acoustique-Rhacocleis_Plume2_23-40.pdf

BARATAUD M., 2020. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse.* 4^e édition. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 360 p.

BARDET O. & BOITIER E., 2006. *Rhacocleis annulata* Fieber, 1853, espèce nouvelle pour la France (Orth., Tettigoniidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 111 : 474. https://www.persee.fr/doc/bsef_0037-928x_2006_num_111_4_16357

BELLMANN H. & LUQUET G., 2009. *Guide des Sauterelles, Grillons et Criquets d'Europe occidentale.* Delachaux & Niestlé, Paris, 383 p.

BOITIER, E., PETIT, D. & BARDET, O., 2006. Contribution à la connaissance des Orthoptéroïdes de Corse (Orthoptera, Phasmoptera, Mantodea). - *L'Entomologiste*, 62 (5-6): 129-145. https://lentomologiste.fr/wp-content/uploads/2006-62/lentomologiste_2006_62_5-6.pdf

BONFILS J., 1960. Notessurquelquesorthoptères de la Corse. *Bulletin de la société entomologique de France*, 65 : 84-91. https://www.persee.fr/doc/bsef_0037-928x_1960_num_65_3_20524

BONIFAIT S. & DUHAZÉ B., 2020. Référentiel des orthoptères d'Aquitaine. Version 1.4 – Novembre 2020. Locusta. Observatoire FAUNA. *Feuille de liaison de Locusta*, N.S. 1 : 1-9. <http://ascete.org/fr/referentiel-orthopteres-aquitaine/>

BRAUD Y., SARDET E. & MORIN D., 2002. Actualisation du catalogue des Orthoptéroïdes de l'île de Corse (France). *Matériaux entomocénétiques*, 7 : 5-22. http://insecta-etudes.com/Braud_Sardet_Morin_2002_Orthoptera_Corse.pdf

BRAUD Y., 2008. Sur la présence de *Rhacocleis germanica* (Herrich-Schaeffer, 1840) et de *Rhacocleis poneli* Harz & Voisin, 1987 en France continentale (Orthoptera, Ensifera, Decticinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, 12 : 65-72. http://ascete.org/wp-content/uploads/MOE_12_BRAUD_Rhacocleis_germanica.pdf

BUZZETTI F.M. & BARRIENTOS-LOZANO L., 2011. Bioacoustics of some Mexican Orthoptera (Insecta: Orthoptera: Ensifera, Caelifera). *Bioacoustics*, 20: 193-213. <https://doi.org/10.1080/09524622.2011.9753643>

COSTES A. & ROBIN J., 2016. *Carnet d'identification des Orthoptères de Midi-Pyrénées.* Version de mai 2016. OPIE Midi-Pyrénées, 86 p. http://www.opie-mp.fr/pdf/Carnet_orthopteres_mp_05_2016.pdf

- D'Agostino R. (coord.), 2020.** Atlas préliminaire des Orthoptères d'Alsace. Faune-Alsace document n1b : 90 p. http://www.odonat-grandest.fr/telechargements/FauneAlsace/FAdocuments/FAdoc1b_2020_atlas_orthoptera.pdf
- Defaut B. & Morichon D., 2015.** *Criquets de France (Orthoptera, Caelifera)*. Faune de France, 97. Paris, Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles : volume 1, fascicule a : 1-364 ; fascicule b : 365-74.
- DESMOTS D. & RAITIÈRE W., 2017.** *Rhacocleis poneli* Harz & Voisin, 1987, nouvel orthoptère pour les Pays de la Loire (France) (Orthoptera, Tettigoniidae). *Invertébrés Armoricains*, 2017, 16 : 37-40.
- DUBOIS Y., 2010.** La Decticelle varoise (*Rhacocleis poneli*) dans la Drôme, La SAGA, bulletin de liaison des entomologistes de l'association Miramella n°10 : 11-12. <http://miramella.free.fr/doc/SAGA10.pdf>
- DUHAZÉ B. & BONIFAIT S., 2014.** Contribution à la connaissance des Orthoptères d'Aquitaine : nouvelles données et considérations écologiques (Ensifera et Caelifera). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, 19 :81-97. http://ascete.org/wp-content/uploads/MOE_19_DUHAZE_ET_AL.pdf
- DUSOULIER F., NOËL F. & SÉCHET E., 2015.** Découverte de *Rhacocleis annulata* Fieber, 1853 dans l'île de Porquerolles (Hyères, Var) (Orthoptera : Tettigoniidae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, 20 :109-110.
- HELLER K.G., 1988.** Bioakustik der europäischen Laubheuschrecken. *Ökologie Forschung Anwendung*, 1: 1-358.
- HELLER K.-G., 2019.** Provisional checklist of the Tettigoniodea (Insecta : Orthoptera) from Sao Tomé & Príncipe with taxonomic remarks, bioacoustical data and the description of new taxa. *Zootaxa*, 4563(1) : 041-066. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4563.1.2>
- KOCH V. & BARDET O., 2007.** Observation de la Decticelle varoise (*Rhacocleis poneli* Harz & Voisin, 1987) dans les Pyrénées-orientales (Orthoptera Tettigoniidae), *Entomologiste* 63 (4) :191-193. http://lentomologiste.fr/wp-content/uploads/2007-63/Auteurs%20du%20tome%2063/63.koch_&_bardet.pdf
- LEMONNIER M., 2001.** Sur la présence de *Rhacocleis poneli* Harz et Voisin, 1987 (Orthoptera : Decticinae) dans la vallée de la Durance (France). *Biocosme mésogéen*, Nice, 17 (3) : 197-199. http://geem06.free.fr/DOC/2001_Biocosme_Rponeli.pdf
- MASSA B., FONTANA P., BUZZETTI F.M., KLEUKERS R. & ODÉ B., 2012.** *Fauna d'Italia. Orthoptera*. Calderini Edizioni, 563 p.
- MONNERAT C., GURCEL K., MAGNOULOUX M. & DUNANT F., 2020.** Premières observations de *Rhacocleis annulata* Fieber, 1853 en Suisse et en Haute-Savoie limitrophe (Orthoptera: Tettigoniidae). *Entomo Helvetica*, 13: 37-44 p. http://www.unine.ch/files/live/sites/cscf/files/publi_CSCF/PDFs/2020/Monnerat_Rhacocleis_EH13_37-44_lourd.pdf
- MORRIS, G. K. & WALKER, T. J. 1976.** Calling songs of *Orchelimum meadow* katydids (Tettigoniidae). I. Mechanism, terminology, and geographic distribution. *Can. Entomol.*, 108, 785-800. <https://doi.org/10.4039/Ent108785-8>

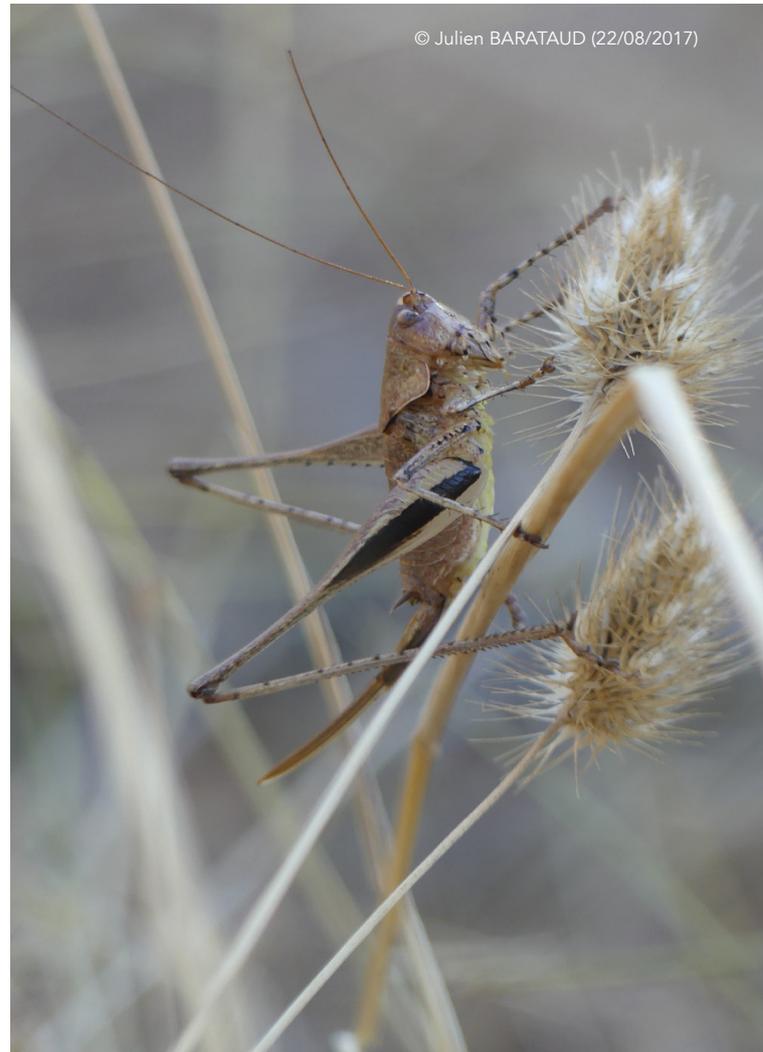
MOSSOT M., 1999. Présence de *Rhacocleis poneli* Harz et Voisin, 1987 (Orthoptera, Decticinae), dans le département des Alpes-Maritimes (France). *Biocosme Mésogéen*, Nice, 15 (4).

POITOU-CHARENTES NATURE, 2020. Orthoptères de Poitou-Charentes. Répartition, biologie, écologie. Poitou-Charentes Nature, 237 p.

PONEL P., HÉBRARD J.-P. & VOISIN J.-F., 1988. *Rhacocleis poneli* Harz et Voisin, 1987, nouvelle espèce d'Orthoptère Decticinae du sud-est de la France. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1987, 92 (9-10) : 277-283. https://www.persee.fr/doc/bsef_0037-928x_1987_num_92_9_17508

RAGGE D.R. & REYNOLDS W.J., 1998. *The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe*. Harley Books & The Natural History Museum, London, 591 p.

SARDET E., ROESTI C. & BRAUD Y., 2015. *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze, 304 p.



© Julien BARATAUD (22/08/2017)

Figure 20. Femelle de *Rhacocleis poneli* – Tarascon (13)

Pour citer cet article :

BARATAUD, J. 2021.
Identification acoustique des espèces
françaises du genre *Rhacocleis*
Fieber, 1853 (Orthoptera,
Tettigoniidae) - Mise à jour 2021.
Plume de Naturalistes 5 : 77-100

ISSN 2607-0510

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

Détail des données acoustiques analysées pour les différentes espèces du genre *Rhacocleis*

Espèce	Pays - Dpt /	Commune	Date	Type de chant	Collecteur	Nb ind.	Nb signaux analysés
<i>R. annulata</i>	FR-30	Junas	02.X.2014	nocturne	Y. Bas	1	1
<i>R. annulata</i>	FR-84	Oppède	02.IX.2016	nocturne	J. Pauwels	2	3
<i>R. annulata</i>	FR-84	Oppède	05.IX.2016	nocturne	J. Pauwels	1	2
<i>R. annulata</i>	FR-30	Collias	25.VIII.2017	nocturne 25°C	J. Barataud	4	16
<i>R. annulata</i>	FR-30	Collias	25.VIII.2017	nocturne 23°C	J. Barataud	1	5
<i>R. annulata</i>	FR-83	Hyères - Porquerolles	25.IX.2017	nocturne	P. Fournier-Coursial	1	2
<i>R. annulata</i>	FR-34	La-Grande-Motte	31.VIII.2018	nocturne 23°C	J. Barataud	2	15
<i>R. annulata</i>	FR-34	La-Grande-Motte	02.IX.2018	nocturne 16°C (capt.)	J. Barataud	1	4
<i>R. annulata</i>	FR-34	La-Grande-Motte	07.IX.2018	nocturne 16°C (capt.)	J. Barataud		11
<i>R. annulata</i>	FR-34	La-Grande-Motte	10.IX.2018	nocturne 17°C (capt.)	J. Barataud		3
<i>R. annulata</i>	FR-34	La-Grande-Motte	21.IX.2018	nocturne 12°C (capt.)	J. Barataud		12
<i>R. annulata</i>	FR-34	La-Grande-Motte	22.IX.2018	nocturne 14°C (capt.)	J. Barataud		3
<i>R. annulata</i>	FR-34	La-Grande-Motte	24.IX.2018	nocturne 11°C (capt.)	J. Barataud		9
<i>R. annulata</i>	FR-34	Saint-Clément-de-Rivière	03.X.2018	nocturne	R. Mercier	1	3
<i>R. annulata</i>	FR-26	Nyons	04.X.2018	nocturne 18°C	J. Barataud	4	21
<i>R. annulata</i>	FR-26	Nyons	05.X.2018	nocturne 18°C	J. Barataud	2	12
<i>R. annulata</i>	FR-30	Vézénobres	12.IX.2020	nocturne	B. Descaves	2	2
<i>R. annulata</i>	FR-30	Vézénobres	27.X.2020	nocturne 11°C	J. Barataud	2	9
<i>R. annulata</i>	FR-30	Durfort	27.X.2020	nocturne 12°C	J. Barataud	9	22
<i>R. annulata</i>	FR-30	Quissac	27.X.2020	nocturne 12°C	J. Barataud	3	14
<i>R. annulata</i>	FR-30	Durfort	30.X.2020	nocturne 12°C (capt.)	J. Barataud		5
<i>R. annulata</i>	FR-30	Durfort	31.X.2020	nocturne 14°C (capt.)	J. Barataud		5
TOTAL <i>R. annulata</i>						36	180
<i>R. germanica</i>	FR-2B	Asco	20.VIII.2001	nocturne	M. & J. Barataud	1	5
<i>R. germanica</i>	FR-2B	Asco	25.VIII.2001	nocturne	M. & J. Barataud	1	4
<i>R. germanica</i>	IT-AT	Roccoverano	23.VII.2003	nocturne	M. & J. Barataud	1	7
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	22.VIII.2017	nocturne 22°C	J. Barataud	7	33
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	26.VIII.2017	nocturne 20°C (capt.)	J. Barataud		1

Espèce	Pays - Dpt /	Commune	Date	Type de chant	Collecteur	Nb ind.	Nb signaux analysés
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	30.VIII.2019	nocturne 24°C	J. Barataud	10	59
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	31.VIII.2019	nocturne 25°C (capt.)	J. Barataud	1	6
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	01.IX.2019	nocturne 22°C (capt.)	J. Barataud	1	12
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	04.IX.2019	nocturne 22°C (capt.)	J. Barataud		6
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	06.IX.2019	nocturne 10°C (capt.)	J. Barataud		4
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	08.IX.2019	nocturne 11°C (capt.)	J. Barataud		2
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	14.IX.2019	nocturne 20°C (capt.)	J. Barataud		10
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	15.IX.2019	crépuscule 23°C (capt.)	J. Barataud		4
<i>R. germanica</i>	FR-13	Tarascon	19.IX.2019	crépuscule 20°C (capt.)	J. Barataud		6
<i>R. germanica</i>	FR-2B	Piedicorte-di-Gaggio	22.VIII.2020	nocturne 23°C	J. Barataud	1	5
<i>R. germanica</i>	FR-2B	Erbajolo	24.VIII.2020	nocturne 23°C	J. Barataud	1	5
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Santa-Maria Figonella	28.VIII.2020	nocturne 18°C	J. Barataud	1	5
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Olmetto	29.VIII.2020	nocturne 21°C	J. Barataud	6	15
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Casalabriva	30.VIII.2020	nocturne 17°C (capt.)	J. Barataud	2	5
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Casalabriva	31.VIII.2020	nocturne 13°C (capt.)	J. Barataud		5
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Casalabriva	31.VIII.2020	nocturne 17°C (capt.)	J. Barataud		3
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Casalabriva	01.IX.2020	nocturne 11°C (capt.)	J. Barataud		2
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Casalabriva	01.IX.2020	nocturne 17°C (capt.)	J. Barataud		5
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Casalabriva	02.IX.2020	nocturne 13°C (capt.)	J. Barataud		5
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Casalabriva	07.IX.2020	nocturne 15°C (capt.)	J. Barataud		5
<i>R. germanica</i>	FR-2A	Casalabriva	28.IX.2020	nocturne 9°C (capt.)	J. Barataud		5
TOTAL <i>R. germanica</i>						34	224
<i>R. poneli</i>	FR-30	Collias	25.VIII.2017	nocturne 23°C	J. Barataud	1	17
<i>R. poneli</i>	FR-13	Tarascon	22.VIII.2017	nocturne 22°C	J. Barataud	2	7
<i>R. poneli</i>	FR-13	Tarascon	23.VIII.2017	nocturne 20°C	J. Barataud	3	21
<i>R. poneli</i>	FR-13	Tarascon	28.VIII.2017	nocturne 19°C (capt.)	J. Barataud	2	13
<i>R. poneli</i>	FR-13	Tarascon	30.VIII.2019	nocturne 24°C	J. Barataud	2	16
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	01.IX.2019	nocturne 24°C (capt.)	J. Barataud	2	10
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	06.IX.2019	nocturne 10°C (capt.)	J. Barataud		20
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	06.IX.2019	nocturne 11°C (capt.)	J. Barataud		10
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	08.IX.2019	nocturne 11°C (capt.)	J. Barataud		17
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	10.IX.2019	nocturne 14°C (capt.)	J. Barataud		14
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	18.IX.2019	diurne 24°C (capt.)	J. Barataud		10
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	27.IX.2019	diurne 21°C (capt.)	J. Barataud		10
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	02.X.2019	nocturne 12°C (capt.)	J. Barataud		6
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	05.X.2019	diurne 18°C (capt.)	J. Barataud		10

Espèce	Pays - Dpt /	Commune	Date	Type de chant	Collecteur	Nb ind.	Nb signaux analysés
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	10.X.2019	nocturne 11°C (capt.)	J. Barataud		2
<i>R. poneli</i>	FR-66	Le Boulou	05.XI.2019	nocturne 13°C (capt.)	J. Barataud		20
<i>R. poneli</i>	FR-66	Vézenobres	27.X.2020	nocturne 11°C	J. Barataud	4	15
TOTAL <i>R. poneli</i>						16	222
<i>R. corsicana</i>	FR-2B	Asco	20.VIII.2001	nocturne	M. & J. Barataud	1	6
<i>R. corsicana</i>	FR-2B	Asco	25.VIII.2001	nocturne	M. & J. Barataud	1	6
<i>R. corsicana</i>	FR-2A	Santa-Maria Figanella	27.VIII.2020	nocturne 20°C	J. Barataud	1	10
<i>R. corsicana</i>	FR-2A	Santa-Maria Figanella	27.VIII.2020	nocturne 21°C	J. Barataud	1	10
<i>R. corsicana</i>	FR-2A	Fozzani	27.VIII.2020	nocturne 24°C	J. Barataud	2	20
<i>R. corsicana</i>	FR-2A	Santa-Maria Figanella	28.VIII.2020	nocturne 17°C	J. Barataud	1	10
<i>R. corsicana</i>	FR-2A	Santa-Maria Figanella	28.VIII.2020	nocturne 18°C	J. Barataud	1	10
<i>R. corsicana</i>	FR-2A	Santa-Maria Figanella	28.VIII.2020	nocturne 19°C	J. Barataud	1	10
TOTAL <i>R. corsicana</i>						9	82
<i>R. bonfilsi</i>	FR-2B	Asco	20.VIII.2001	nocturne	M. & J. Barataud	1	10
<i>R. bonfilsi</i>	FR-2B	Corte	24.VIII.2020	nocturne 21°C	J. Barataud	3	30
<i>R. bonfilsi</i>	FR-2B	Corte	26.VIII.2020	nocturne 20°C	J. Barataud	2	20
<i>R. bonfilsi</i>	FR-2B	Corte	31.VIII.2020	nocturne 17°C (capt.)	J. Barataud	1	10
<i>R. bonfilsi</i>	FR-2B	Corte	02.IX.2020	nocturne 16°C (capt.)	J. Barataud		10
<i>R. bonfilsi</i>	FR-2B	Corte	03.IX.2020	nocturne 17°C (capt.)	J. Barataud		10
<i>R. bonfilsi</i>	FR-2B	Corte	07.IX.2020	nocturne 15°C (capt.)	J. Barataud		10
TOTAL <i>R. bonfilsi</i>						7	97
TOTAL toutes espèces						102	805

Mortalité des chiroptères induite par les éoliennes dans le nord-ouest de la France : nombre de cas et distribution spatio-temporelle des espèces concernées

Par **Corentin GOISLOT** (c.goislot@ouestam.fr)

Ouest Am' - Le Sillon de Bretagne 44800 SAINT-HERBLAIN



Résumé

Depuis 2018, le bureau d'études Ouest Am' a entrepris la compilation de l'ensemble des suivis environnementaux des parcs éoliens implantés en Bretagne, en Normandie et en Pays de la Loire. Concernant les suivis de mortalité, la base de données actuelle contient 984 cadavres de chauves-souris. Les espèces de haut-vol et les espèces migratrices sont les principales espèces impactées. Ce premier travail présente la distribution spatio-temporelle des cadavres trouvés sur l'ensemble des suivis disponibles.

Abstract

A compilation of environmental monitoring of wind farms on the north-western regions of France has been undertaken since 2018 by Ouest Am'. Regarding bat mortality monitoring, the current database contains 984 death cases. High-flying species and migratory species are the main impacted species. This synthesis presents the spatio-temporal distribution of the carcasses found during this environmental monitoring.

Introduction

Afin de lutter contre le dérèglement climatique, l'Europe a encouragé le développement de l'énergie éolienne avec l'objectif de porter à 32 % la part d'énergies renouvelables en 2030 [Directive (UE) 2018/2001]. Dans le cadre de la loi française relative à la transition énergétique pour la croissance verte du 17 août 2015, l'énergie éolienne semble être aujourd'hui une alternative intéressante aux énergies fossiles.

Toutefois, la construction puis l'exploitation des parcs éoliens peuvent se traduire par des conséquences négatives sur la biodiversité, en particulier sur les chauves-souris. Les impacts peuvent être indirects lorsqu'ils concernent l'altération des habitats, le dérangement des espèces, etc., ou directs dans le cas des mortalités accidentelles par collision avec les pales de l'éolienne. Pour les chauves-souris, la mortalité peut également résulter de barotraumatismes ou de projections au sol provoqués par les turbulences créées par les pales en mouvement (PERROW, 2017). Le risque de mortalité est directement lié à l'activité des chauves-souris aux alentours. Si celles qui utilisent régulièrement un site éolien comme territoire de chasse ou pour rejoindre un gîte sont très vulnérables aux éoliennes, les espèces migratrices qui parfois ne traversent ce parc qu'une fois ou deux dans l'année, le sont également.

Dans le cadre de la réglementation concernant les ICPE, l'exploitant d'un parc éolien doit s'assurer que son installation ne dégrade pas l'état de conservation des populations d'espèces protégées ou patrimoniales. Le protocole de suivi environnemental des parcs éoliens terrestres dans sa version de mars 2018 (MTES, 2018) a abrogé et remplacé le

précédent protocole reconnu par la décision du 23 novembre 2015 (MEDDE, 2015). Cette publication a entraîné la réalisation d'un grand nombre de suivis de mortalité et d'activité, plus homogènes que les suivis des années précédentes. Cependant, les études réalisées à l'échelle de plusieurs parcs sont peu nombreuses et celles traitant des données à l'échelle régionale, voire nationale, sont encore plus rares. Bien que les connaissances avancent, (GAULTIER *et al.*, 2019), ces informations restent à ce jour souvent dispersées au sein d'une littérature « grise » (rapports ou comptes rendus à diffusion limitée) et rendent difficile la vision du réel impact populationnel (FRICK *et al.*, 2017).



Pipistrelle commune
© Ouest-Am'

Le nord-ouest de la France présente un contexte favorable au développement de l'énergie éolienne. Or, ce secteur concentre une mosaïque de milieux naturels et semi-naturels attractifs pour de nombreuses espèces (bocages, espaces boisés, zones humides, landes et friches). Le grand nombre de parcs éoliens en fonctionnement dans le nord-ouest, environ un quart des installations en France métropolitaine (SDES, 2020), pourrait donc impacter les populations de chauves-souris, sédentaires et migratrices.

Une compilation des données de mortalité est entreprise depuis 2018 par le bureau d'études Ouest Am'. Le but de ce travail est de constituer une base de données de référence afin d'affiner les connaissances relatives à la mortalité induite par les éoliennes dans le nord et l'ouest de la France (Bretagne, Normandie et Pays de la Loire. Les données de Nouvelle-Aquitaine seront synthétisées ultérieurement). Cet article est consacré à l'analyse des données brutes de mortalité des chiroptères. Bien que celles-ci soient à considérer avec précaution du fait de la grande incertitude qui subsiste au sujet de leur représentativité effective, très dépendante des méthodologies et des conditions locales, elles sont toutefois les seules disponibles à ce jour.

Méthode et matériel

Origine des données

Les suivis environnementaux de 2003 à 2019 transmis aux inspecteurs ICPE ont été collectés par Ouest Am'. Les DREAL des Pays de la Loire, de Bretagne et de Normandie ont été sollicitées pour la collecte des rapports. Au total, 181 rapports ont été analysés, dont 45

concernent des suivis réalisés directement par Ouest Am'.

Lorsque les informations suivantes étaient disponibles, elles ont été retranscrites dans une base de données incluant le protocole de suivi (dates, nombre de prospections, éoliennes suivies, etc.) et la mortalité constatée (espèces identifiées, dates de découverte etc.). Ces données ont ensuite été analysées afin d'aboutir à la présente synthèse.

Distribution géographique

Les rapports collectés concernent 52 parcs de Bretagne, 18 parcs de Normandie et 64 parcs des Pays de la Loire, soit près de la moitié des parcs éoliens en exploitation dans le nord-ouest de la France (**Annexe 1**). Les Côtes d'Armor (22), le Morbihan (56) et la Loire-Atlantique (44) constituent les départements accueillant le plus d'éoliennes en fonctionnement. De nombreuses données ont pu être collectées pour ces départements. À l'inverse, d'autres ne sont que peu, voire pas représentés dans la base de données constituée. Il s'agit du Finistère (29), de l'Ille-et-Vilaine (35), de la Sarthe (72) et d'une grande partie de la Normandie.

Au regard de l'occupation des sols dans laquelle s'inscrivent les parcs éoliens analysés (**Annexe 2**), la plupart des éoliennes (95 %) sont implantées dans des territoires agricoles : la majeure partie se trouve en secteurs de plein champ (72 % en terres arables), les autres en zones agricoles hétérogènes (13 %) ou en prairies (10%). Seulement 5 % des éoliennes sont implantés en milieux forestiers ou à végétation arbustive et concernent principalement des parcs bretons.

Distribution temporelle

Les suivis de mortalité analysés ont

principalement été effectués après l'arrêté du 26 août 2011, obligeant la mise en place d'un suivi environnemental au cours des trois premières années de fonctionnement de l'installation (**Annexe 3**). Sur l'ensemble des suivis analysés, un peu plus de la moitié a été effectuée avant la mise en place du protocole national de novembre 2015. Un quart des études a été réalisé en suivant le protocole de 2015 et les autres ont été effectuées après la révision du protocole national en mars 2018. Cette répartition est similaire pour les trois régions analysées, bien qu'une plus grande partie des suivis en Normandie ait été réalisée avant 2015 (**Annexe 1**).

La majorité des suivis se concentrent du mois d'août au mois d'octobre pendant les périodes d'essaimage et de transits automnaux (**Figure 1**). Septembre est le mois le plus souvent prospecté avec 93 % des suivis précisant les dates de prospection (à noter qu'à la lecture des rapports analysés, il n'a pas été possible de déterminer les dates des prospections pour 21 de ces suivis). Par contre, les suivis sont beaucoup plus rarement effectués plus tard dans l'année, bien que des

contacts soient enregistrés jusqu'à la fin du mois de novembre quand les conditions météorologiques restent propices à l'activité des chiroptères. La période s'étalant du début mai à la fin juillet, présentant aussi un intérêt particulier en période de mise-bas, a également été couverte par un nombre important de suivis. Les suivis printaniers, qui n'ont commencé à se généraliser qu'à partir de 2018, sont peu représentés dans la base de données analysées.

Au total, 4 104 journées de suivi ont permis la réalisation de 20 445 prospections sous éoliennes, dont plus des trois quarts entre les semaines 20 et 43.

Traitement des données

Les protocoles utilisés avant avril 2018 sont pour certains source de biais et peuvent conduire à une sous-estimation du nombre de cadavres sous les parcs éoliens. Des formules intégrant ces biais permettent de fournir une estimation de la mortalité réelle induite par les éoliennes. Cependant, ces formules ne sont valables que pour les suivis réalisés sur la base du

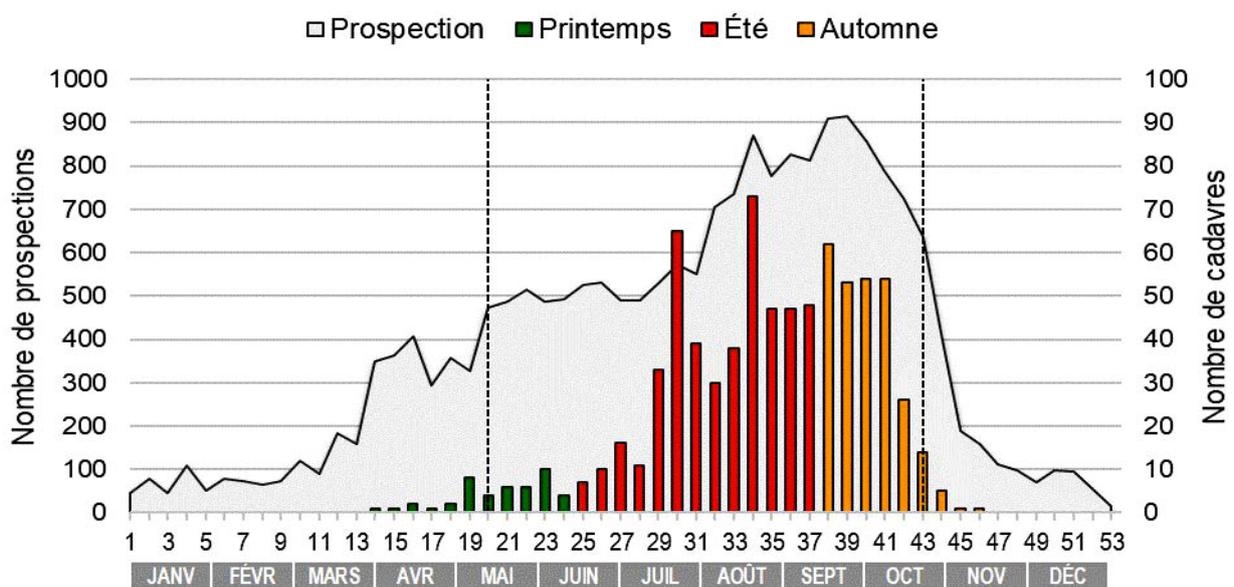


Figure 1.

Répartition des prospections et des cadavres dans l'année. Les lignes pointillées représentent l'intervalle entre les semaines 20 et 43 à l'intérieur duquel 20 prospections *a minima* doivent être effectuées selon le protocole (MTES, 2018).

protocole d'avril 2018. Pour cette raison, ont été privilégiées dans le présent article la distribution spatio-temporelle et dans une moindre mesure, la quantification de la mortalité.

L'objectif premier de cette synthèse étant de faire un état des lieux concernant l'ensemble des cadavres trouvés sur les parcs éoliens à ce jour, les résultats présentés ci-après ne tiennent pas compte de ces estimations et s'appuient uniquement sur les cas de mortalité réellement observés. Par ailleurs, les cartes de répartition des cadavres ne tiennent pas compte de la fréquence plus élevée des suivis sur certains parcs éoliens, ni de l'état de fonctionnement des éoliennes (bridées ou non). Ces cartes sont donc à interpréter avec prudence, notamment quant aux représentations graphiques : par exemple, les fortes valeurs notées en Vendée sont souvent liées à des suivis reproduits plusieurs années (eux-mêmes liés à des mortalités importantes constatées lors des premières années de suivis).

Résultats et discussion

Général

Les 984 cadavres de chauves-souris découverts sous les éoliennes étudiées appartiennent à au moins 13 espèces différentes (Figure 2). L'état de dégradation parfois trop avancé des cadavres n'a pas toujours permis une identification jusqu'à l'espèce : c'est le cas pour 124 cadavres, soit 13 % des chiroptères retrouvés morts sous les éoliennes (Annexe 4). La liste des espèces retrouvées par région est présentée ci-après (Figure 3).

Les pipistrelles sont les chauves-souris majoritairement représentées avec 857 cadavres, soit plus de 87 % des chiroptères trouvés. La Pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*) compte à elle seule la moitié des cadavres trouvés. Elle est suivie par la Pipistrelle de Nathusius (*P. nathusii*) et la Pipistrelle de Kuhl (*P. kuhlii*). En ajoutant les cadavres de Noctule commune (*Nyctalus noctula*) et de Noctule de Leisler (*N. lesleiri*), deux

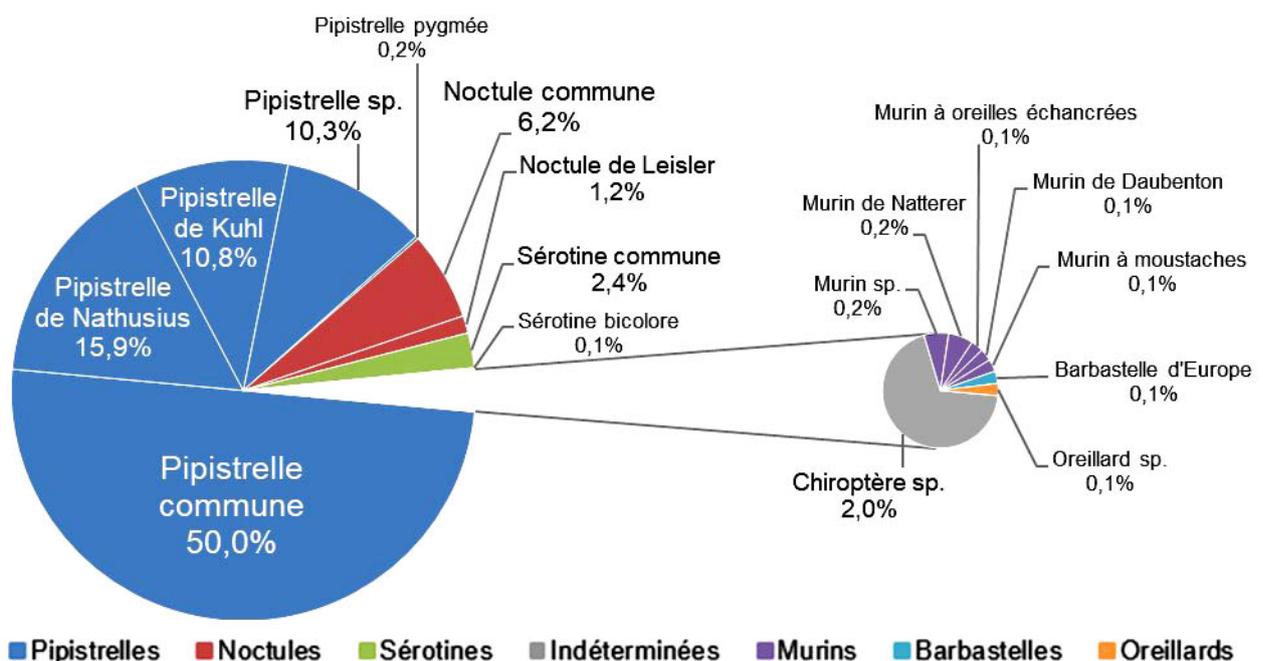
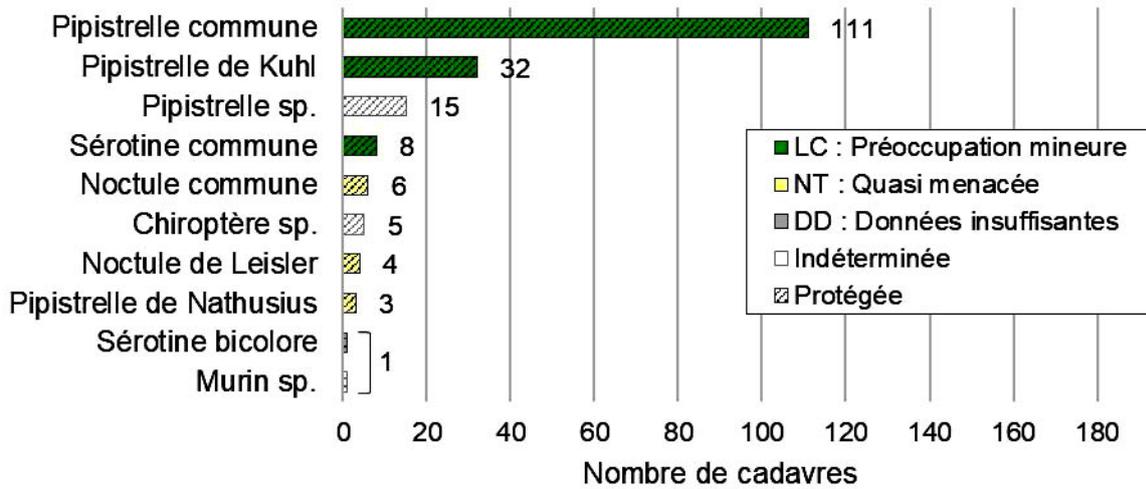


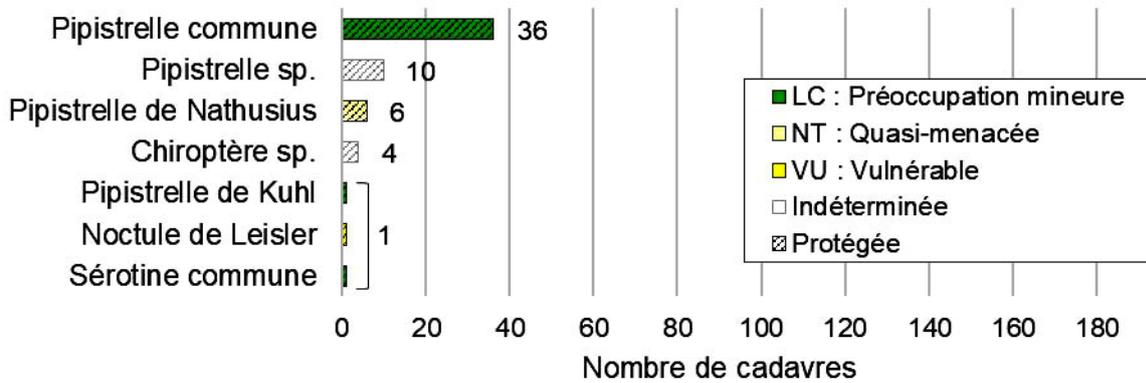
Figure 2.

Espèces de chauves-souris découvertes sous les éoliennes étudiées (les identifications des cadavres de Pipistrelle pygmée (*Pipistrellus pygmaeus*) ne sont pas confirmées, les éléments apportés ne permettant pas de valider la certitude de la diagnose) ; n = 984 cadavres.

Bretagne (OEB, 2015a)



Normandie (GMN, 2013 ; Leboulenger et Rideau (coord.), 2013)



Pays de la Loire (Marchadour et al., 2020)

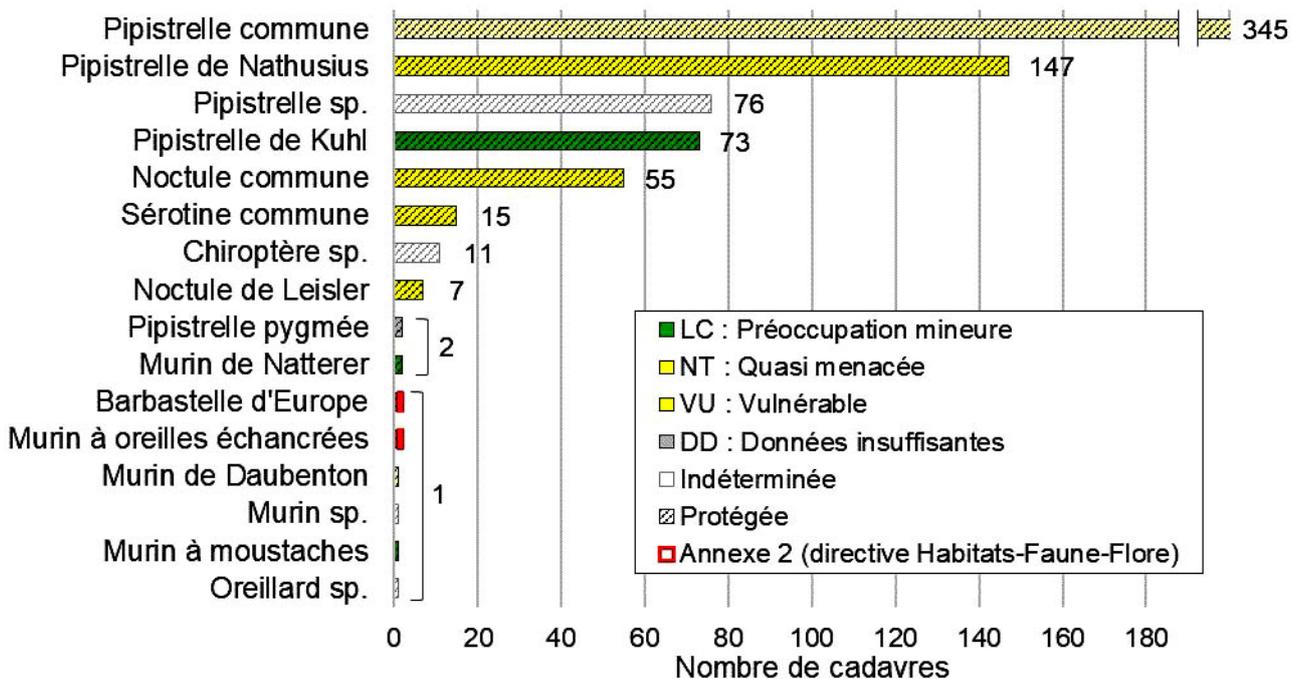


Figure 3.
Distribution des espèces retrouvées par région.

autres espèces très sensibles à l'éolien (RODRIGUES *et al.*, 2015), cela représente près de 95 % des cadavres retrouvés. Les Sérotines, la Barbastelle d'Europe (*Barbastella barbastellus*), les Murins et les Oreillard sont très peu représentés lors des suivis de mortalité (Figure 2).

Tous les chiroptères sont protégés en France et deux des espèces trouvées sous les éoliennes sont inscrites à l'Annexe 2 de la directive Habitats-Faune-Flore : il s'agit de la Barbastelle d'Europe et du Murin à oreilles échanquées (*Myotis emarginatus*), dont un cadavre a été découvert pour chacune des deux espèces en Pays de la Loire. Plus de 20 % des cadavres appartiennent à la liste des espèces « vulnérables » de la région où elles ont été trouvées, et près de 40 % appartiennent à des espèces « quasi menacées » dans leur région (Annexe 4).

Pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*)

La Pipistrelle commune (Figure 4) est l'espèce la plus commune sur l'ensemble des départements étudiés (ARTHUR & LEMAIRE, 2015). Le nombre plus important de cadavres trouvés sur les parcs de Loire-Atlantique et de Vendée peut être lié à la fréquence de réalisation plus élevée des suivis dans ces départements (Annexe 1).

Cette espèce est présente sur l'ensemble de la période d'activité. Des cadavres ont été trouvés dès la mi-avril (semaine 16) et jusqu'à la fin du mois d'octobre (semaine 44) (Figure 5). La majorité des cadavres a été découverte en été et en début d'automne, avec plusieurs pics de mortalité :

- Le plus important, à la mi-juillet (semaine 30) pourrait correspondre au début de la phase d'émancipation des jeunes. A noter que ce pic n'est pas

corrélé au nombre de prospections et qu'il existe donc bel et bien une surmortalité en semaine 30 par rapport à la mortalité habituelle constatée pour cette espèce le reste de l'année.

- Le second, à la mi-août (semaine 34) peut être lié à la recherche de partenaires sexuels. Toutefois, ce phénomène reste mal connu chez cette espèce et pourrait avoir lieu de juillet à octobre (ARTHUR & LEMAIRE, 2015). Ce pic de mortalité pourrait tout autant être dû à des émergences d'insectes.
- Le troisième, à la mi-septembre (semaine 38) peut coïncider avec la recherche active de nourriture en vue de la constitution des réserves de graisse avant l'hibernation.

Les données de mortalité sont très importantes pour cette espèce (492 cadavres) et réparties sur de nombreux parcs (66) : c'est de loin l'espèce qui présente le plus grand nombre de cas de mortalité dans chacun des départements étudiés et sur l'ensemble du territoire métropolitain où elle figure parmi les chiroptères les plus répandus. (DÜRR, 2020).



Figure 4.

Cadavre de Pipistrelle commune retrouvée sous une éolienne. Morbihan (56), juin 2020.

Pipistrelle commune

Pipistrellus pipistrellus

492 cadavres
(440 datés)
sur 66 parcs

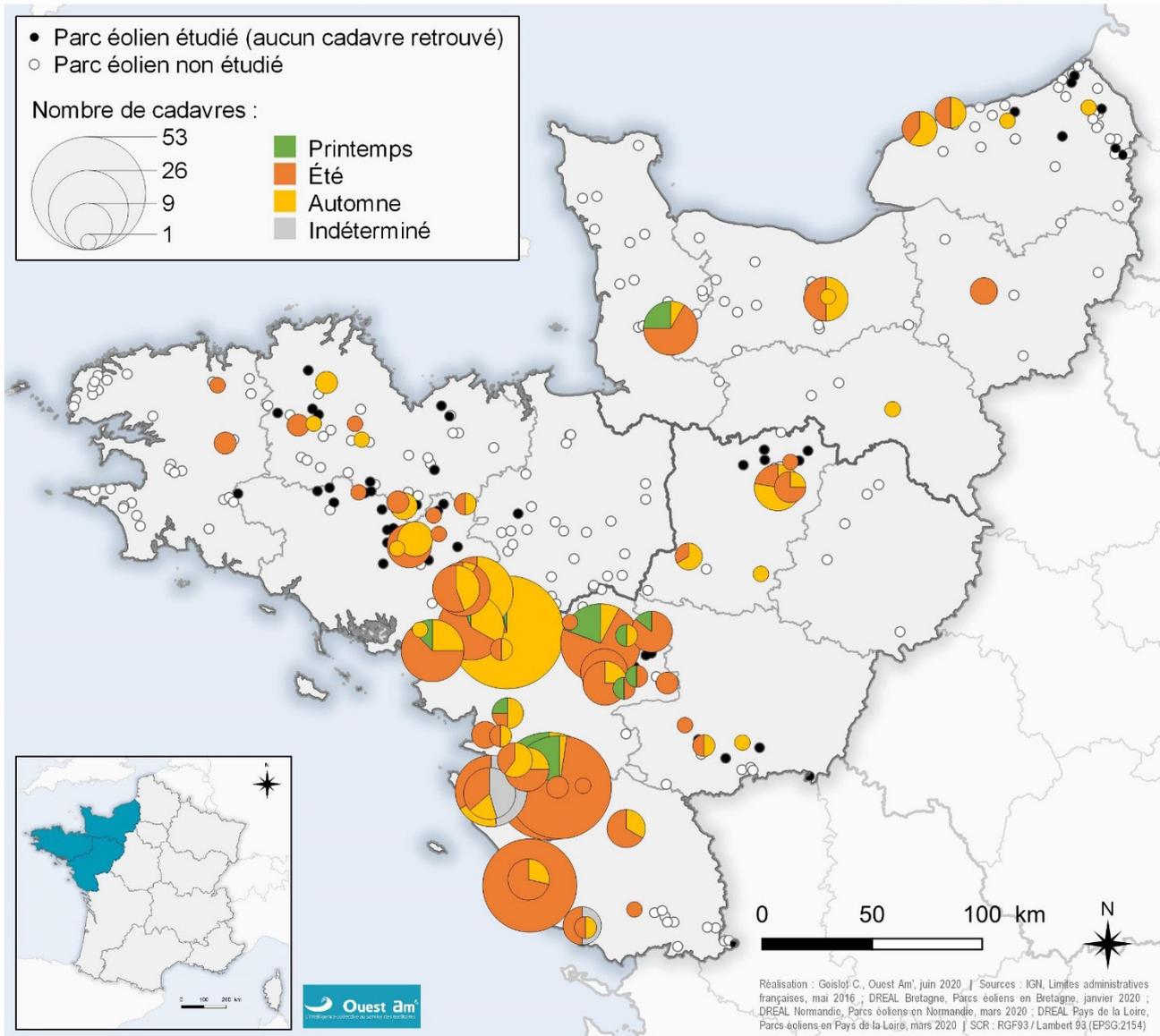
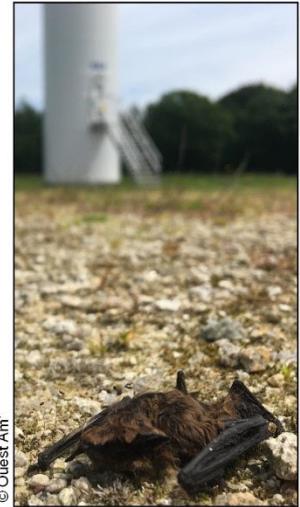
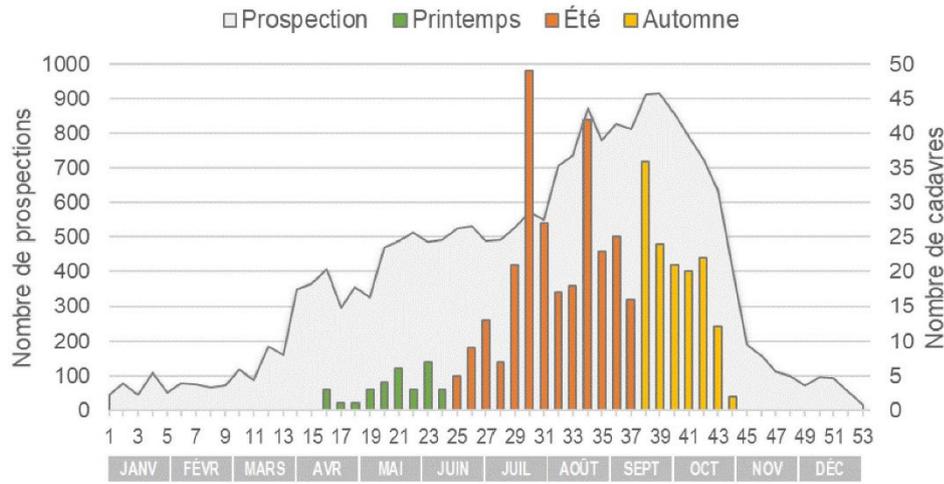


Figure 5.

Distributions spatiale et temporelle des cadavres de Pipistrelle commune trouvés sous les éoliennes étudiées.

Pipistrelle de Nathusius (*Pipistrellus nathusii*)

La Pipistrelle de Nathusius est une espèce migratrice présente toute l'année dans le nord-ouest de la France. Elle y est toutefois plus fréquente lors du passage migratoire automnal (CHOQUENÉ, 2006). Un axe potentiel de migration semble se dessiner du nord-est de l'Europe vers l'ouest et le sud de la France (HUTTERER et al., 2005). Les axes migratoires potentiels sur la **Figure 7** ont été tracés à partir de l'origine d'individus bagués (**Annexe 5**). La découverte d'un cadavre bagué en provenance d'Allemagne sous une éolienne en Loire-Atlantique en automne 2016 conforte l'hypothèse de l'existence d'un passage migratoire automnal dans notre région : un jeune mâle bagué en Westphalie en août 2016, et trouvé mort le 21 septembre de la même année sous une éolienne, à 780 km du lieu de baguage (**Figure 6**).

Certains parcs éoliens situés le long de cet axe migratoire causent la mort de plusieurs individus, surtout à la frontière entre la Loire-Atlantique et la Vendée, laquelle semble être un point de convergence en périodes migratoires. Cette espèce étant fortement menacée par ces parcs éoliens, la responsabilité biologique des Pays de la Loire à son égard est élevée, en raison de son statut « vulnérable » validé dans la récente mise à jour de la Liste rouge régionale (MARCHADOUR et al., 2020).

Le passage migratoire automnal de cette espèce migratrice est particulièrement bien représenté à la fin du mois de septembre et au début du mois d'octobre (LAFAGE & BELLION, 2017 ; LE CAMPION & DUBOS, 2017). La période de découverte des cadavres coïncide elle aussi avec la phénologie du passage migratoire de l'espèce dans l'ouest de la France (**Figure 7**).

Pipistrelle de Kuhl (*Pipistrellus kuhlii*)

La Pipistrelle de Kuhl est une espèce présente sur l'ensemble du territoire métropolitain et largement répartie dans le nord-ouest de la France, bien qu'elle soit plus rare dans le Finistère (ARTHUR & LEMAIRE, 2015).

La répartition des cadavres découverts est logiquement assez homogène entre les différents parcs (**Figure 8**). Comme pour la Pipistrelle commune, la Pipistrelle de Kuhl est présente sur l'ensemble de la période de suivi et la mortalité est plus marquée durant l'été et le début de l'automne, principalement du mois de juillet au mois d'octobre, avec un pic de mortalité à la mi-août (semaine 34).



© Zéphyr

Figure 6.

Cadavre bagué de Pipistrelle de Nathusius retrouvé sous une éolienne en Loire-Atlantique (44), septembre 2016.

Pipistrelle de Nathusius

Pipistrellus nathusii

156 cadavres
(126 datés)
sur 25 parcs

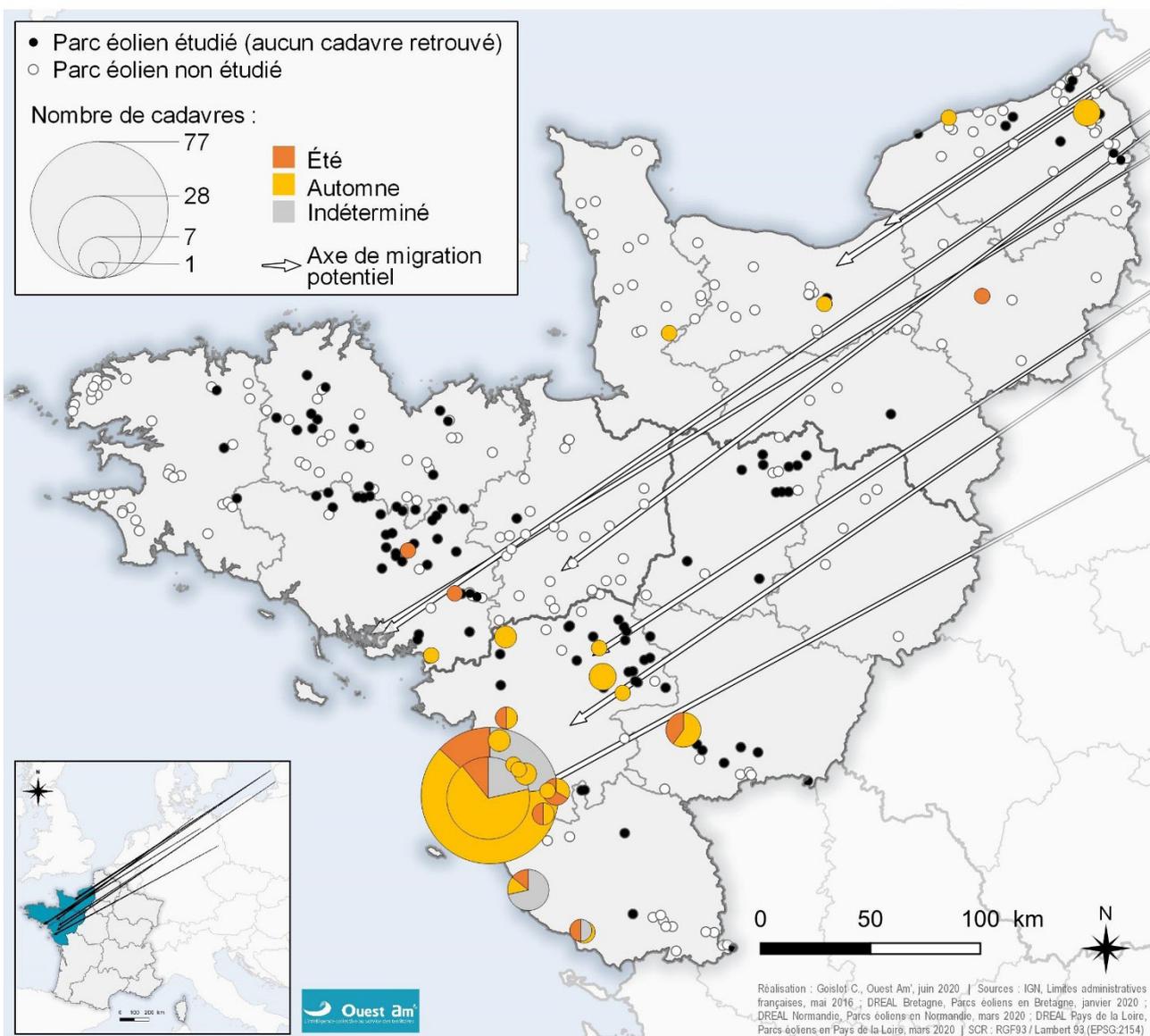
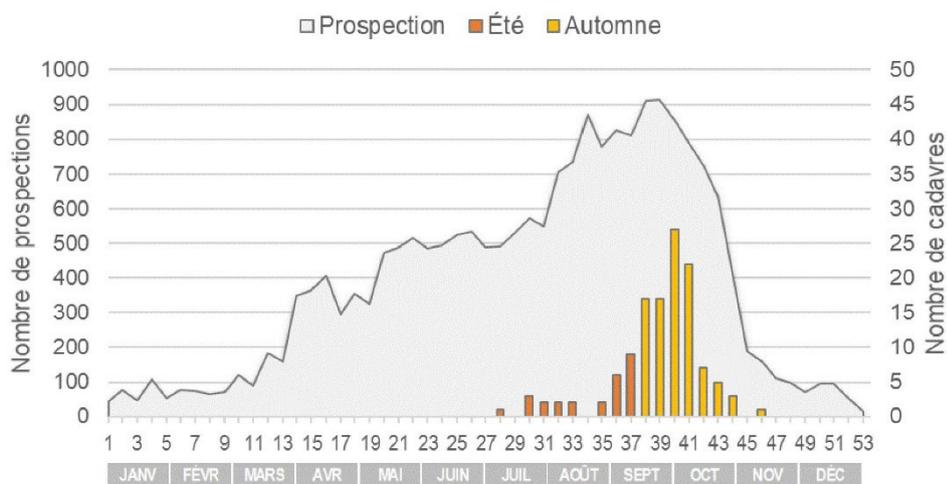


Figure 7.

Distributions spatiale et temporelle des cadavres de Pipistrelle de Nathusius trouvés sous les éoliennes étudiées.

Pipistrelle de Kuhl

Pipistrellus kuhlii

106 cadavres
(98 datés)
sur 36 parcs

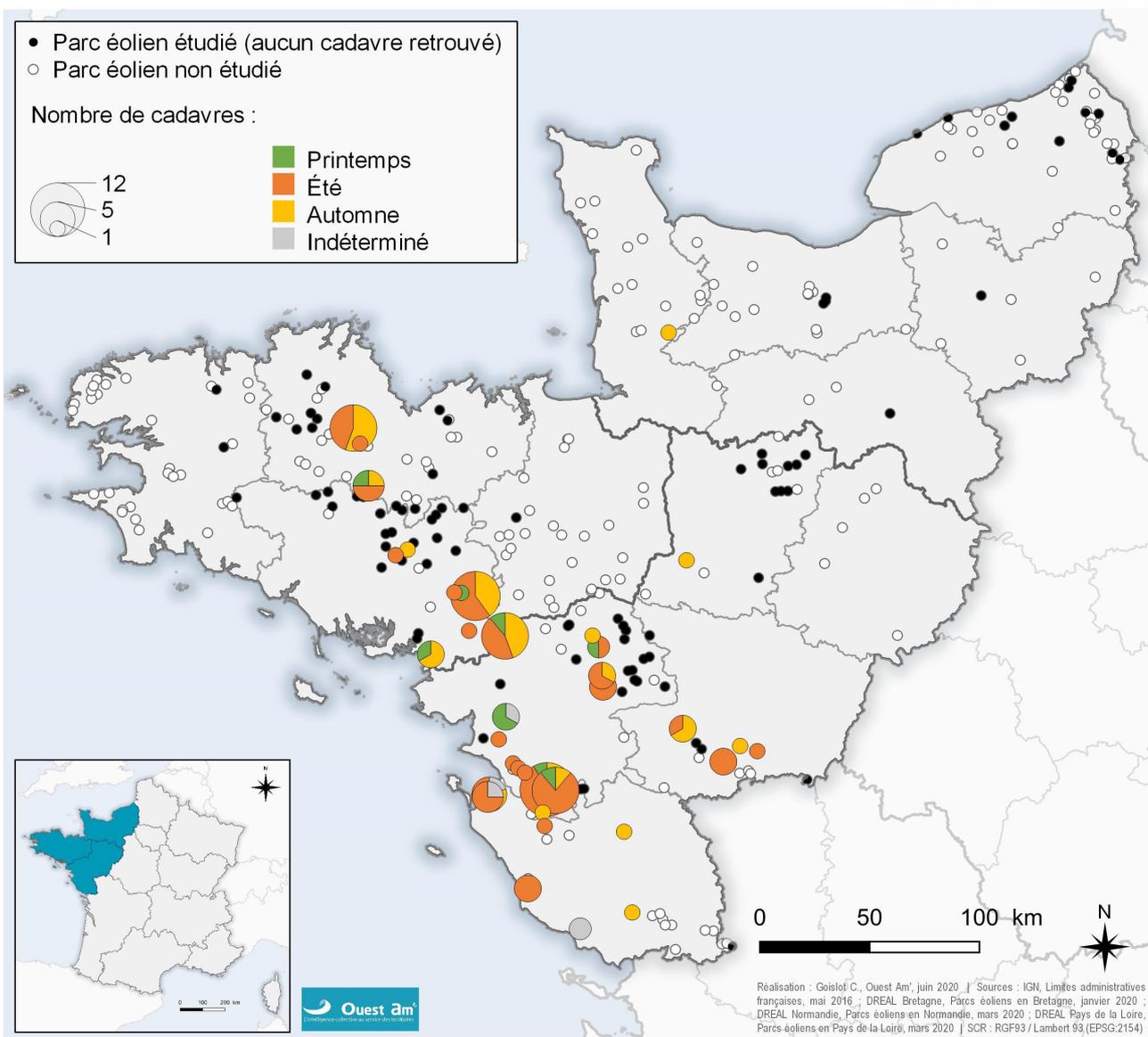
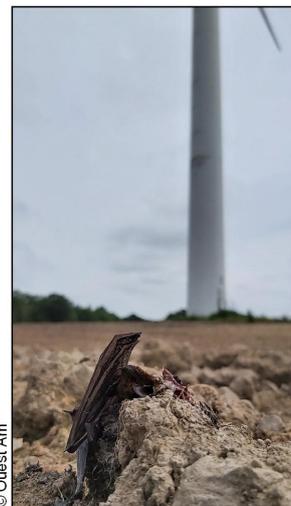
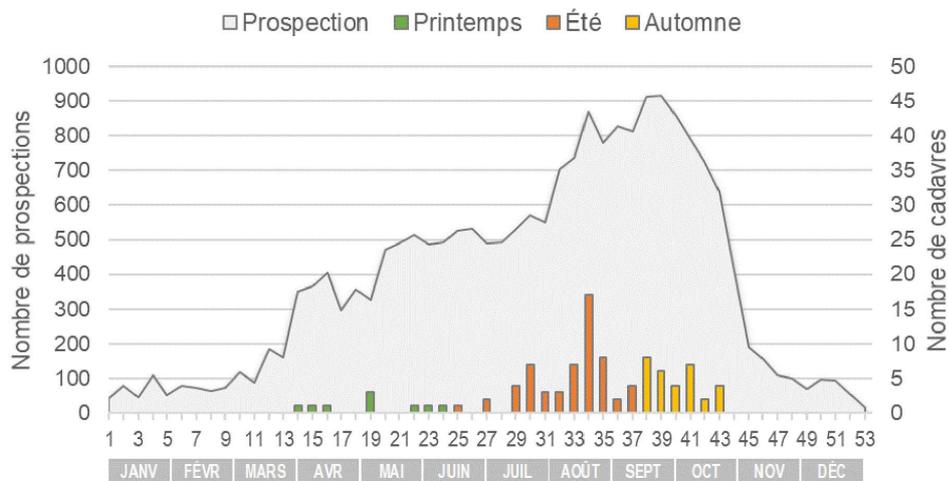


Figure 8.

Distributions spatiale et temporelle des cadavres de Pipistrelle de Kuhl trouvés sous les éoliennes étudiées.

Noctule commune (*Nyctalus noctula*)

La Noctule commune (**Figure 9**) est inégalement répartie dans le nord-ouest de la France. Si elle est peu commune, voire rare en Bretagne et en Normandie, elle est en revanche bien représentée en Pays de la Loire, en particulier en Loire-Atlantique et Maine-et-Loire où d'importantes colonies ont été découvertes ces dernières années (BELLION, 2016).

Ces nombreuses colonies expliquent probablement le nombre plus important de cadavres découverts en Loire-Atlantique (**Figure 10**). Pour le Maine-et-Loire, le nombre de données est beaucoup plus faible malgré des effectifs connus assez importants, ce qui pourrait s'expliquer par le fait que la plupart de ces colonies sont présentes en vallée de la Loire, secteur exempt de développement éolien (BELLION *et al.*, 2019). La mortalité a principalement été constatée en été, en particulier au mois d'août entre les semaines 33 et 36, ce qui correspond à la période de dispersion des



Figure 9.

Cadavre de Noctule commune retrouvé sous une éolienne. Loire-Atlantique (44), août 2020.

colonies et de migration (LAFAGE & BELLION, 2017).

Les récents résultats nationaux des suivis Vigie-Chiro (données collectées entre 2006 et 2019, BAS *et al.*, 2020) montrent un déclin catastrophique : - 88 % au niveau national au cours des dix dernières années. Bien qu'il n'ait pas été identifié de déclin d'une telle ampleur dans les colonies de mise-bas en Pays de la Loire, l'espèce est classé "vulnérable" dans cette région où la quasi-totalité des cadavres ont été retrouvés.

Noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*)

La répartition de la Noctule de Leisler est plus souvent liée à la présence de grands massifs forestiers. Présente sur tous les départements étudiés en proportions variables, cette espèce est régulière durant la période de migration automnale (ARTHUR & LEMAIRE, 2015).

La répartition spatiale des cadavres est logiquement répartie sur de nombreux départements, sans secteurs particulièrement mortifères (**Figure 11**). La mortalité est marquée durant les mois d'août et de septembre, ce qui correspond au passage migratoire de l'espèce dans l'ouest. Ce passage migratoire a lieu en général au début du mois de septembre (semaines 36 et 37) et en Pays de la Loire (LAFAGE & BELLION, 2017).

La Noctule de Leisler est beaucoup moins impactée en valeur absolue que la Noctule commune (et un peu moins que la Sérotine commune). Ce n'est pas le cas à l'échelle nationale où le nombre de cadavres retrouvés pour cette espèce « quasi menacée » est nettement supérieur à ceux de la Noctule commune et de la Sérotine commune (DÜRR, 2020).

Noctule commune

Nyctalus noctula

61 cadavres
(57 datés)
sur 21 parcs

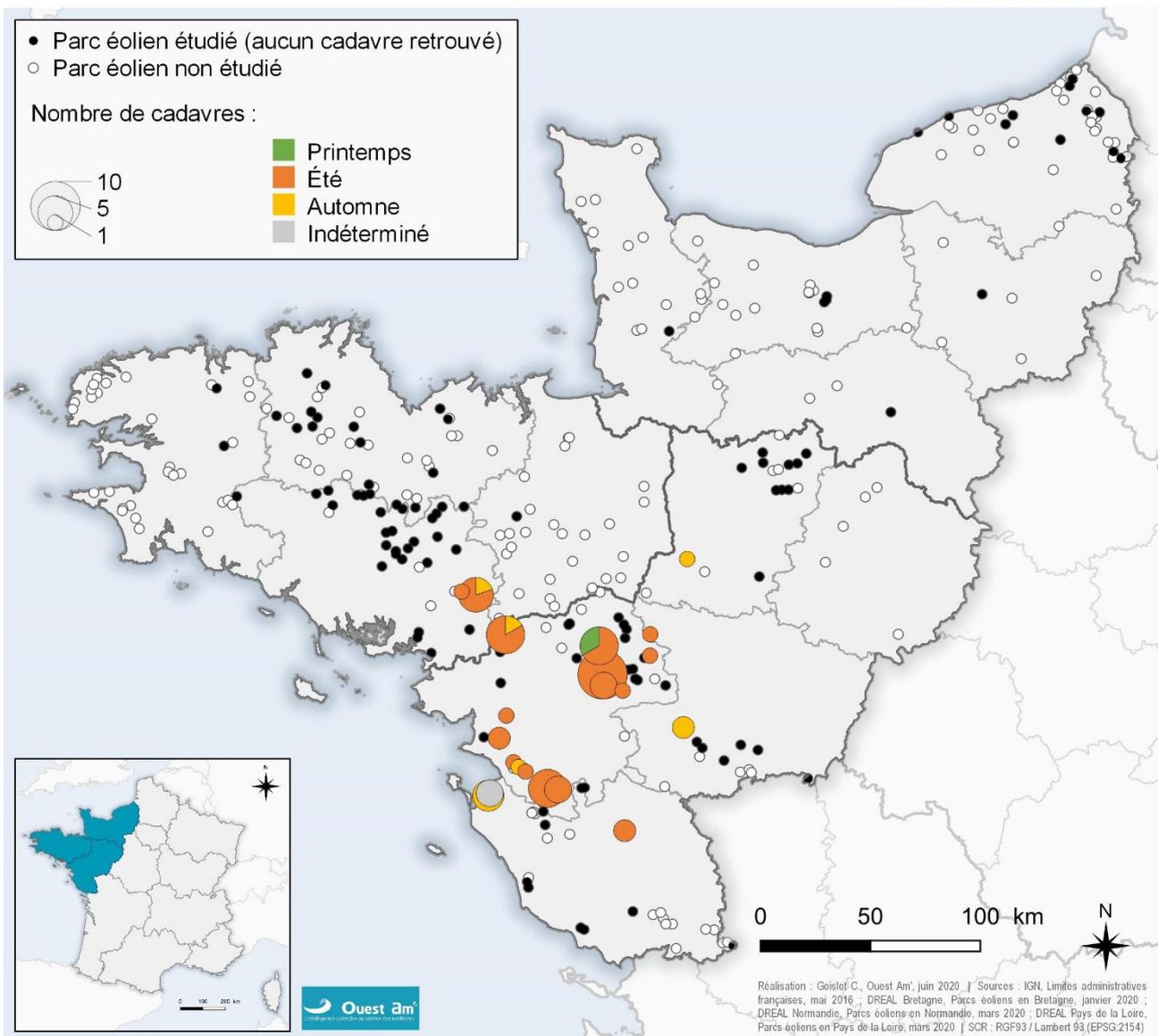
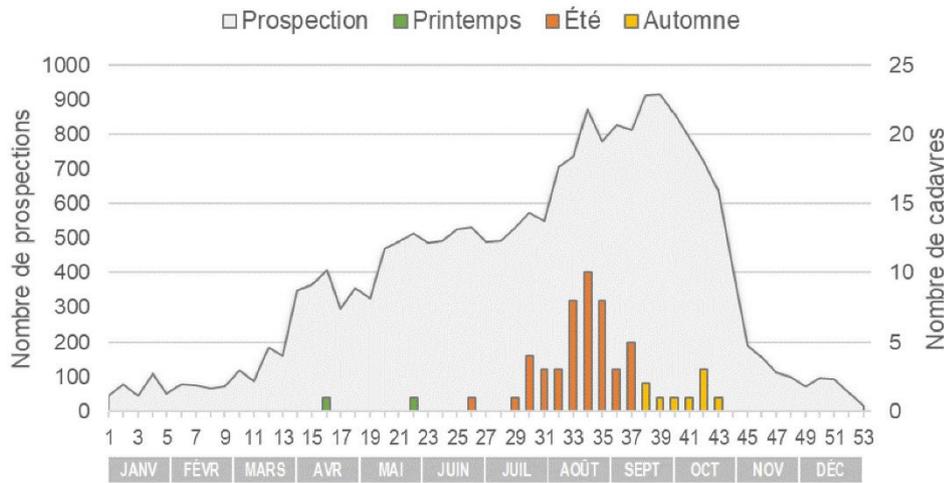


Figure 10. Distributions spatiale et temporelle des cadavres de Noctule commune trouvés sous les éoliennes étudiées.

Noctule de Leisler

Nyctalus leisleri

12 cadavres
(11 datés)
sur 12 parcs

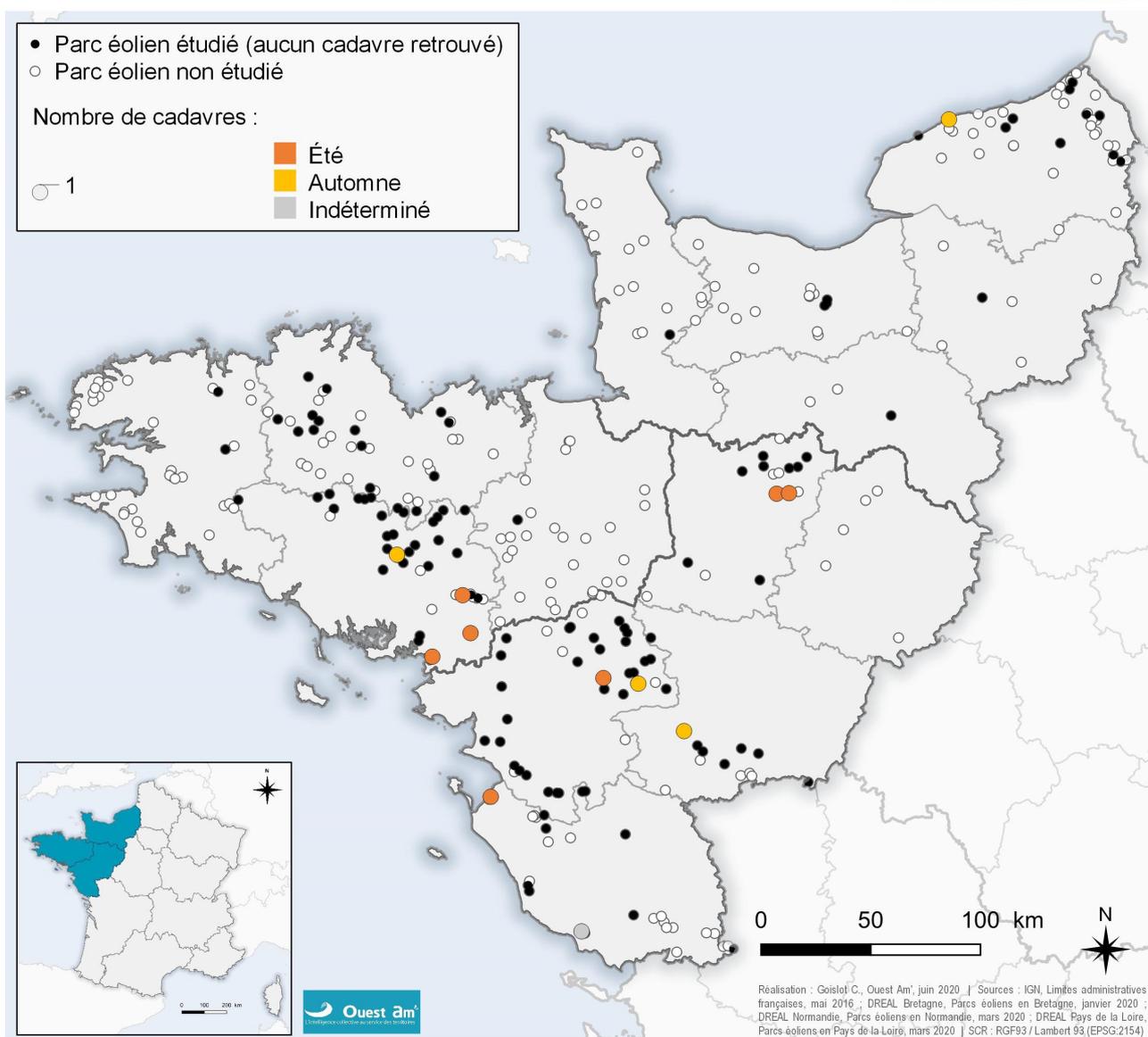
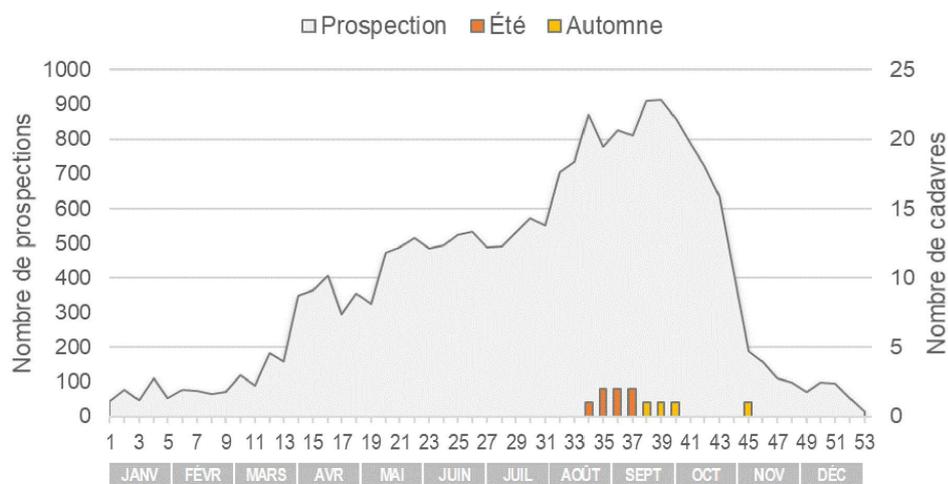


Figure 11.

Distributions spatiale et temporelle des cadavres de Noctule de Leisler trouvés sous les éoliennes étudiées.

Sérotine commune (*Eptesicus serotinus*)

La Sérotine commune est largement répartie dans l'ensemble des départements du nord-ouest de la France. Cette espèce qui chasse dans les cultures, les lisières, les bois et les prairies de fauche est sensible aux éoliennes.

Les cadavres ont été trouvés du mois de juin (semaine 26) au mois d'octobre (semaine 39), majoritairement en été, et la distribution spatiale de ces découvertes est assez homogène (**Figure 12**).

Le déclin préoccupant des populations nationales de - 30 % (BAS et al., 2020) explique le niveau élevé de la responsabilité biologique des Pays de la Loire pour cette espèce, classée « vulnérable » dans cette région. Mais la faible proportion en mortalité pour cette espèce de lisière (comme pour les Murins, la Barbastelle d'Europe et les Oreillards) évoque un enjeu tout de même moindre que celui, très conséquent, qui se rapporte aux Noctules et Pipistrelles.

Autres espèces de chiroptères

La plupart des espèces présentées dans cette partie (**Figure 13**) sont rarement impactées. Cela peut s'expliquer par leur mode de déplacement en général plus près du sol, le long des corridors ou au niveau de zones en eau (c'est le cas pour les Murins, la Barbastelle d'Europe et les Oreillards), mais aussi en raison de leurs préférences pour certains territoires de chasse (milieux forestiers par exemple), très peu concernés par les parcs étudiés. La Barbastelle d'Europe et le Murin à oreilles échancrées, les deux espèces inscrites à l'Annexe 2 de la directive Habitats-Faune-Flore, ne sont pas jugées menacées en Pays de la Loire où des cadavres ont été

trouvés (**Annexe 4**). Cependant, du fait de l'importance non négligeable des effectifs régionaux au regard des effectifs connus à l'échelle nationale, la responsabilité chiroptérologique des Pays de la Loire est modérée pour la Barbastelle d'Europe et élevée pour le Murin à oreilles échancrées (MARCHADOUR et al., 2020).

La découverte d'un cadavre de Sérotine bicolore (*Vespertilio murinus*) dans le Morbihan au mois de septembre est atypique : l'espèce est présente en Europe centrale et sa répartition française est limitée à quelques massifs montagneux, principalement dans les Alpes (DIETZ et al., 2009). Cette observation s'inscrit dans le cadre d'un afflux de l'espèce vers l'ouest en 2014, probablement suite à des vents d'est importants en août. D'autres observations (enregistrements lors des suivis Vigie-Chiro) ont eu lieu dans l'ouest de la France à cette période pour cette espèce, en Loire-Atlantique et Vendée (BELLION, 2015). En Pays de la Loire et Bretagne, l'espèce n'a pas été recontactée depuis.

Les deux observations de Pipistrelle pygmée renseignées en 2009 puis en 2017 sont douteuses, les éléments apportés ne permettant pas de conclure à une identification fiable. Cette espèce est susceptible d'être impactée, mais sa rareté - une quinzaine d'observations validées en Pays de la Loire : données acoustiques validées par le Comité d'Homologation des Chiroptères, (CHOC, 2020) - limite la probabilité de sa découverte lors des suivis de mortalité.

Enfin, un Oreillard gris a été trouvé sous une éolienne lors de l'un de nos suivis de mortalité réalisés en 2020 (**Figure 14**, p. 122). Cette découverte est très rare sous les parcs éoliens en Europe : seulement 8 cas en Allemagne et 1 cas en Autriche sont recensés depuis 2002 (DÜRR, 2020).

Sérotine commune

Eptesicus serotinus

24 cadavres
(21 datés)
sur 15 parcs

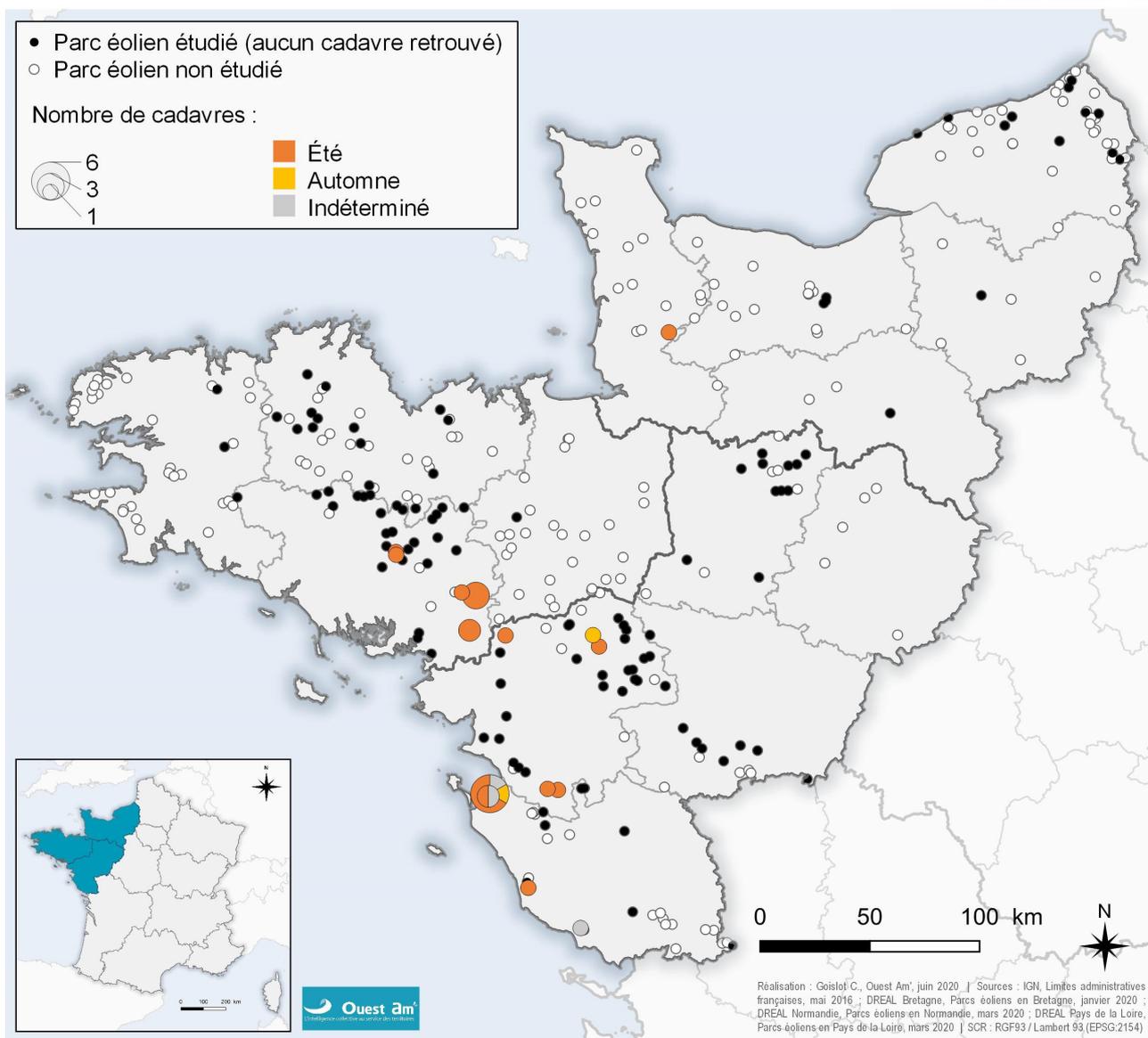
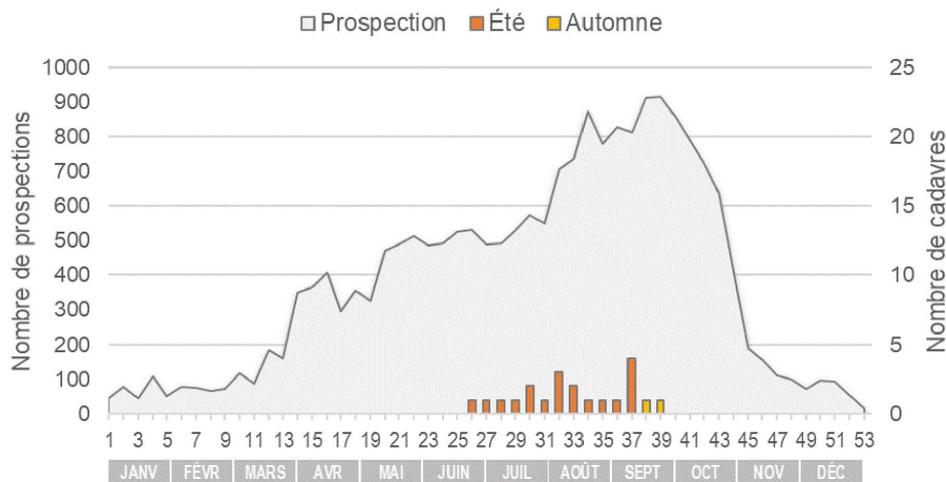


Figure 12.

Distributions spatiale et temporelle des cadavres de Sérotine commune trouvés sous les éoliennes étudiées.

Cas rares de mortalité

Sérotine bicolore, Barbastelle d'Europe, Murins, Oreillards, (Pipistrelle pygmée)

12 cadavres
(au moins 7 espèces)
sur 9 parcs

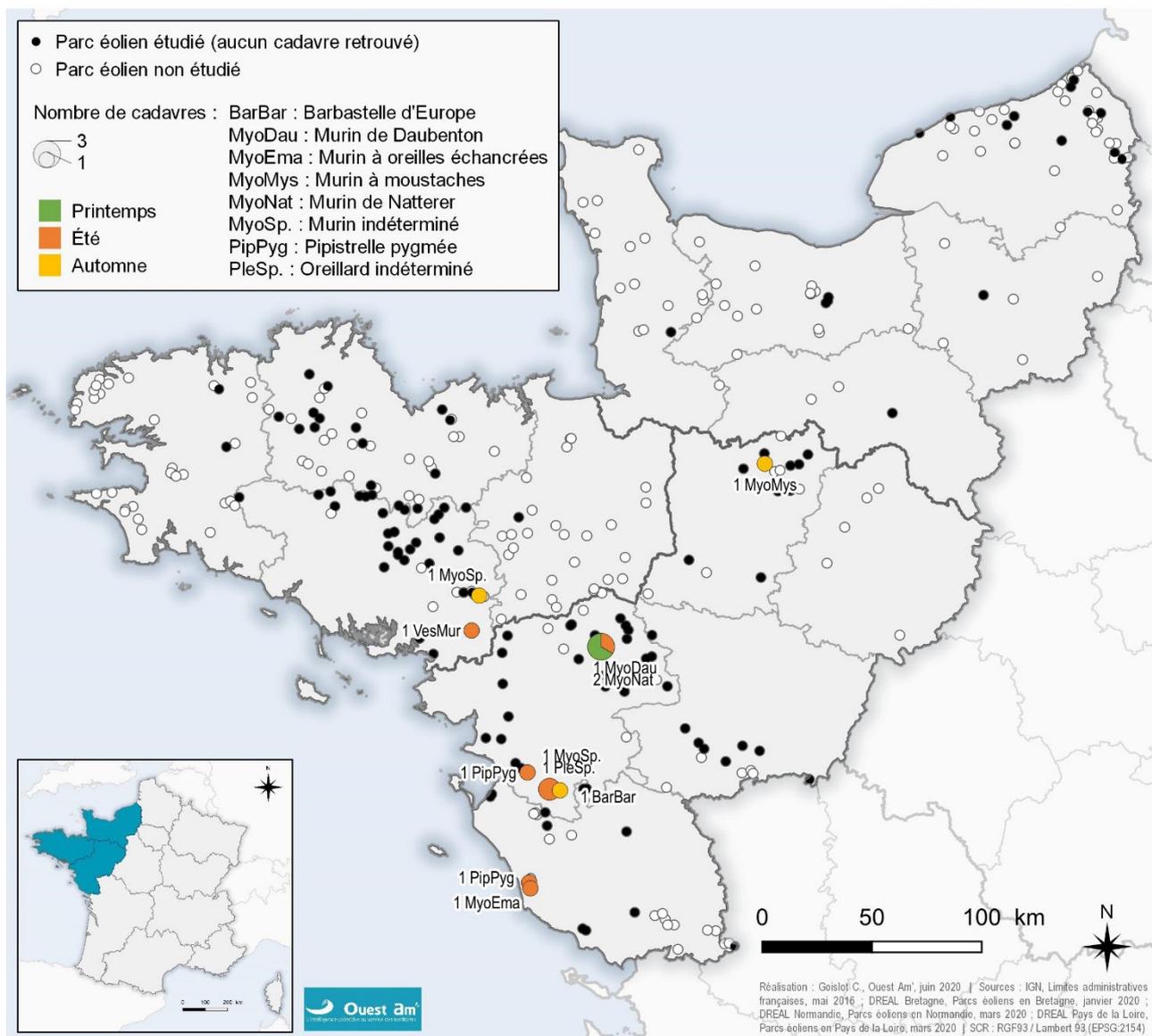
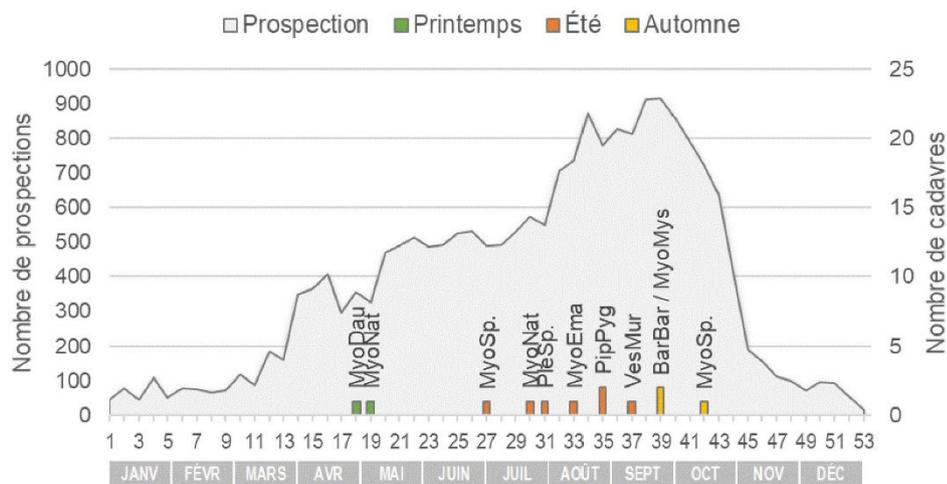


Figure 13.

Distributions spatiale et temporelle des cadavres des autres espèces de chauves-souris trouvés sous les éoliennes étudiées.

Conclusion

Les rapports de suivis environnementaux collectés dans le cadre de cette étude constituent un échantillon conséquent de données analysées : 984 cadavres de chauves-souris retrouvés au cours de 210 suivis de mortalités répartis sur 134 parcs éoliens, soit près de la moitié des éoliennes en fonctionnement dans le nord-ouest de la France (Bretagne, Normandie et Pays de la Loire). La base de données ne contient pourtant qu'une fraction des chauves-souris tuées par les éoliennes. Les prospections ne sont pas réalisées en continu et plusieurs biais méthodologiques conduisent à une sous-estimation du nombre réel de cadavres sur la période concernée. Ainsi, il faut relativiser les résultats en prenant en considération :

- la persistance des cadavres (ceux consommés par les charognards ne sont pas retrouvés) ;
- l'efficacité de recherche (tous les observateurs ne sont pas aussi efficaces pour détecter les cadavres) ;
- la surface prospectée (l'intégralité de la zone de prospection n'est pas toujours praticable en raison de l'évolution ou de la composition de la végétation).

Néanmoins, cette base de données a permis un certain nombre d'évaluations sur les niveaux d'impact des espèces concernées et sur la phénologie des cas de mortalité. Le travail a également permis de mettre en lumière les manques de données brutes dans les rapports, lacunes qui ne permettent pas de réaliser de comparaisons fiables, ainsi que l'importance d'une meilleure homogénéité des suivis sur le plan de la méthode de prospection, des méthodes de calculs et sur la présentation des résultats.

La majorité des cadavres a été découverte

en été et en début d'automne, en particulier de juillet à septembre. Cet intervalle pourrait correspondre aux périodes d'émancipation des jeunes (pour la Pipistrelle commune et la Pipistrelle de Kuhl) et de migration (pour la Pipistrelle de Nathusius et les noctules). L'âge des individus n'a quasiment jamais été évalué précisément dans les suivis analysés, mais Ouest Am' a fait le constat d'une proportion non négligeable de jeunes individus lors de l'identification des cadavres. La présence de gîtes estivaux à proximité des parcs éoliens pourrait expliquer ce phénomène, de même que la présence de ressources trophiques probablement plus importante en été.

Le nombre relativement restreint de cadavres correctement identifiés (87 % des cadavres) et datés (88 % des cadavres identifiés jusqu'à l'espèce) ainsi que l'hétérogénéité des périodes de suivi (les suivis printaniers n'ont commencé à se généraliser qu'à partir de 2018) ne permettent pas de conclure définitivement sur le caractère déterminant ou non de la phénologie comme facteur de collision. De plus, de nombreux parcs éoliens implantés sur les voies migratoires potentielles ne sont pas représentés dans la base de données constituée. L'accumulation de nouvelles données viendra préciser ces résultats en 2021.

Le développement de l'énergie éolienne a affecté les populations de chauves-souris et probablement les espèces migratrices ou de haut-vol (Pipistrelles, Noctules, Sérotines). Mais ce n'est que l'une des diverses pressions anthropiques que subissent ces espèces : on peut citer l'aménagement du territoire, les pratiques agricoles (pesticides, monoculture, etc.), la perturbation des gîtes, la gestion forestière et des milieux aquatiques inadaptée, la pollution lumineuse, les infrastructures

de transport et même la prédation, non négligeable, par le chat domestique...

La Noctule commune est sans doute l'une des espèces dont la situation est la plus préoccupante à long terme. En effet, identifiée en catégorie "vulnérable" dans la Liste rouge nationale (UICN FRANCE et al., 2017), elle est très largement impactée dans tous les pays européens par le développement éolien (DÜRR, 2020).

Même s'il n'est à ce jour pas possible de caractériser précisément la place occupée par le développement de l'énergie éolienne dans la mortalité globale des chiroptères, la mise en place d'actions de conservation (essentiellement le bridage pour les parcs existants) est indispensable pour les espèces concernées. Le déclin des effectifs, nécessite un suivi vigilant de l'évolution des populations dans les années à venir.

Perspectives

La poursuite de ce travail fait l'objet d'une thèse (dispositif CIFRE co-portée par le bureau Ouest Am' et l'Association Nationale Recherche Technologie en collaboration avec le Muséum national d'Histoire naturelle – CESCO) avec, pour objectif d'identifier, entre autres, les paramètres qui induisent une surmortalité des chiroptères sous les parcs éoliens. Pouvoir intégrer ces paramètres permettrait de :

- proposer des solutions pour optimiser les protocoles d'évaluation de la mortalité ;
- proposer des outils de prise en compte des potentiels effets cumulés entre installations éoliennes dans les études pré-implantatoires ;
- préciser les stratégies d'évitement en se basant sur une prédiction spatio-temporelle des différents impacts ;
- compléter les algorithmes de bridage pour la réduction des impacts ;

dimensionner les mesures compensatoires nécessaires en réponse aux différents impacts.

Remerciements

Je remercie le bureau d'études Ouest Am', souvent sollicité pour fournir une expertise pré et post-installation de parcs éoliens, de m'avoir sollicité pour réaliser ce premier travail permettant de partager les données disponibles sur les espèces de chauves-souris impactées par les éoliennes terrestres au sein d'une première synthèse multi-régionale.

Le contenu de la base de données, constituant la base de ce travail, n'aurait pas été aussi complet sans la mise à disposition

des suivis environnementaux transmis par les DREALs de Bretagne, de Normandie et des Pays de la Loire. Je les remercie pour leur coopération.

Merci à Brice Normand, PDG du bureau d'études Ouest Am', Didier Montfort, Pascal Bellion, Loïc Bellion et Chloé Tanton, chiroptérologues, pour leur contribution à cette synthèse, par leur relecture attentive et les corrections apportées à ce manuscrit.

Bibliographie

Arthur, L. & Lemaire M. (2015). *Les Chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze (Collection Parthénope), Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris, 544 p.

BAS Y., KERBIRIOU C., ROEMER C. & JULIEN J.-F. (2020). Bat population trends. MNHN. <https://croemer3.wixsite.com/teamchiro/population-trends>

BELLION P. (2015). Première mention de la Sérotine bicolore *Vespertilio murinus* (Linnaeus, 1758) en Loire-Atlantique, France. *Bulletin de la SSNOF* 37(3), 143-144. <http://www.chauvesouris-pdl.org/bibliographie/133-bulletin-de-la-ssnof>

BELLION P. (2016). La Noctule commune en Pays de la Loire. *La Gazette des Chiros* n°16, 2-3. <http://www.chauvesouris-pdl.org/publications-regionales/122-la-gazette-des-chiros>

BELLION P, LE CAMPION T & CHENAVAL N. (2019). Évolution des connaissances sur les populations de Noctule commune en Bretagne et Pays de la Loire. *Chiroptères infos* n°31, lettre du Plan National d'Action Chiroptères. <https://plan-actions-chiropteres.fr/actualites-agenda/chiropteres-infos-ndeg31>

BROSSET, A. (1990). Les migrations de la pipistrelle de Nathusius, *Pipistrellus nathusii*, en France. Ses incidences possibles sur la propagation de la rage. *Mammalia*, 54(2), 207-212. <https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/mamm-1990-0205/html>

CHOC (2020). Mise à jour de la liste des espèces de Chiroptères en Pays de la Loire. *La Gazette des Chiros*, n°20, 14-16. <http://www.chauvesouris-pdl.org/publications->

[regionales/122-la-gazette-des-chiros](#)

CHOQUENÉ G.-L. (COORD.). (2006). Les Chauves-souris de Bretagne. *Penn ar Bed*, 197/198, Bretagne Vivante, Brest, 68 p. <http://gmb.bzh/wp-content/uploads/2016/06/PABchauves-souris197-198.pdf>

DIETZ C., VON HELVERSEN O., & NILL D. (2009). *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord : biologie, caractéristiques, protection*. Delachaux et Niestlé, 400 p.

DÜRR T. (2020). Fledermausverluste an Windenergieanlagen / bat fatalities at windturbines in Europe. Dokumentation aus der zentralen Datenbank der Staatlichen Vogelschutzwarte im Landesamt für Umwelt Brandenburg. <https://lfu.brandenburg.de/lfu/de/aufgaben/natur/artenschutz/vogelschutzwarte/arbeitschwerpunkte/auswirkungen-von-windenergieanlagen-auf-voegel-und-fledermaeuse/>

GAULTIER S.P., MARX G. & ROUX D. (2019). Éoliennes et biodiversité : synthèse des connaissances sur les impacts et les moyens de les atténuer. ONCFS / LPO. 120 p. <https://professionnels.ofb.fr/fr/doc/eoliennes-biodiversite-synthese-connaissances-impacts-moyens-attenuer>

GMN (2013). Liste des Mammifères de Basse-Normandie comprenant la liste rouge des espèces menacées. GMN, 2 p. https://biodiversite.normandie.fr/sites/default/files/Liste_rouge_Mammiferes_BN.pdf

GUILLAS D. (1973). Migration d'une chauve-souris, *Penn ar Bed*, 75, 250-251. https://pmb.bretagne-vivante.org/pmb/opac-css/doc_num.php?explnum_id=6576

- FRICK, W. F., BAERWALD, E. F., POLLOCK, J. F., BARCLAY, R. M. R., SZYMANSKI, J. A., WELLER, T. J. & MCGUIRE, L. P. (2017).** Fatalities at wind turbines may threaten population viability of a migratory bat. *Biological Conservation*, 209, 172-177.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0006320716310485>
- GÉLINAUD G. & ROLLAND G. (1990).** Falguérec : la réussite d'un plan de gestion. *Penn ar Bed*, 138, 22-31.
https://pmb.bretagne-vivante.org/pmb/opac_css/doc_num.php?explnum_id=7017
- HAROUET M. & MONTFORT D. (1995).** La Protection des chauves-souris. *Bulletin de la SSNOF*, 17(3), 109-120.
<http://www.chauvesouris-pdl.org/bibliographie/133-bulletin-de-la-ssnof>
- HUTTERER R., IVANOVA T., MEYER-CORDS C. & RODRIGUES L. (2005).** Bat migrations in Europe, a review of banding data and literature. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, 162 p.
https://www.researchgate.net/publication/311443225_Bat_migration_in_europe_A_review_of_banding_data_and_literature
- LAFAGE D. & BELLION L. (2017).** Caractérisation du rôle de l'axe Loire dans la migration des chauves-souris. CEN Pays de la Loire, CPIE Loire Anjou, 27 p.
- LEBOULENGER F. & RIDEAU C., COORD. (2013).** Liste rouge des Mammifères de Haute-Normandie. Indicateurs pour l'OBHN, GMN, 8 p.
https://biodiversite.normandie.fr/sites/default/files/ID31.3_Liste_rouge_mammif%C3%A8res_OBHN_2013.pdf
- LE CAMPION T. & DUBOS T. (2017).** Étude de la migration des chauves-souris en Bretagne. GMB, 52 p.
http://gmb.bzh/wp-content/uploads/2017/05/Etude-de-la-migration-des-chauves-souris-en-Bretagne_RapportFinal_2017VF.pdf
- MARCHADOUR B., BARBOTIN A., BESLOT E., CHENAVAL N., GROSBOIS X., MÊME-LAFOND B., MONTFORT D., MOQUET J., PAILLAT J.-P., PAILLEY P., PERRIN M., ROCHARD N., & VARENNE F., (2020).** Liste rouge des mammifères, continentaux des Pays de la Loire et responsabilité régionale. Coordination régionale LPO Pays de la Loire, Angers, 20 p.
<https://fr.calameo.com/read/001865595ceb2c5c5ce68>
- MEDDE (2015).** Protocole de suivi environnemental des parcs éoliens terrestres. Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie, 27 p.
<https://www.actu-environnement.com/media/pdf/news-29243-protocole-suivi-environnemental-parcs-eoliens.pdf>
- MONTFORT D. (2002).** Les nouvelles des départements. *La Gazette des Chiros*, n°3, 2.
<http://www.chauvesouris-pdl.org/publications-regionales/122-la-gazette-des-chiros>
- MONTFORT D. (2007).** Premiers signalements de la Noctule de Leisler *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817) (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) en Loire-Atlantique (44), France. *Bulletin de la SSNOF* 29(1), 46.
<http://www.chauvesouris-pdl.org/bibliographie/133-bulletin-de-la-ssnof>
- MTES (2018).** Protocole de suivi environnemental des parcs éoliens terrestres – Révision 2018. Ministère de la Transition Écologique et Solidaire, 20 p.
https://eolien-biodiversite.com/IMG/pdf/protocole_de_suivi_revision_2018-2.pdf
- OEB (2015).** Liste rouge régionale & Responsabilité biologique régionale – Mammifères de Bretagne. Collectif OEB, Océanopolis Brest, GMB, Bretagne Vivante, 2 p.
https://inpn.mnhn.fr/docs/LR_FCE/LR_regionale/Bretagne/mammiferes_LRR_RBR_11_juin_2015.pdf
- OUEST Am' (2016).** Parc éolien d'Issé (Département de Loire-Atlantique).

Suivi «chauves-souris et oiseaux» post-
installation / Année 2016. 36 p.

PETERSONS, G. (2004). Seasonal migrations
of north-eastern populations of Nathusius'
bat *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera).
Myotis, 41(42), 29-56.

[https://www.researchgate.net/
publication/313473217_Seasonal_migrations_
of_north-eastern_populations_of_Nathusius'_
bat_Pipistrellus_nathusii_Chiroptera](https://www.researchgate.net/publication/313473217_Seasonal_migrations_of_north-eastern_populations_of_Nathusius'_bat_Pipistrellus_nathusii_Chiroptera)

**UICN France, MNHN, SFEPM et
ONCFS (2017).** La Liste rouge des
espèces menacées en France – Chapitre
Mammifères de France métropolitaine.
Paris, France, 16 p.

[https://uicn.fr/wp-content/uploads/2017/11/
liste-rouge-mammiferes-de-france-
metropolitaine.pdf](https://uicn.fr/wp-content/uploads/2017/11/liste-rouge-mammiferes-de-france-metropolitaine.pdf)

**RODRIGUES L., BACH L., DUBOURG-SAVAGE
M.-J., KARAPANDŽA B., KOVAČ D., KERVYN
T., DEKKER J., KEPEL A., BACH P., COLLINS
J., HARBUSCH C., PARK K., MICEVSKI B. ET
MINDERMAN J. (2015).** Guidelines for
consideration of bats in windfarm projects
– Revision 2014. EUROBATS Publication
Series No. 6 (English version). UNEP/
EUROBATS Secretariat, Bonn, Germany,
133 p.

[https://www.eurobats.org/sites/default/files/
documents/publications/publication_series/
pubseries_no6_english.pdf](https://www.eurobats.org/sites/default/files/documents/publications/publication_series/pubseries_no6_english.pdf)

SDES (2020). STATINFO n°319, Novembre
2020, « Tableau de bord : éolien – Troisième
trimestre 2020 ». Service des données et
études statistiques.

[https://www.statistiques.developpement-
durable.gouv.fr/publicationweb/319](https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/publicationweb/319)



Pour citer cet article :

GOISLOT C. 2021.

Mortalité des chiroptères induite par
les éoliennes dans le nord-ouest de la
France : nombre de cas et distribution
spatio-temporelle des espèces
concernées.

Plume de Naturalistes 5 : 101-122.

ISSN 2607-0510

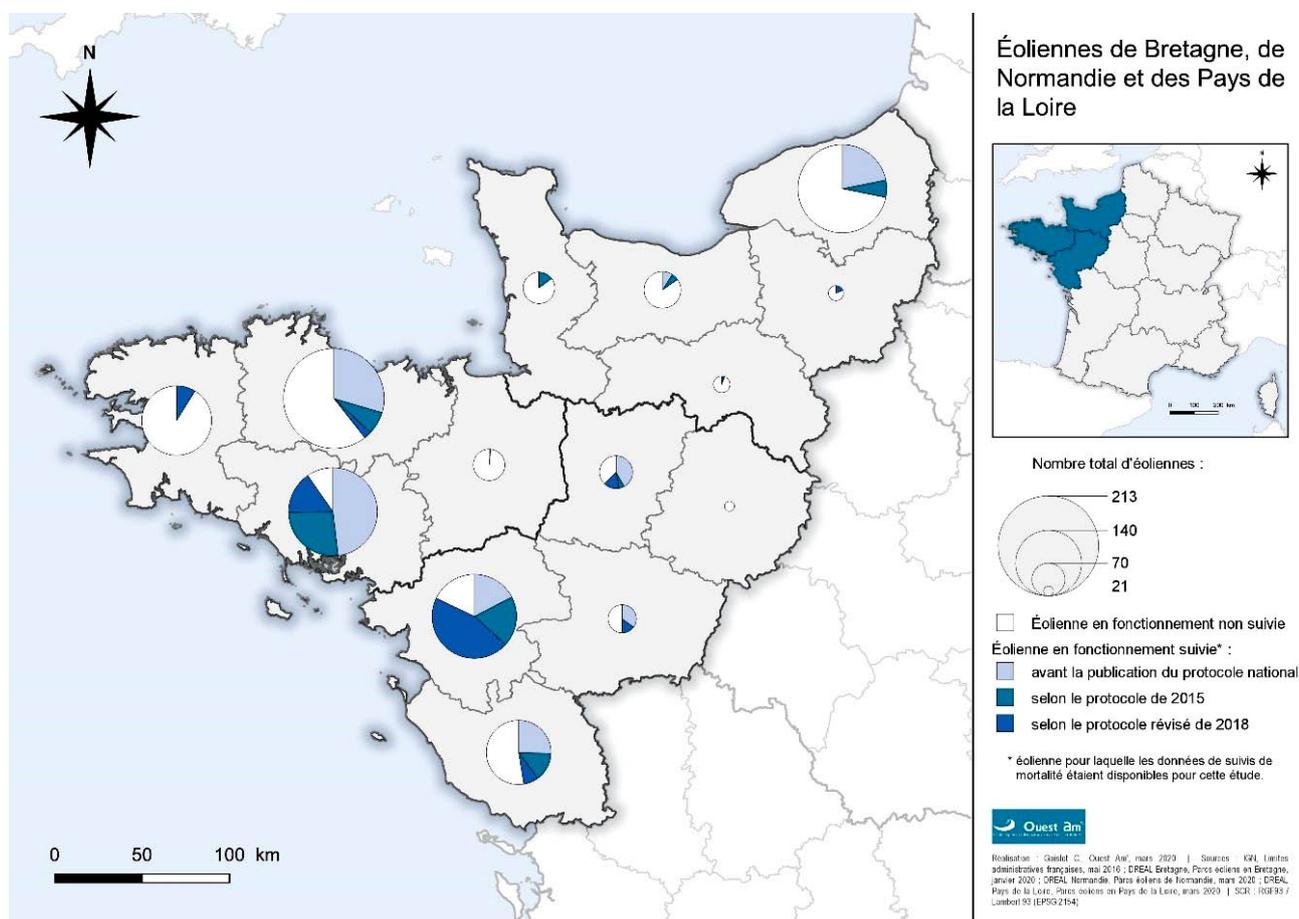
Pour télécharger tous les articles
de *Plume de Naturalistes* :
www.plume-de-naturalistes.fr

Annexes

Annexe 1

Nombre de données disponibles par département pour cette étude.

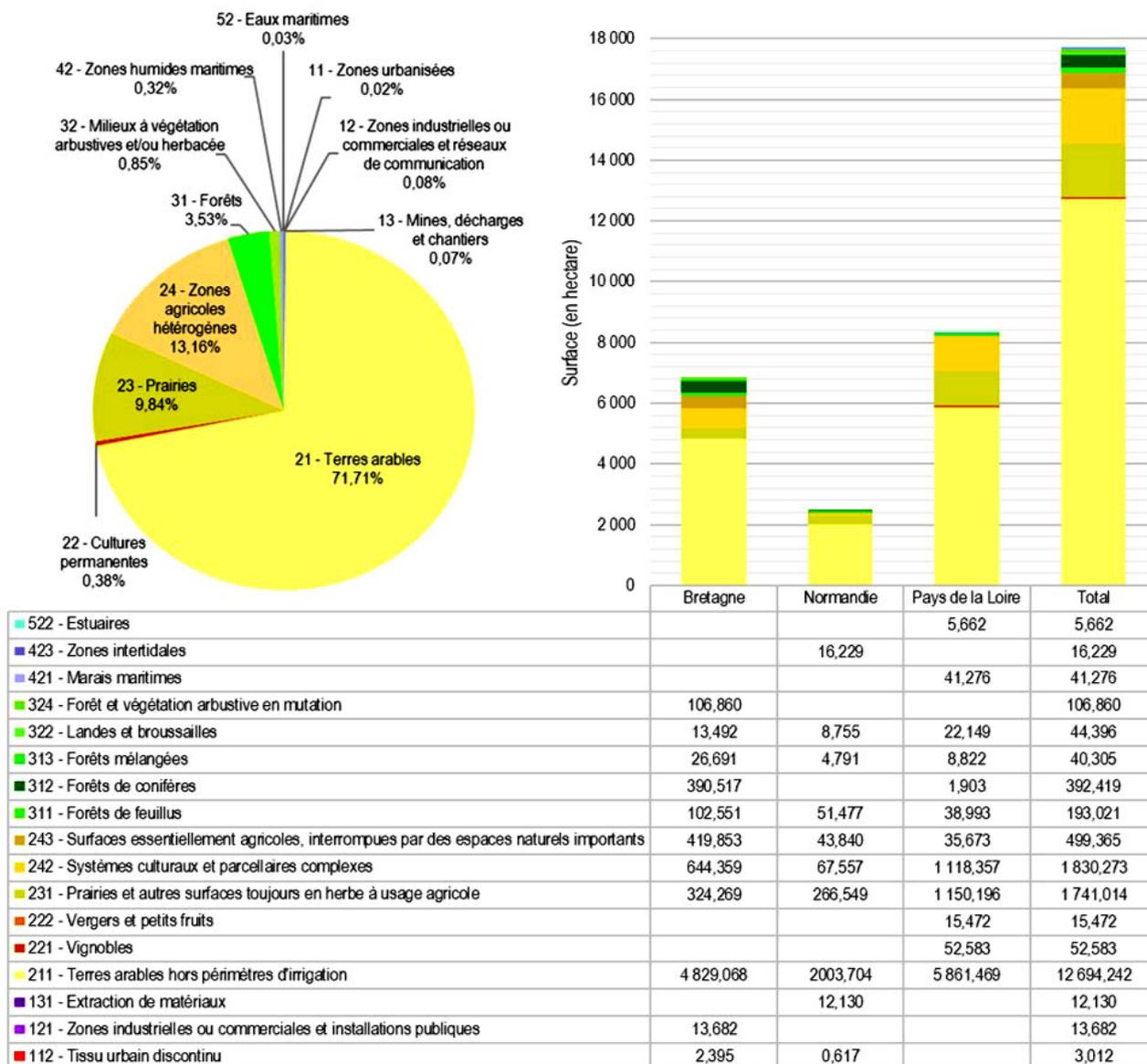
* Source : The Wind Power [consulté en mars 2020]	Parcs en 2020*	Éoliennes en 2020*	Suivis collectés	Parcs étudiés	Éoliennes prospectées
Bretagne	128	616	64	52 (41 %)	267 (43 %)
22 – Côtes d'Armor	40	213	19	16 (40 %)	84 (39 %)
29 – Finistère	33	148	2	2 (6 %)	13 (9 %)
35 – Ille-et-Vilaine	18	67	1	1 (6 %)	1 (2 %)
56 – Morbihan	37	188	42	33 (89 %)	169 (90 %)
Normandie	86	400	23	18 (21 %)	83 (21 %)
14 – Calvados	17	78	4	3 (18 %)	12 (15 %)
27 – Eure	6	32	1	1 (17 %)	6 (19 %)
50 – Manche	17	67	2	1 (6 %)	10 (15 %)
61 – Orne	7	35	1	1 (14 %)	2 (6 %)
76 – Seine-Maritime	39	188	15	12 (31 %)	53 (28 %)
Pays de la Loire	97	467	123	64 (66 %)	287 (62 %)
44 – Loire-Atlantique	38	179	54	32 (84 %)	147 (82 %)
49 – Maine-et-Loire	12	60	14	8 (67 %)	30 (50 %)
53 – Mayenne	18	70	18	12 (67 %)	45 (64 %)
72 – Sarthe	5	21	-	-	-
85 – Vendée	24	137	37	12 (50 %)	65 (48 %)
Total	311	1 483	210	134 (43 %)	637 (43 %)



Annexe 2

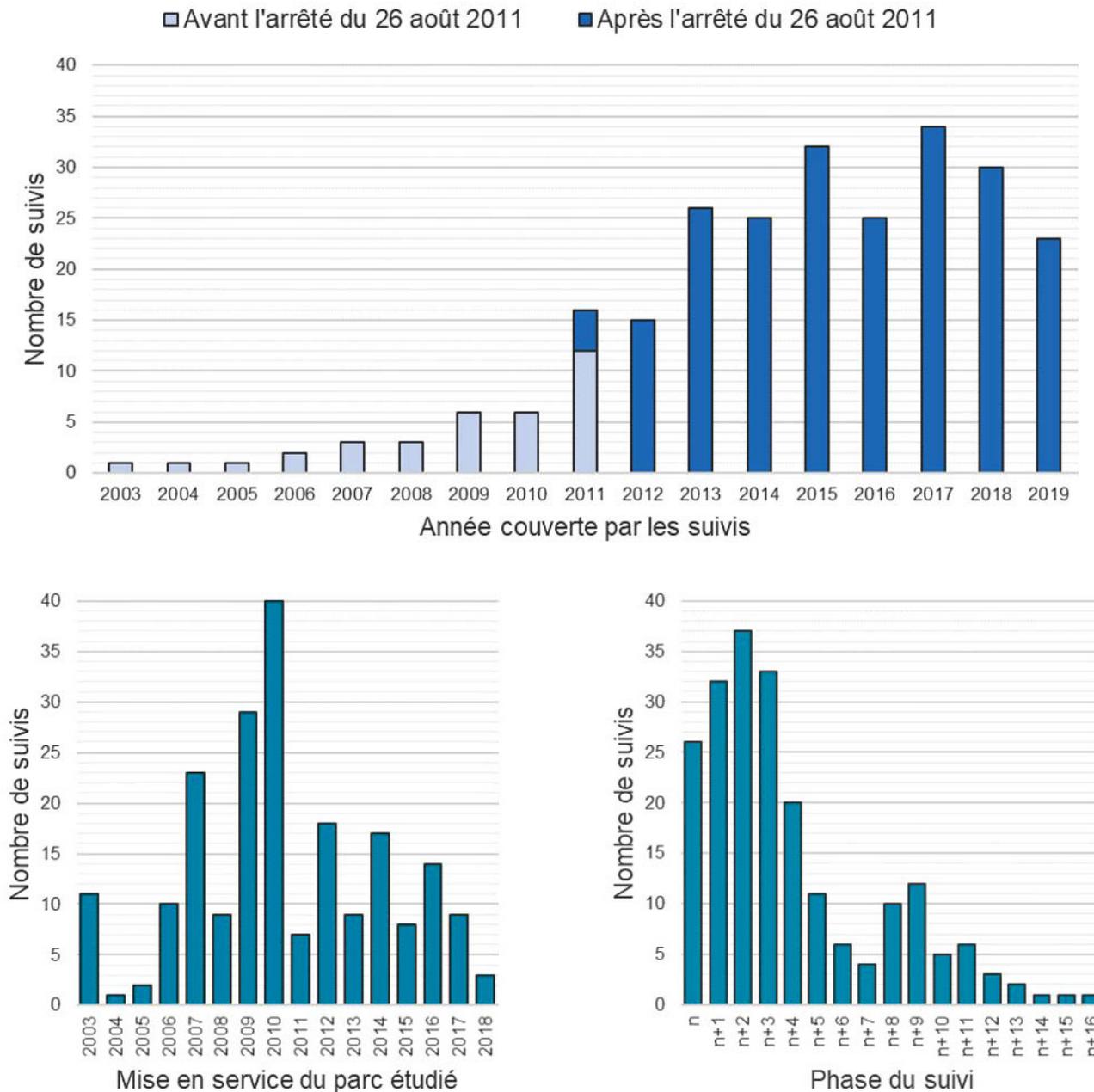
Occupation des sols dans un rayon de 300m autour du point d'implantation des éoliennes étudiées.

Base de données : CORINE Land Cover (occupation biophysique des sols)



Annexe 3

Caractéristiques des suivis analysés.



Extraits de la réglementation concernant les Installations Classées Pour l'Environnement

Article 12 de l'arrêté du 26 août 2011 :

« Au moins une fois au cours des 3 premières années de fonctionnement de l'installation puis une fois tous les 10 ans, l'exploitant met en place un suivi environnemental permettant notamment d'estimer la mortalité de l'avifaune et des chiroptères due à la présence des aérogénérateurs. ».

Article 9 de l'arrêté du 22 juin 2020 :

« Ce suivi doit débuter dans les 12 mois qui suivent la mise en service industrielle de l'installation afin d'assurer un suivi sur un cycle biologique complet et continu adapté aux enjeux avifaune et chiroptères susceptibles d'être présents... Ce suivi est renouvelé dans les 12 mois si le précédent suivi a mis en évidence un impact significatif et qu'il est nécessaire de vérifier l'efficacité des mesures correctives. A minima, le suivi est renouvelé tous les 10 ans d'exploitation de l'installation. ».

Annexe 4

Statuts de protection et de conservation des espèces retrouvées sous les éoliennes étudiées.

	Total		Bretagne		Normandie		Pays de la Loire	
	Taxons	Cadavres	Taxons	Cadavres	Taxons	Cadavres	Taxons	Cadavres
Protection nationale : Article 2¹ (arrêté du 23/04/07)	17	984	10	186	7	59	16	739
Directive HFF : Annexe 2²	2	2	-	-	-	-	2	2
Liste rouge³ :								
VU Vulnérable	4	225	-	-	1	1	4	224
NT Quasi menacée	5	365	3	13	1	6	2	346
LC Préoccupation mineure	7	267	3	151	3	38	5	78
DD Données insuffisantes	2	3	1	1	-	-	1	2
Espèces indéterminées	4	124	3	21	2	14	4	89
Total	17*	984	10	186	7	59	16	739

Statut	Nombre d'espèces	Pourcentage
VU	4	23%
NT	5	27%
LC	7	37%
Indéterminées	4	13%

¹ Article 2 de l'arrêté du 23 avril 2007 fixant liste des mammifères terrestres protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection.

² Annexe 2 de la directive Habitats-Faune-Flore (directive 92/43/CEE) concernant les espèces d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la mise en place de zones spéciales de conservation (ZSC).

³ Listes rouges régionales des Mammifères : Bretagne (OEB, 2015) ; Basse-Normandie (GMN, 2013) ; Haute-Normandie (Leboulenger et Rideau (coord.), 2013) ; Pays de la Loire (Marchadour *et al.*, 2020).

* Le statut de conservation d'une espèce pouvant être différent d'une région à une autre, cette espèce a été comptabilisée dans chacune des classes concernées de la liste rouge, aboutissant à un nombre total de taxons supérieur à 100%.

Nom vernaculaire	Directive Habitats (Annexe 2)	Protection nationale	Listes Rouges				
			France (2017)	Bretagne (2015)	Basse-Normandie (2013)	Haute-Normandie (2013)	Pays de la Loire (2020)
Pipistrelle commune		Art. 2	NT	LC	LC	LC	NT
Pipistrelle de Kuhl		Art. 2	LC	LC	LC	LC	LC
Pipistrelle de Nathusius		Art. 2	NT	NT	NT	NT	VU
Pipistrelle pygmée		Art. 2	LC	DD	DD	DD	DD
Noctule commune		Art. 2	VU	NT	VU	VU	VU
Noctule de Leisler		Art. 2	NT	NT	VU	VU	NT
Sérotine bicolore		Art. 2	DD	DD	-	DD	NA
Sérotine commune		Art. 2	NT	LC	LC	LC	VU
Barbastelle d'Europe	X	Art. 2	LC	NT	NT	VU	LC
Murin à moustaches		Art. 2	LC	LC	LC	LC	LC
Murin à oreilles échancrées	X	Art. 2	LC	NT	LC	LC	LC
Murin de Daubenton		Art. 2	LC	LC	LC	LC	NT
Murin de Natterer		Art. 2	LC	NT	LC	LC	LC
Oreillard gris		Art. 2	LC	LC	LC	DD	LC
Oreillard roux		Art. 2	LC	LC	LC	LC	NT

Annexe 5

Pipistrelles de Nathusius baguées reprises dans le nord-ouest de la France.

Sexe (âge)	Date de baguage	Lieu de baguage	Date de reprise	Lieu de reprise	Détails	Référence
?	9 août 1971	Allemagne, Lac Müritz	mai 1972	France, Arradon, Roguédas (56)	Restes	Guillas (1973)
Mâle (juvénile)	27 août 1987	Lettonie, Rucava, Pape	nov. 1988	France, Calvados (14)	Trouvé mort	Brosset (1990)
Mâle (adulte)	22 août 1986	Lettonie, Rucava, Pape	11 avr. 1990	France, Séné, Falguerec (56)	Capturé au filet	Gélinaud et Rolland (1990)
Mâle (adulte)	2 sept. 1988	Lettonie, Rucava, Pape	avr. 1992	France, Honfleur (14)	?	Petersons (2004)
Femelle	24 août 1990	Lituanie, Kintai	23 janv. 1992	France, la Chapelle-sur-Erdre (44)	Gisant à terre (mais en vie)	Harouet et Montfort (1995)
Mâle	1er juil. 2000	Allemagne, Beeskow	21 juin 2002	France, Machecoul (44)	Trouvé mort	Montfort (2002)
?	?	Allemagne, Rostock	2010	France, Crévin (35)	?	Le Campion et Dubos (2017)
Mâle	29 août 2016	Allemagne, Schwerte, Ergste	21 sept. 2016	France, Issé (44)	Victime d'une éolienne	Ouest Am' (2016)



Figure 14.
Cadavre d'un Oreillard gris (*Plecotus austriacus*) sous une éolienne : un cas rare en Europe.

Comportement acoustique de *Pipistrellus kuhlii* sur l'île de Crête (Grèce) ; utilisation de la FM sigmoïde en action de chasse

Par **Jean-Do. VRIGNAULT** (jeando.vrignault@free.fr)

Michel BARATAUD (michel.barataud1@orange.fr)



Mots-clés : signaux sonar, détecteur d'ultrasons, milieu insulaire, niche acoustique.

Résumé

Un relevé acoustique ponctuel au détecteur d'ultrasons a été réalisé sur l'île de Crête à l'automne 2019 ; 104 séquences sonores attribuables à trois espèces ont été analysées. *P. kuhlii*, identifiée par comparaison avec les comportements acoustiques du groupe des Pipistrelles, bien étudiés en Europe de l'Ouest, est de loin la plus contactée. Quelques différences sont constatées entre les caractéristiques de nos séquences, et les valeurs publiées localement ; les écarts de valeurs fréquentielles s'expliquent par les conditions d'enregistrement (vol naturel versus relâcher) ; la pratique de signaux de structure FM sigmoïde, déjà constatée chez *P. kuhlii* en France en lien avec un comportement social, est étendu en Crête à une fonction sonar en action de chasse, à l'instar de *P. maderensis* aux Canaries. L'hypothèse que le contexte insulaire (en lien avec les caractéristiques d'isolement des populations, et la faiblesse ou l'absence de compétition avec les espèces spécialistes de la FM) favorise ce comportement, est avancée.

Abstract

A passive acoustic survey with an ultrasonic detector was carried out on one spot, on the island of Crète, in the fall of 2019; 104 sound files attributable to three species were analyzed. *P. kuhlii*, identified by comparison with the acoustic behaviors of the Pipistrelle group, well studied in Western Europe, is by far the most contacted. Some differences are observed between the characteristics of our sequences, and the values published locally; the differences in frequency values can be explained by the recording conditions (natural flight versus release). The use of sigmoid FM structure signals, already observed in *P. kuhlii* in France in connection with social behavior, is extended in Crete to a sonar function in hunting action, like *P. maderensis* in the Canaries. The hypothesis that the insular context (in connection with the characteristics of isolation of populations, and the weakness or absence of competition with species specializing in FM) favors this behavior, is put forward.

Introduction

La Crète est une île grecque montagneuse de type karstique (point culminant 2456 m) située en mer Méditerranée orientale, d'une superficie de 8336 km². Elle est distante de 96 km du point continental le plus proche (le cap Malée, à l'extrémité méridionale du Péloponnèse ; Grèce). Le climat est de type méditerranéen. Son isolement par rapport au continent est vieux d'environ 5 millions d'années. L'occupation humaine a transformé les écosystèmes originels depuis le début du néolithique, avec les pratiques agricoles (olivier notamment) en plaine et l'élevage en montagne qui ont entraîné une déforestation importante ; la densité actuelle est forte (74,5 hab./km²) et le tourisme développé, induisant une urbanisation dégradant les zones littorales (DE MONTMOLLIN & IATROU, 1995).

La faune chiroptérologique de la Grèce en général et de la Crète en particulier, a été bien étudiée (BENDA *et al.*, 2009 ; GEORGIAKAKIS *et al.*, 2010 ; HANAK *et al.*, 2001) y compris sur le plan de l'acoustique (GEORGIAKAKIS, 2009 ; GEORGIAKAKIS & RUSSO, 2012 ; KAFKALETOU DIEZ, 2017 ; PAPANATOU *et al.*, 2008).

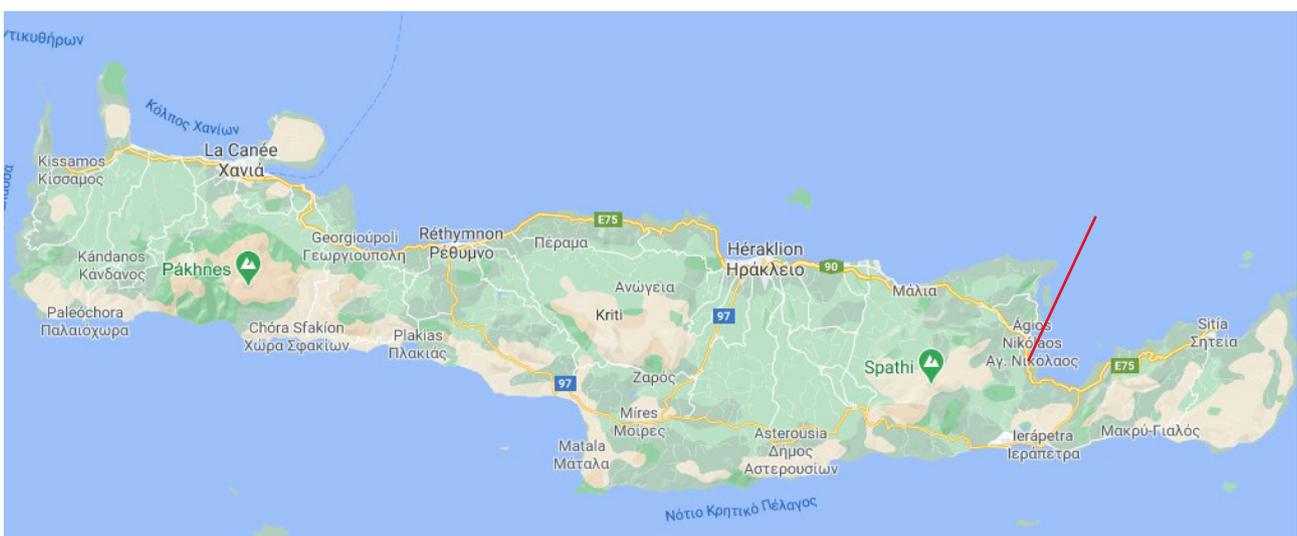


Figure 1.

Carte de l'île de Crète, avec localisation du site d'enregistrement (Google Maps).

Lors d'un séjour en Crète en 2019, des séquences de signaux (de types sonar et social) ont été enregistrées sur un terrain de chasse, en zone péri urbaine près du littoral nord-est de l'île ; elles appartiennent essentiellement à *Pipistrellus kuhlii*. L'analyse de ces séquences montre des différences avec les connaissances locales publiées et les comportements acoustiques étudiés en Europe occidentale, justifiant une présentation comparative.

Méthode et matériel

Collecte des données sonores

Les individus ont été enregistrés « en aveugle » ; les conditions garantissent une activité de vol naturel. La collecte des données a été réalisée grâce à un détecteur enregistreur automatique d'ultrasons Passive Recorder (Figure 2) développé par Jean-Do. Vri gnault (<https://framagit.org/PiBatRecorderProjects>). Les paramètres d'enregistrements correspondent à une fréquence d'échantillonnage de 384 kHz et une résolution de 12 bits. Les 104 enregistrements sont datés du début de soirée du 30 septembre 2019 (19h44 à 19h55) et de la première partie de nuit du 1er octobre 2019 (20h08



Figure 2.
Enregistreur automatique Passive Recorder (TeensyRecorders)

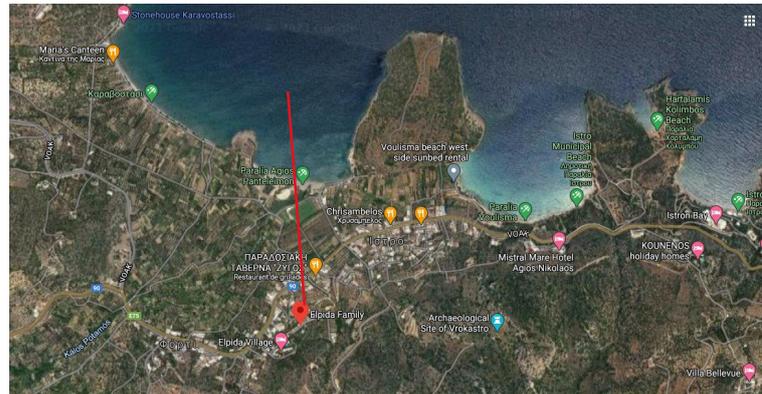


Figure 3.
Photo satellite (Google Maps) de l'emplacement du site d'enregistrements.

à 23h59). Ils proviennent de Elpida Village (X = 35.121392553390294 ; Y = 25.73381641305646), Istroon Kamo Chorio, sur l'arrière littoral du nord-est de la Crète (Figures 1 et 3). L'habitat inventorié est de type péri urbain semi boisé, la station d'écoute incluant, en bordure d'immeubles, un contexte de haies arbustives, d'arbres et de buissons épars sur zones herbeuses sèches (Figures 4 et 5) ; la mer est distante de 600 mètres, l'altitude est de 60 m environ.

Analyses acoustiques

L'analyse auditive et informatique des séquences sonores correspond à la méthode d'écologie acoustique (BARATAUD 2020).

Analyse auditive

Les critères pris en compte sont :

- pour tous les signaux : la structure (caractéristiques de l'évolution de la fréquence en fonction du temps) : quasi fréquence constante (QFC) pour les signaux dont la largeur de bande est inférieure à 5 kHz ; fréquence modulée (FM) pour les signaux dont la largeur de bande est supérieure à 5 kHz ; FM aplanie (FM/QFC ou FM apl) pour les signaux combinant les deux structures précédentes ;



Figure 4.
Photo satellite (Google Maps) du contexte paysager des enregistrements.

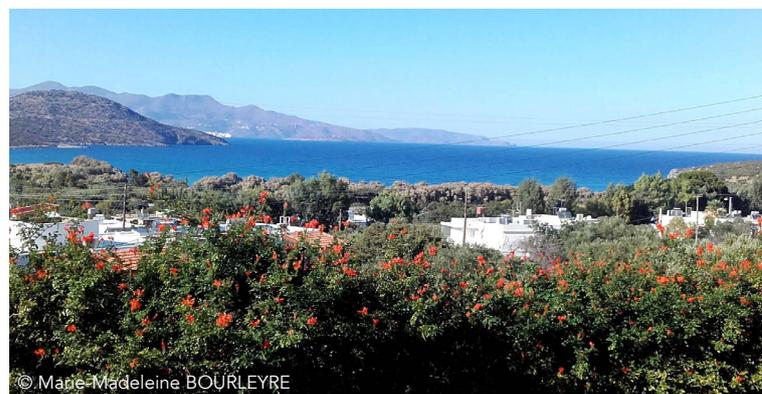


Figure 5.
Vue du contexte paysager depuis le point d'écoute.

- pour les signaux FM : le timbre (type de sonorité appréciable en expansion de temps $\times 10$: sifflée, nasillarde ou miaulée) ; la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible).

La séquence complète est appréhendée pour juger d'une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence), mise en relation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux ; ceci permet de déduire le comportement de l'individu (type d'activité, environnement de vol, interactions sociales), paramètre essentiel dans le processus d'identification de l'espèce (BARATAUD, 2020).

Analyse informatique (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik ABTM)

Pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la durée totale du signal, la fréquence initiale (FI) et la fréquence terminale (FT) du fondamental, la largeur de la bande (LB) des fréquences balayées, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental. Pour les signaux en fréquence modulée (FM), la durée, la LB et la FT sont mesurées sur spectrogramme (fenêtre FFT de 512 points, type Hanning). La FME est définie comme la fréquence concentrant le plus d'énergie d'après l'analyse de densité spectrale (fenêtre FFT de 512 points) sur la durée totale du signal.

Les mesures de FI des signaux QFC sont réalisées grâce à la densité spectrale avec une fenêtre FFT de 256 points (BARATAUD, 2020). Afin de limiter l'atténuation sur les hautes fréquences et la distorsion fréquentielle due à l'effet Doppler, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possibles (mais non saturés), afin d'obtenir des mesures précises de largeur de bande, de durée et de FME.

Pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) sont éventuellement précisées par la mesure de la durée de chaque intervalle (signal compris, en ms).

Une grande majorité des séquences attribuables à *P. kuhlii* a pu être identifiée de façon certaine grâce à la présence d'une courte FM descendante en fin de partie QFC (considérée comme typique de *P. kuhlii*) et grâce à la présence de cris sociaux typiques de cette espèce (BARATAUD, 2020 ; MIDDLETON et al., 2014 ; RUSSO & JONES, 1999), dont la synchronisation temporelle et l'intensité relative certifiaient qu'ils étaient émis par l'auteur des signaux sonar analysés (**Séquence 1**).

Résultats et commentaires

Sur les 104 enregistrements analysés, *Pipistrellus kuhlii* est largement dominante (102 séquences) ; *Tadarida teniotis* (4 séquences) et *Miniopterus schreibersii* (2 séquences) sont anecdotiques.

La classification spécifique des signaux a été réalisée dans un premier temps par analogie avec les valeurs de référence étudiées en Europe occidentale (**Tableau 1 ; Figures 6, 7, 9 et 10**).

Puis le résultat a été comparé aux valeurs publiées par les auteurs ayant travaillé en Crête. Si *T. teniotis* et *M. schreibersii* ne posent pas de problèmes de correspondance, le cas de *P. kuhlii* présente une légère distorsion entre nos mesures et celles de GEORGIAKAKIS (2009) et de KAFKALETOU DIEZ (2017). Des échanges directs avec ces deux auteurs ont permis de mieux appréhender leurs conditions d'enregistrements : la plupart de ces derniers ont été réalisés sur de courtes distances, après le relâcher d'individus

capturés ; ces circonstances génèrent des fréquences du maximum d'énergie plus hautes et des largeurs de bande plus grandes que celles attendues en vol naturel dans des milieux semi ouverts à ouverts (cas de nos enregistrements). Ainsi les gammes de FME et LB plus hautes chez *H. savii* et *P. kuhlii* dans les résultats de ces deux études, s'expliquent très certainement par la méthode utilisée ; il est donc probable que les signaux sonar de ces deux espèces en Crête ne diffèrent pas, ou diffèrent très peu, de ceux rencontrés en Europe occidentale. Les valeurs fréquentielles des signaux de *P. kuhlii* légèrement plus élevées en Crête qu'en France (**Tableau 1**), relèvent d'un échantillonnage plus faible des signaux QFC en Crête.

Signaux sonar de *P. kuhlii*

Dans nos enregistrements de 2019, trois séquences ne présentent aucun critère (FM aplaniée avec courte FM terminale ; cris sociaux typiques) permettant de confirmer *P. kuhlii* de façon certaine ; ce

Tableau 1.

Mesures de signaux effectuées pour *P. kuhlii* en Crête dans la présente étude, en France (BARATAUD, 2020), et pour *P. maderensis* aux Canaries (BARATAUD et al., 2020).

Signaux FM aplaniée & QFC (sonar)	n. signaux (séq.)	Durée intervalles (ms)		Durée signaux (ms)		Fréquence initiale (kHz)		Fréquence terminale (kHz)		Largeur de bande (kHz)		Fréq. max. énergie (kHz)	
		Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (Crête)	55 (17)	155,5	58,3	7,3	1,9	58,1	15,1	39,6	2,0	18,5	14,0	40,3	2,4
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (France)	33 (5)	170,3	77,9	7,7	2,3	52,7	16,5	36,8	2,2	15,9	15,4	38,2	2,4
<i>P. maderensis</i> (Canaries)	78 (22)	163,5	78,9	5,9	1,0	68,8	13,0	43,0	2,4	25,8	12,5	44,1	2,3
Signaux FM sigmoïde (sonar et social)	n. signaux (séq.)	Durée intervalles (ms)		Durée signaux (ms)		Fréquence initiale (kHz)		Fréquence terminale (kHz)		Largeur de bande (kHz)		Fréq. max. énergie (kHz)	
		Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (Crête ; sonar-social)	52 (17)	183,1	102,5	6,1	1,5	70,9	11,7	28,7	4,3	42,2	11,2	39,4	4,2
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (France ; sonar-social)	33 (5)	113,2	57,5	5,5	1,3	71,2	24,8	27,0	4,0	44,2	21,8	40,6	4,3
<i>P. maderensis</i> (Canaries ; sonar)	97 (24)	148,0	78,6	4,5	0,8	89,9	14,2	37,4	4,3	52,5	11,4	48,8	4,7

sont pour l'essentiel des séquences en milieu ouvert avec des signaux QFC. Elles autorisent un doute avec les gammes de valeurs de *Hypsugo savii* annoncées en Crête par GEORGIAKAKIS (2009) et KAFKALETOU DIEZ (2017), et sont par conséquent symbolisées séparément sur les **Figures 6 et 7**. Mais l'examen de leur distribution par rapport à celles de *P. kuhlii* (aussi bien nos valeurs d'Europe occidentale que nos enregistrements en Crête), montre que ces signaux sont en parfaite cohérence avec cette espèce, complétant logiquement sa distribution pour les comportements en milieu ouvert. La probabilité qu'ils appartiennent à *Hypsugo savii* est donc très faible.

En plus des structures de signaux classiques (QFC et FM aplanie) émises par *P. kuhlii*, de nombreuses séquences (59 %) contiennent des signaux FM de forme sigmoïde (**Figure 8**). Sur la plupart de ces séquences, le déterminisme social (au moins partiellement : une fonction mixte sonar-social est probable) de ces signaux est supposé par leur association avec des trilles dont la fonction de communication est avérée (RUSSO & JONES, 1999). Mais

sur au moins six séquences, ces signaux FM sigmoïde sont utilisés de façon incontestable en mode sonar exclusif, avec une succession classique : phases de croisière, puis d'approche, puis de capture (**Séquence 2**).

Les caractéristiques mesurées sur ces signaux FM sigmoïde (**Figures 9 et 10**) sont très semblables à celles décrites en France (BELLION, 2019) ; les FME et FT sont par contre inférieures à celles rencontrées chez *P. maderensis* (issue de *P. kuhlii* mais soumise à une dérive génétique, morphologique et acoustique, due à l'isolement insulaire) aux Canaries (BARATAUD et al., 2020).

Cris sociaux de *P. kuhlii*

Sur les 102 séquences où *P. kuhlii* apparaît, 57 % contiennent des émissions à caractère social en plus des signaux sonar.

Les signaux FM sigmoïde assimilables à un comportement social (plusieurs individus en contact, présence de trilles, absence de phases d'approche et de capture) sont très semblables à ceux rencontrés en France (BELLION, 2019). Ces émissions, très rares

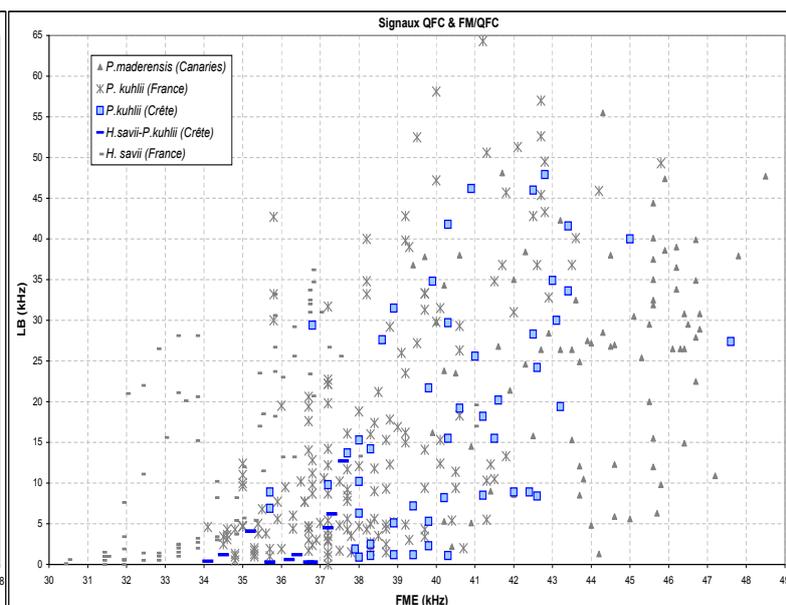
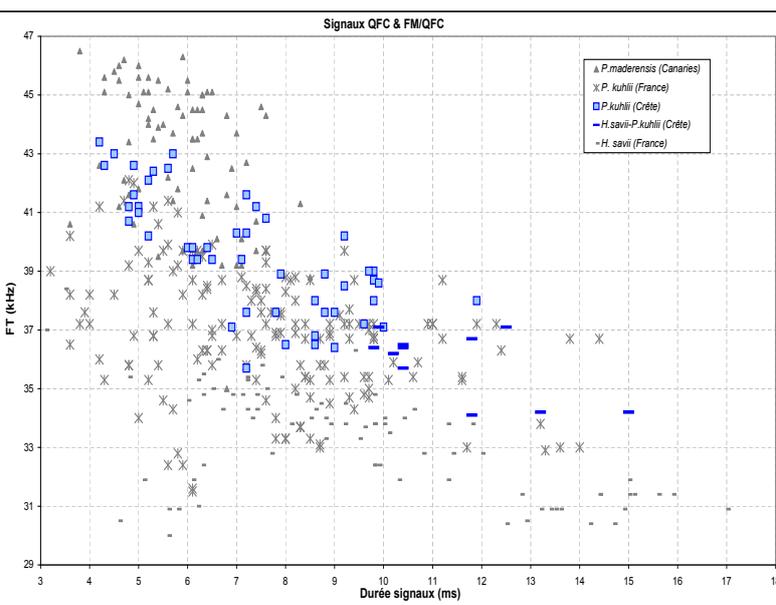


Figure 6 (à gauche) et 7 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 6 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 7 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant les distributions comparées des valeurs mesurées sur les signaux QFC et FM aplanie de *P. kuhlii* en Crête, en France (d'après BARATAUD, 2020) et de *P. maderensis* aux Canaries (d'après BARATAUD et al., 2020), et de *H. savii* en France (d'après BARATAUD, 2020).

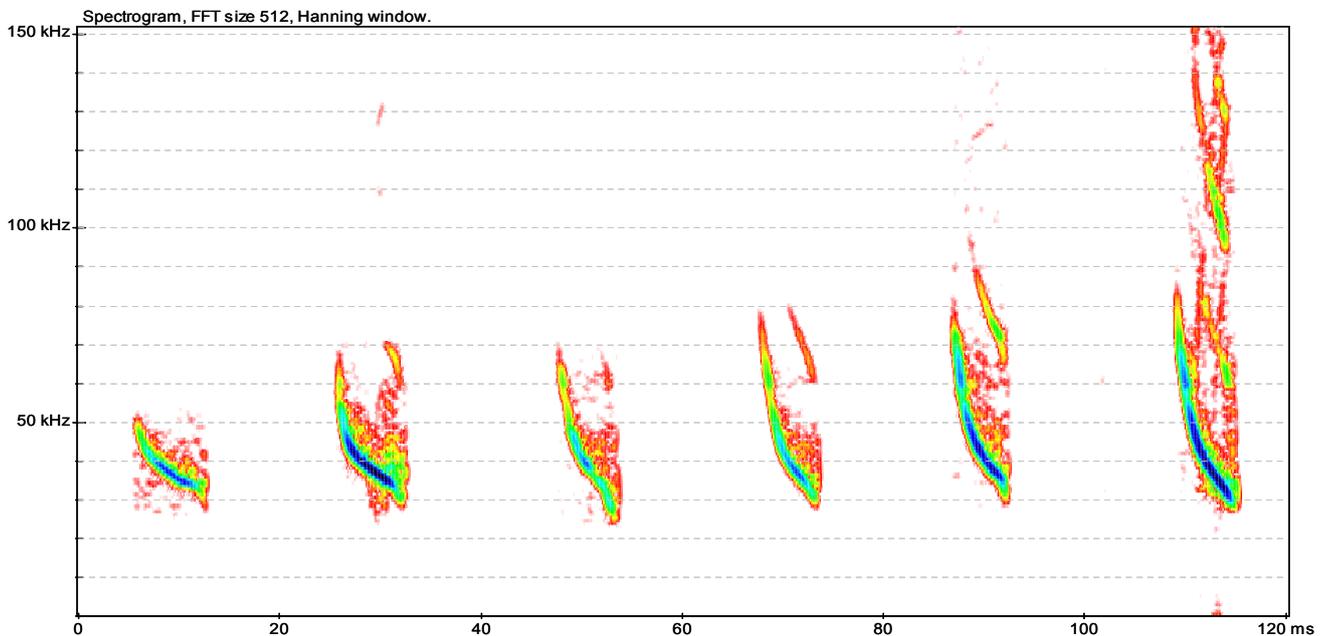


Figure 8. Spectrogrammes compilés (issus de différentes séquences ; les intervalles réels ne sont pas respectés) de signaux de structure FM sigmoïde émis par *P. kuhlii* en Crète.

dans la première heure d'activité (entre 19h44 et 20h45), deviennent dominantes à partir de 21h15, pour devenir quasi exclusives entre 22h30 et 24 h. L'émission de ces FM sigmoïdes est souvent associée à des trilles dont la durée et la FME sont variables, souvent très rapides (Séquence 3). Ces trilles ont généralement des FME (15 à 25 kHz, le plus souvent 23 kHz) supérieures à celles

relevées chez *P. kuhlii* en France (14 à 17 kHz), et les accents qui les composent se succèdent plus rapidement. Ainsi, l'hypothèse qu'en cas d'isolement des populations en contexte insulaire, les cris sociaux (contrairement aux signaux sonar) subissent une dérive faible à nulle (Russo *et al.*, 2009), est non vérifiée dans ce cas. Parfois plusieurs individus de *P. kuhlii* sont présents, et émettent des FM sigmoïdes

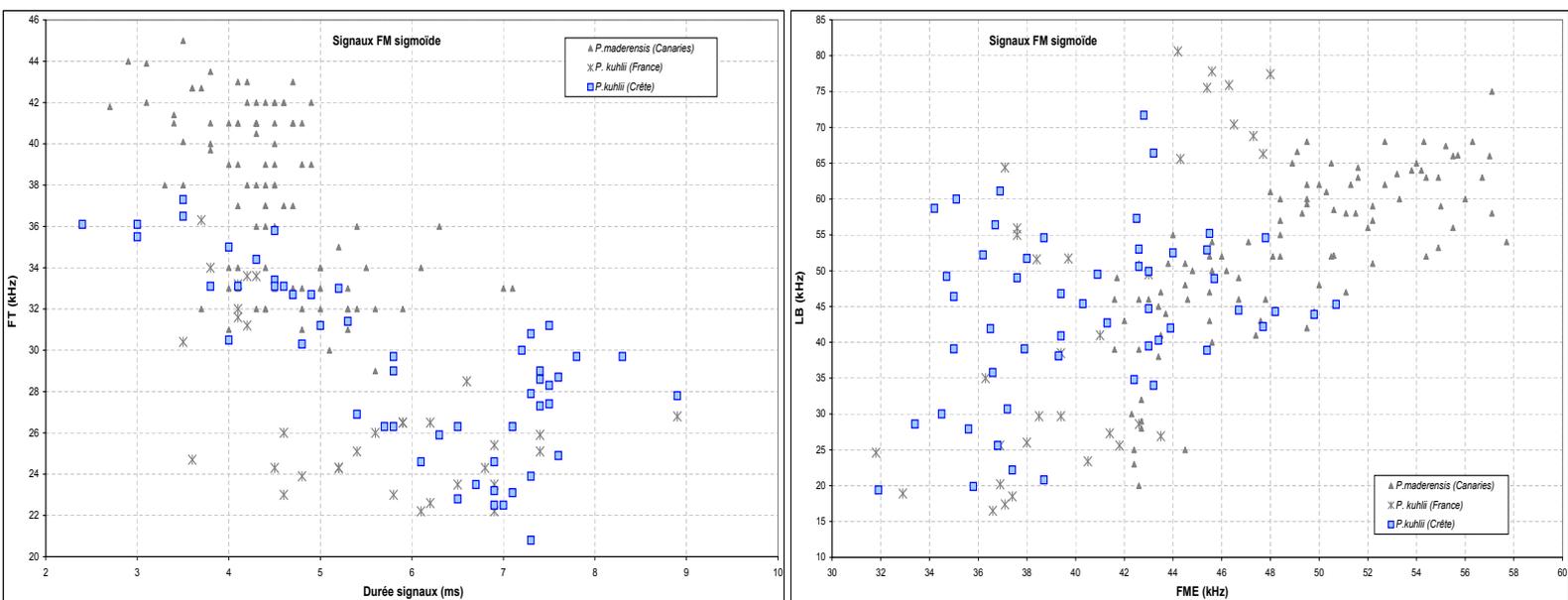


Figure 9 (à gauche) et 10 (à droite). Graphiques bivariés (Fig. 6 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 7 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant les distributions comparées des valeurs mesurées sur les signaux FM sigmoïde de *P. kuhlii* en Crète, en France (d'après BARATAUD, 2020) et de *P. maderensis* aux Canaries (d'après BARATAUD *et al.*, 2020).

Sons à télécharger (format wave standart, expansion de temps x 10) :

1_P-kuhlii_FMapl&sig+trille_2019-10-01_20h10'29_J-D-Vrignault

2_P-kuhlii_FMsig&capt_2019-10-01_22h48'35_J-D-Vrignault

3_P-kuhlii_FMsig+trille&FMapl_2019-10-01_22h26'29_J-D-Vrignault

4_P-kuhlii_QFC&FMapl_FMsig+trille_2019-10-01_21h16'21_J-D-Vrignault

5_P-kuhlii_FMsig+cri-soc3types_2019-10-01_22h42'28_J-D-Vrignault

(avec trilles sociales), sans changement de rythme ; ce comportement peut correspondre à un balisage territorial, ce que semblent indiquer le rythme sonar lent et irrégulier typique d'une localisation passive d'obstacles, et l'égrènement assez régulier des trilles (**Séquence 4**).

La variabilité des cris sociaux est forte. La **séquence 5** illustre trois types d'émissions produites à faible intervalle par un même individu : une trille assez lente à deux accents (assez proche – bien que plus aiguë – de celles rencontrées en Europe occidentale) ; un cri simple FM descendante ; une trille rapide à quatre accents, qui est la plus fréquemment notée dans nos enregistrements.

Conclusion

La Pipistrelle de Kuhl montre une grande plasticité acoustique sur l'ensemble de son aire de répartition. Le cas de la Crête conforte l'hypothèse qu'un isolement insulaire entraînerait chez cette espèce la pratique de signaux sonar de structure FM sigmoïde, ces derniers étant un dérivé de la structure typique pratiquée partout : la FM aplanie avec courte FM terminale (ou FM-QFC-FM).

Sur le continent, ces signaux FM sigmoïde existent aussi, mais ils sont connus uniquement dans un contexte exclusif d'interactions sociales (une utilisation secondaire pour la localisation spatiale est probable, mais aucun cas de phase

d'approche en FM sigmoïde débouchant sur une phase de capture n'est recensé).

En milieu insulaire, l'utilisation de la FM sigmoïde en mode sonar pour l'activité de chasse est peut-être facilitée par la faible représentativité voire l'absence des espèces spécialistes exclusives de la FM (genres *Myotis* et *Plecotus*). La structure FM est mieux adaptée à la localisation spatiale en milieu encombrés. Cette extension de niche acoustique chez *P. kuhlii* (facilitée par la plasticité structurelle de ses émissions acoustiques, et par une forte dynamique de ses populations, augmentant la compétition intraspécifique) pourrait témoigner d'une extension des types d'habitats et/ou des comportements de chasse. Une étude étendue aux autres îles éloignées des continents, présentes dans l'aire de répartition de *P. kuhlii*, pourrait apporter des éléments éclairants.

Remerciements

Nous remercions vivement Panagiotis Georgiakakis (<https://www.researchgate.net/profile/Panagiotis-Georgiakakis/research>), et Artemis Kafkaletou Diez (<https://www.researchgate.net/search.Search.html?type=publication&query=Artemis%20Kafkaletou%20Diez>), de l'université de Crête, pour la transmission de leurs thèses de doctorat et leurs commentaires sur la méthodologie employée dans leurs études. Merci à Christian Maliverney (<https://christian.maliverney.fr/>) et Pascal Bellion pour leurs photos de *P. kuhlii*.

Bibliographie

BARATAUD, J., Y. BAS & M. BARATAUD. 2020. Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries). *Plume de Naturalistes* 4 : 1-26. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/articles-et-essais/>

BARATAUD, M. 2020. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse.* 4e édition augmentée. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 360 p. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=13

BELLION, L. 2019. « Kuhl-de-sac » ? Des signaux atypiques de type sonar-social chez *Pipistrellus kuhlii*. *Plume de Naturalistes* 3 : 163-166. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/articles-et-essais/>

BENDA, P., P. GEORGIAKAKIS, C. DIETZ, V. HANÁK, K. GALANAKI, V. MARKANTONATOU, A. CHUDÁRKOVÁ, P. HULVA & I. HORÁČEK. 2009. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 7. The bat fauna of Crete, Greece. *Acta Soc. Zool. Bohem.* 72: 105–190.

GEORGIAKAKIS, P., 2009. Geographical and Elevational Distribution, Acoustic Identification and Ecology of Cretan Bats. PhD Dissertation. University of Crete.

GEORGIAKAKIS, P. & D. RUSSO. 2012. The Distinctive Structure of Social Calls by Hanák's Dwarf Bat *Pipistrellus hanaki*. *Acta chiropterologica* 14(1): 167-174.

GEORGIAKAKIS, P., VASILAKOPOULOS, M. MYLONAS & D. RUSSO. 2010. Bat species

richness and activity over an elevation gradient in Mediterranean shrublands of Crete. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy* (n.s.) 21(1): 43-56.

HANÁK, V., P. BENDA, M. RUEDI, I. HORÁČEK & T.S. SOFIANIDOU. 2001. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean. Part 2. New records and review of distribution of bats in Greece. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 65: 279–346.

KAFKALETOU DIEZ A.G.G. 2017. Geographical variation in the echolocation calls of bats in Greece. Master (MSc) Thesis. University of Crete. 212 p.

MIDDLETON, N., A. FROUD & K. FRENCH. 2014. Social calls of the bats of Britain and Ireland. Pelagic Publishing, Exeter. 176 p.

MONTMOLLIN DE, B. & G.A. IATROU. 1995. Connaissance et conservation de la flore de l'île de Crète. *Ecologia mediterranea* XXI(1/2) : 173-184. https://www.persee.fr/doc/ecmed_0153-8756_1995_num_21_1_1765

PAPADATOU, E, R.K. BUTLIN & J.D. ALTRINGHAM. 2008. Identification of bat species in Greece from their echolocation calls. *Acta chiropterologica* 10(1): 127-143.

RUSSO, D. & G. JONES. 1999. The social calls of Kuhl's pipistrelles *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819): structure and variation (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool. London* 249: 476-481.

RUSSO, D., S. TEIXEIRA, L. CISTRONE, J. JESUS, D. TEIXEIRA, T. FREITAS & G. JONES. 2009. Social calls are subject to stabilizing selection in insular bats. *Journal of Biogeography* 36, 2212–2221.



Pipistrellus kuhlii
© Christian MALVERNEY



© Marie-Madeleine BOURLEYRE

Pour citer cet article :

VRIGNAULT, J-D. & BARATAUD, M. 2021.

Comportement acoustique de
Pipistrellus kuhlii sur l'île de Crète
(Grèce) ; utilisation de la FM sigmoïde
en action de chasse.

Plume de Naturalistes 5 : 129-138.

ISSN 2607-0510

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

C'est quoi, le bois de haute valeur ?

Par **Hans KREUSLER**
(hans.kreusler@orange.fr)

Ndlr : Hans Kreuzler, technicien forestier indépendant, membre de l'ANATEF (<https://www.anatef.org/cest-quoi-anatef/>), est un des pionniers de la gestion en futaie irrégulière en Limousin, qu'il s'efforce de promouvoir depuis des décennies par l'exemple d'abord, mais aussi par le discours. Il est membre du conseil scientifique du Conservatoire des Espaces Naturels du Limousin depuis 1999, et collabore au choix de sites d'études sur l'écologie des chiroptères forestiers.

Que vaut un arbre ?

La valeur commerciale d'un arbre «sur pied» correspond au prix potentiel de vente. Donc la valeur du bois moins les dépenses pour sa mobilisation. Bien entendu la valeur d'un arbre peut reposer sur d'autres critères que sa valeur du marché. On peut imaginer une longue liste de critères de valeur : esthétique, sentimental, fonctionnel, biologique, etc. Mais nous allons dans le cadre présent approcher la question sous son aspect de matière première.

Dans la logique où la gestion forestière se justifie par le besoin de récolter du bois, nous pouvons en déduire la valeur du bois, soumise au jeu de l'offre et la demande. L'offre est corrélée à la rareté, la demande au besoin. La gestion forestière intervient sur l'offre, mais elle est tributaire de la demande. La grande durée nécessaire pour produire du bois rend très difficile l'adaptation de l'offre à la demande. Ce n'est pas parce qu'on met plus de bois sur le marché, que les arbres poussent plus vite ! Et même si l'on plantait plus de surfaces en forêt, le bois ne serait disponible que plusieurs décennies plus tard. Une demande accrue entraîne une



augmentation du prix. Une meilleure rémunération incite à mobiliser plus de bois. Puisqu'on ne peut pas augmenter la vitesse de croissance des arbres, soit on coupe des arbres que l'on n'aurait pas coupés à prix moindre, soit on dévie le flux du bois de sa destination première vers une autre plus rémunératrice. Une autre façon d'intervenir sur la mobilisation des bois est d'augmenter les moyens de mobilisation (mécanisation, infrastructure des forêts). Elle nécessite un certain temps et beaucoup d'investissements, mais elle est très efficace. Elle finit par modifier l'offre.

Le prix d'un arbre dépend donc d'abord du contexte conjoncturel au moment de sa vente. Tant qu'un arbre n'est pas vendu, toute référence à sa valeur de marché reste spéculative. Non seulement il peut être victime par exemple d'une tempête ou d'un parasite, mais le marché peut aussi s'effondrer pour toutes sortes de raisons externes à la forêt.

La gestion forestière doit tenter de réduire les dommages de la récolte de bois sur la forêt. Elle intervient d'une part sur la façon de récolter (exploitation), et d'autre part sur la composition et la structure de la forêt. Il s'agit de favoriser des arbres qui correspondent mieux aux besoins de l'Homme. D'une façon simpliste, en éliminant tous les concurrents des arbres correspondant à la demande du marché, le gestionnaire optimiserait la production de valeur de la forêt. La réalité est bien plus complexe : la demande du marché des bois évolue sans cesse. La longue durée nécessaire pour produire la matière rend la méthode aléatoire. Il y a de nombreux exemples qui en témoignent : les chênaies créées sous Colbert pour assurer les besoins de la marine, sont arrivées à maturité quand les navires se construisaient en acier ; de vastes plantations de bois destinées à étayer les mines de charbon sont devenues exploitables quand ces dernières ont fermé.



© M. Barataud

Futaie Colbert en forêt de Tronçais (Allier)

Pour simplifier la question, nous pouvons retenir deux stratégies diamétralement opposées pour répondre à ce dilemme.

La stratégie orientée vers une production industrielle, tente de simplifier autant que possible l'écosystème forestier, en réduisant la production de bois à une seule essence et la structure à une plantation homogène. Nous pouvons appeler cette forêt «industrielle», car elle est formatée pour répondre par simplicité, rapidité et homogénéité à une demande de la grande industrie du bois. Il faut tout de même faire pousser ces champs d'arbres pendant plusieurs dizaines d'années avant de ne pouvoir les récolter généralement par coupe rase, puis reboiser après par plantations similaires. L'objectif visé n'est pas la production de bois de grande valeur, mais de bois bien adaptés au besoin industriel, une grande quantité de bois similaires, pas trop gros, bien droits et sans défauts, facilement mobilisables. La «forêt» industrielle prend en compte les conditions environnementales seulement

pour minimiser les attaques parasitaires et carences pédologiques, et réduire ainsi les risques productifs et financiers. Les aspects de biodiversité, paysagers ou climatiques ne sont pris en compte que lorsqu'ils ne contraignent pas la bonne fin de l'investissement.

La stratégie développée pour la forêt à couvert continu diffère profondément : elle souhaite la complexité structurelle de la forêt, autant par le mélange d'un grand nombre d'essences, que par la cohabitation de plusieurs classes d'âges. Cette stratégie repose sur un fort niveau de naturalité. La plupart des processus de reboisement et de formation des bois se déroulent spontanément ; le rôle du gestionnaire est surtout sélectif, en favorisant telle proposition spontanée du peuplement, et en rejetant telle autre. Cette stratégie ne vise pas la coupe rase de la forêt, mais la récolte progressive d'arbres de qualités, d'essences et d'âges divers, tout en favorisant la régénération continue surtout par semis naturels, mais



Plantation industrielle de Douglas (Ambazac, Haute-Vienne)

© M. Barataud

aussi au besoin par plantation ponctuelle. Cette méthode peut faire peur de par sa complexité. Mais elle produit à peu près le même volume de bois que la forêt industrielle. La production est différente : elle génère des produits très variés. Même si elle offre des bois adaptés à la grande industrie, elle produit aussi des bois plus rares : des essences adaptées à des marchés de niches et des bois de très grande valeur potentielle. Cette stratégie prend spontanément en compte des aspects environnementaux. La cohabitation de multiples essences et âges est mieux adaptée au développement d'une forte biodiversité ; la continuité du couvert préserve le paysage ; la structure de longue durée et la présence de vieux arbres favorisent le stockage de carbone. Les priorités de la forêt restante, par rapport aux bois récoltés, focalisent les préoccupations du gestionnaire sur une exploitation soignée.

En forêt industrielle, la production de valeur est calculée sur la durée de rotation

la plus réduite possible entre reboisement et coupe définitive, et la mise en vente de lots de bois homogènes et bien adaptés à une industrie robotisée. La forêt continue compte sur une production permanente, régulière, adaptée à un réseau d'utilisateurs de bois aussi diversifié que les catégories de bois exploités.

Chaque utilisation de bois exige certains critères quant à l'essence, la rectitude, le diamètre, la fraîcheur, la couleur, la branchaison, la largeur et la régularité des cernes, la présence et la largeur de bois de cœur (duramen), la décroissance (cylindricité), la longueur du tronc, l'absence de fentes, pourritures, coloration, galeries d'insectes... La liste est longue. Certains emplois demandent une essence particulière, d'autres sont plus tolérants. La plupart des utilisations exigent un diamètre minimal, mais la plupart des industries ne peuvent pas travailler des troncs trop gros non plus : chaque industrie de transformation de bois publie un cahier des charges qui précise les critères des bois dont elle a



Futaie résineuse, en cours de conversion vers la mixité et l'irrégularité (Mercoeur, Corrèze)

besoin. Chaque catégorie correspond à un prix. Le gestionnaire de la forêt fait donc en sorte que les arbres à exploiter trouvent l'utilisation la plus rémunératrice. Les différentes catégories évoluent avec le temps, certaines disparaissent, de nouvelles émergent, mais dans l'ensemble il y a une bonne stabilité. Le forestier dit que «la qualité trouve toujours acquéreur». Et pourtant, la forêt idéale aux yeux de l'utilisateur n'est jamais celle qui pousse aux alentours. Cela ne peut pas être autrement, car les critères de l'utilisateur sont immédiats, et les critères du gestionnaire sont dans le long terme. Durant toute sa vie, l'arbre grossit d'un cerne chaque année. Et le cerne qui s'ajoute, aux yeux de l'utilisateur, est de la même catégorie que celle que l'arbre représente : «le bois pousse sur le bois». Pour le dire autrement, l'accroissement d'un arbre de qualité «menuiserie» sera du bois de menuiserie, et l'accroissement d'un arbre de qualité «bois de chauffage» sera du bois de chauffage. Le gestionnaire souhaite donc enlever les arbres qui

correspondent aux catégories moins rémunératrices, au profit des arbres aux catégories plus rémunératrices. Ainsi l'accroissement de bois de valeur augmente dans la forêt. Bien entendu, avant qu'un arbre ne produise du bois de qualité menuiserie, il appartient dans sa jeunesse à des catégories inférieures. Même sans défaut, si un tronc n'a pas la grosseur requise, il ne peut pas être employé pour des utilisations exigeantes. Il y a des catégories de bois de grande valeur (menuiserie, ébénisterie par exemple), qui nécessitent des arbres âgés et sans défauts. Plus ils sont âgés, plus ils sont gros. Face à un tel arbre monumental, on est tenté de se remémorer tous les faits de l'histoire qui se sont déroulés durant sa longue vie. Combien de républiques, combien de guerres, de tempêtes et de sécheresses ? Un vieil arbre a eu de nombreuses occasions de périr, de se faire abattre ou de brûler. Un vieil arbre est toujours un miraculé. Un vieil arbre dont le bois est entier, sans cicatrice, sans pourriture et sans fente sera toujours une



© M. Barataud

La sylviculture industrielle passe par la coupe rase (Saint-Priest-Palus, Creuse)

rareté. Combien de gestionnaires l'ont « mis en réserve », l'ont protégé tout au long de sa vie ? Il n'est pas facile de définir le moment opportun pour récolter un tel arbre.

Contrairement à une idée reçue, même les très vieux arbres continuent à croître. Chaque année un nouveau cerne ; pendant très longtemps donc, l'accroissement total augmente encore d'année en année. La réduction de la largeur des cernes intervient beaucoup plus tard que l'on ne le pense, et elle reste encore très longtemps compensée par la surface de bois grandissante à couvrir. C'est seulement en phase de sénescence réelle, quand la surface foliaire diminue, que l'accroissement baisse ; cette phase sénescence est rarement atteinte dans nos forêts, sauf perturbation (pathologie, climat...). Si un vieil arbre représente donc une valeur commerciale instantanée

importante, en continuant à croître il continue à capitaliser de la valeur (lors d'un séjour en Allemagne avec des collègues, nous avons comparé deux stations ne différant que par l'âge du peuplement : 180 versus 240 ans ; les calculs montraient un doublement du prix de vente au terme du dernier quart de vie sur la deuxième station !). Un vieil arbre est aussi porteur d'autres grandes valeurs : écologique, esthétique, culturelle... Cela ne facilite pas la décision. C'est pourquoi l'idée de ne pas se focaliser sur le prix de la production, mais sur le remplacement, me semble importante : on ne peut récolter que lorsque le remplacement est assuré.

Le prix du marché d'un arbre rare, aux qualités de bois exceptionnelles doit être élevé, c'est compréhensible. Ce prix rémunère toute la chaîne de gestionnaires. Cette situation se heurte souvent à une



© M. Barataud

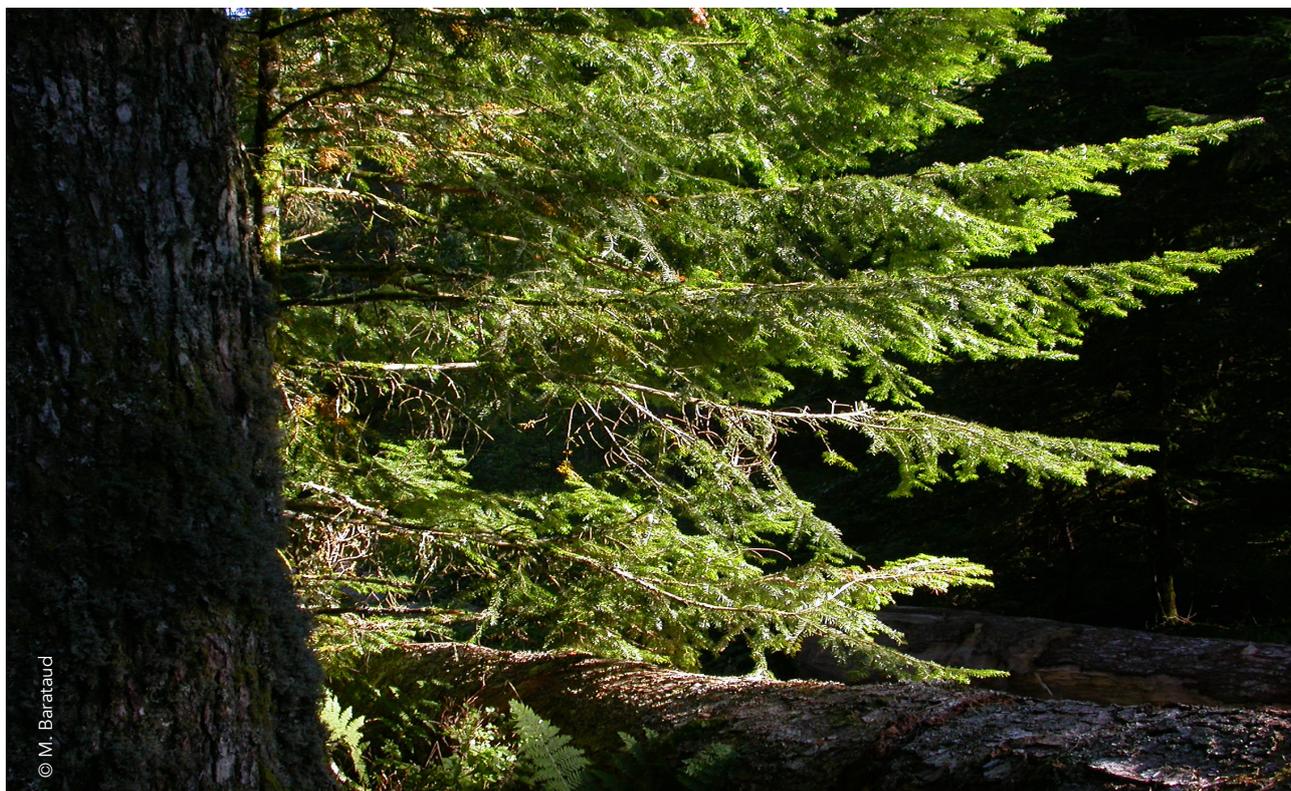
Futaie irrégulière feuillue (Peyrelevade, Corrèze).

incompréhension. Celui qui prend la décision de le vendre, n'a pas « mérité » du prix élevé. Pour justifier ce prix, il faudrait penser plutôt « valeur de remplacement » que « valeur de production ». Comme nous avons convenu que la gestion forestière est surtout l'action qui maintient intacte la biodiversité et la productivité de l'écosystème, la gestion continue d'un contexte propice au remplacement, autour d'arbres à grandes valeurs potentielles est une condition nécessaire pour pouvoir les récolter un jour à maturité. Que l'on ne puisse récolter un arbre en pleine maturité seulement si on ne l'a pas coupé plus jeune est une vérité de La Palice. Et pourtant : dans la réalité forestière beaucoup de jeunes arbres pleins d'avenir sont exploités bien avant leur maturité !

En futaie régulière, c'est la maturité du peuplement qui déclenche la récolte de l'ensemble. Cette maturité est souvent discutable : la valeur de récolte constitue un pari, entre son augmentation possible

grâce à la croissance à venir, et le risque de perte du capital accumulé à cause d'une catastrophe (tempête, dépérissement, effondrement du marché des bois). Ce raisonnement est synthétisé dans le calcul du « TIR » (taux interne de rentabilité), qui applique un calcul du taux de placement financier au peuplement. Ce concept bancaire est de nature totalement étrangère à l'écosystème forestier vivant. Il met en avant un raisonnement financier qui est d'apparence neutre, et permet de comparer l'investissement forestier avec n'importe quel autre investissement, qu'il soit boursier, immobilier ou tout autre produit financier. Il justifie alors des aberrations écologiques de gestion forestière, car il fait l'impasse sur l'évolution à long terme telle que la fertilité des sols, la richesse en biodiversité, sans parler de valeurs plus poétiques comme le paysage ou la beauté.

En futaie irrégulière, la décision de récolter est prise individuellement pour



© M. Barataud

Tout près des troncs exploités, la relève assurée... (Le Falgoux, Cantal)

chaque arbre. Il est donc logiquement plus facile d'amener un arbre exceptionnel à un niveau de maturité bien plus avancé. Mais combien de fois lors d'un martelage sélectif dans la parcelle l'arbre n'a-t-il pas été scruté et son exploitation envisagée ? S'il a survécu à tant d'examens, à tant de changements de gestion, de stratagèmes et conjonctures, à tant de gestionnaires et consignes, on peut affirmer qu'il a sans doute été chanceux, mais aussi qu'il a su charmer les forestiers, qu'il a eu des arguments... Il a eu par ailleurs la chance et/ou la résistance d'échapper à des blessures, des maladies et autres incidents. Un arbre de grande qualité à pleine maturité a résisté pendant de très nombreuses années, souvent des siècles. Il est un monument à la vie, mais aussi à la sagacité des forestiers.

Un arbre ne peut pas produire seul un bois de très grande qualité. Il doit croître dans un écosystème favorable, souvent complexe. C'est la partie visible : le « gainage » des voisins qui apportent ombrage, fraîcheur, ambiance forestière, sans faire trop de concurrence. C'est aussi toute la partie cachée : les connexions racinaires symbiotiques, le cortège des vivants associés. Un arbre de très grande valeur se trouve au bout d'une longue vie, une longue liste d'évènements qui font sa rareté. Le mérite de celui qui le récolte reste tout petit. C'est pourquoi il vaut mieux se référer à la valeur de remplacement qui mesure les efforts à produire pour assurer aux générations à venir la possibilité de récolter à nouveau ce type d'arbres. Le remplacement interdit aussi de clore le dossier avec la récolte. La récolte d'un vieux gros arbre clôt le chapitre de son existence forestière, mais ouvre en même temps un nouveau chapitre qui régénère cet emplacement qui a vécu un très long temps sous l'ombrage et la domination du vieux.

Nous l'aurons compris : le prix du bois représente plus que la cotation d'une matière première. C'est la gestion forestière qui fait la différence entre une exploitation pillarde de type minier et une exploitation durable et responsable. La gestion forestière se rémunère par la différenciation des prix des qualités de bois. De meilleurs prix de vente pour des bois de qualité supérieure justifient la gestion des forêts. Ce n'est pas tant le prix du bois en général qui importe, mais bien la différence faite entre des catégories tout venant et donc nécessitant peu d'efforts de remplacement, et celles dont le remplacement engage une gestion importante. Nous l'aurons compris aussi, la gestion qui s'exprime dans les catégories de bois de haute valeur est aussi la gestion d'un environnement qui assure richesse et durée. La qualité de la gestion des forêts se mesure aux valeurs qui restent après l'exploitation, celles de la relève déjà préparée de longue date, à l'affût de la place et de la lumière, prête à remplacer les arbres récoltés.

Pour citer cet article :

KREUSLER, H. 2020. C'est quoi, le bois de haute valeur ?
Plume de Naturalistes 5 : 139-146.

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

ISSN 2607-0510

Transparence écologique des ouvrages d'art de la LGV Paris-Bordeaux pour les chauves-souris : résultats de cinq années d'études.

Par **Ondine FILIPPI-CODACCIONI** (seise.ofc@gmail.com), **Moea LARTIGAU**, **Pascal TARTARY**, **Emilien JOMAT**, **Anthony LE NOZAHIC**, **Yoann PRIOUL**, **Alice CHÉRON**, **Natacha GRIFFAUT**



Résumé

Le suivi pendant 5 ans d'ouvrages d'art pour l'étude de la transparence écologique de ceux-ci vis à vis des chauves-souris dans le cadre de la mise en service de la LGV Tours-Bordeaux a été mis en place par des associations de protection de la nature et coordonnées par Poitou-Charente Nature. L'étude des données récoltées visait à distinguer s'il existait des différences d'activité ou de richesses spécifiques entre les différents ouvrages d'art à partir d'un échantillonnage adapté, d'identifier et quantifier les variations de ces variables d'intérêt selon les différentes dimensions (section, largeur, longueur) des ouvrages au sein d'un même type (buses, dalots, cadres, portiques, voûtes), et enfin, de déterminer s'il existait un « effet ligne » sur l'activité chiroptérologique dans les ouvrages. Les résultats montrent que presque toutes les espèces utilisent les ouvrages inférieurs, que certaines espèces peuvent traverser tous les types

d'ouvrages comme le Petit rhinolophe et les Oreillard et qu'inversement, les petits ouvrages ne sont utilisés par quelques unes, que les ouvrages aux plus grandes dimensions telles que les voûtes favorisent la fréquentation (estimation via l'activité enregistrée) mais aussi la richesse spécifique. On note que de nouveaux comportements sont apparus après la mise en circulation du TGV. L'effet mise en service semble drastique sur la baisse de fréquentation des abords de l'infrastructure, seules quelques espèces semblent s'y adapter (Grand rhinolophe et Oreillards, qui se contraignent à passer dans des ouvrages plus petits).

Introduction

Les changements d'utilisation des sols sont d'importants facteurs agissant sur la perte de biodiversité dans le monde (MEA, 2005). Les infrastructures linéaires comme les routes et les voies de chemin de fer jouent un rôle particulier dans ce processus et se sont multipliées sur de larges territoires associés au développement de la population humaine (WATTS *et al.*, 2007). Elles sont connues pour avoir un impact négatif sur les espèces et les dynamiques des écosystèmes en modifiant la structure du paysage via l'artificialisation, les changements d'habitats, la dégradation et la fragmentation (TROMBULAK & FRISSEL, 2000). Ceci a pour effet d'affecter la richesse des communautés, leur composition et les interactions entre espèces (FAHRIG, 2003). Les infrastructures linéaires peuvent représenter des barrières à la connectivité (JACKSON & FAHRIG, 2011) et avoir d'importants impacts sur les populations (FAHRIG & RYTWINSKI, 2009). Elles sont aussi connues pour faciliter l'expansion des espèces invasives en tant

que corridors (BROWN *et al.* 2006).

Une des principales manières dont les routes et les voies de chemin de fer peuvent impacter la capacité des animaux à survivre et à se reproduire avec succès réside dans l'empêchement des mouvements entre des ressources limitées (CLARK *et al.*, 2010). Les mouvements des individus ont une importance capitale pour la persistance des populations dans des paysages fragmentés parce qu'ils permettent l'utilisation en routine de différents habitats au sein de leurs domaines vitaux et la circulation des gènes au sein des populations.

Les chauves-souris sont des modèles d'étude intéressants par rapport à d'autres mammifères car elles en diffèrent par bien des aspects dont leur faible taux de reproduction, leur longue espérance de vie et leur grande mobilité (RACEY & ENTWISTLE, 2000). Les populations avec de tels traits d'histoire de vie sont généralement vulnérables à la fragmentation de leurs habitats et à la mortalité associée aux routes (FAHRIG & RYTWINSKI, 2009). De plus, le besoin de ressources d'habitats dispersées dans le paysage pour des besoins écologiques différents (se nourrir, se reproduire, établir la colonie) amène inévitablement les chauves-souris en contact avec les réseaux humains de transport (ABBOTT *et al.*, 2012).

Malgré la richesse en littérature grise et en guides sur les aménagements en rapport avec les chauves-souris et les routes en Europe (BICKMORE, 2003 ; HIGHWAYS AGENCY UK, 2011 ; LIMPENS *et al.*, 2005 ; NATIONAL ROADS AUTHORITY, 2006 ; SÉTRA, 2008), il y a peu de recherches empiriques sur l'impact des routes et encore moins des chemins de fer sur ces animaux. La mortalité des chiroptères a été documentée dans quelques études, de même que l'impact sur l'activité de chasse et sur l'effet du bruit

du trafic sur l'efficacité de leur recherche en nourriture. Peu d'études ont recherché l'impact sur les mouvements au sein des paysages (BACH et al., 2004 ; BOONMAN, 2011 ; KERTH & MELBER, 2009 ; RUSSELL et al., 2008). L'autoroute A20 dans le sud de la Corrèze, semble aussi être une barrière pour le Rhinolophe euryale (BARATAUD et al., 2012). KERTH & MERBER (2009) ont trouvé qu'une autoroute en Allemagne formait une nette barrière au mouvement d'une espèce forestière adaptée aux environnements encombrés, le Murin de Bechstein, qui ne passait pas par-dessus l'autoroute et traversait rarement les passages sous voies, entraînant ainsi des restrictions d'habitats pour la chasse et d'habitats pour les gîtes. En contraste, la Barbastelle d'Europe, espèce adaptée aussi bien à des milieux ouverts (KERTH &

MELBER, 2009) qu'à des lisières forestières, volait de façon régulière au-dessus de la même autoroute entre les habitats ressources qu'elle utilisait. Ces différences furent attribuées à leurs différentes capacités de vol reflétant leurs écologies trophiques. Des conclusions similaires lors d'expériences visant à évaluer la traversée de passages de dimensions différentes sous voies, de plusieurs espèces furent émises (ABBOT et al., 2011). Seuls le Petit rhinolophe, le Murin de Natterer et l'Oreillard roux traversaient les ouvrages étroits de types buses. Toutes les autres espèces (Pipistrelle commune, Pipistrelle pygmée) avaient traversé via le passage large.

Contexte de l'étude

Notre étude se passe dans le contexte de la construction de la Ligne à Grande Vitesse Sud Europe Atlantique (LGV SEA) reliant Tours à Bordeaux (Figure 1).

Dans ce cadre, et en application des arrêtés ministériels et inter-préfectoraux des 24 février et 21 décembre 2012, portant dérogation à l'interdiction de destruction d'espèces et d'habitats d'espèces animales protégées et de destruction d'espèces végétales protégées, le maître d'ouvrage est tenu d'assurer le suivi des mesures environnementales mises en œuvre, ainsi que le suivi des populations et des habitats d'espèces protégées impactées.

Plus spécifiquement, les articles 14.3 et 23 des arrêtés cités prévoient un suivi afin de démontrer la fonctionnalité des ouvrages installés :

« Un suivi devra être appliqué par le pétitionnaire pour démontrer la fonctionnalité des ouvrages installés. [...] En particulier, un suivi de la fonctionnalité des ouvrages de transparence écologique devra être réalisé. Celui-ci devra être réalisé

Figure 1 : Localisation de la LGV Sud Europe Atlantique (Photo : <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5874843>)



tous les ans en phase de construction et pendant les 3 premières années suivant la mise en service de la ligne. Il sera ensuite réalisé tous les cinq ans. »

Le suivi de la transparence des ouvrages pour les chiroptères s'inscrit dans ce contexte réglementaire et fait partie intégrante des propositions formulées dans le cadre de la note méthodologique rédigée par l'ensemble des partenaires inter-régionaux et intitulée «Propositions de suivi des mesures environnementales liées à la construction et à l'exploitation de la LGV-SEA Tours-Bordeaux» (LPO, 2015).

Les objectifs généraux du suivi consistent à mesurer l'efficacité des ouvrages en tant qu'ouvrages de transparence pour les chiroptères en évaluant l'activité chiroptérologique et la richesse spécifique au sein des ouvrages.

Le suivi et l'analyse qui en découlent visent également les objectifs suivants :

- distinguer s'il existe des différences d'activité ou de richesses spécifiques chiroptérologiques entre les différents ouvrages d'art à partir d'un échantillonnage adapté, de la prise en compte de variables environnementales pertinentes et de la mise en service de la ligne ;
- identifier et quantifier les variations de ces variables d'intérêt selon les différentes dimensions (section, largeur, longueur) des ouvrages au sein d'un même type (buses, dalots, cadres, portiques, voûtes) si l'échantillonnage le permet ;
- déterminer s'il existe un « effet ligne » sur l'activité chiroptérologique dans les ouvrages.

Les hypothèses de travail sont les suivantes :

- les ouvrages de transparence mis en place le long de la ligne constituent un des modes de franchissement de

l'infrastructure par les Chiroptères ;

- les typologies d'ouvrage et leur localisation influent sur les capacités de franchissement de l'infrastructure par les Chiroptères ;
- les capacités de franchissement peuvent varier selon les espèces.

Afin de répondre aux objectifs fixés, un protocole spécifique a été élaboré et mis en place à l'échelle des 6 départements impactés par la ligne SEA. L'année 2017 constitue l'année pendant laquelle la mise en service de la ligne a eu lieu (juillet 2017). **Enfin, après les analyses de 2015, 2016, 2017 et 2018, une cinquième analyse vient s'ajouter en 2019. Grâce à la mise en service de la LGV SEA (courant 2017), une comparaison avant/après de l'activité et de la richesse en chiroptères dans les ouvrages a pu être menée, notamment en prenant toutes les années ensemble.**

Poitou-Charentes Nature a assuré la coordination du suivi. La mise en œuvre du protocole sur le terrain a été réalisée par les 6 associations départementales concernées, à savoir : la LPO Touraine, Vienne Nature, Deux-Sèvres Nature Environnement, Charente Nature, Nature Environnement 17 et le Conservatoire d'espaces naturels d'Aquitaine.

Dans le cadre de cette étude et du protocole prévu, la Société SEISE a analysé statistiquement les données récoltées.

Matériel et méthode

Le protocole pour la description des données

Le protocole vise, grâce à un échantillonnage adapté et à la prise en compte de variables environnementales pertinentes à répondre à une question

Tableau 1 :

Répartition des ouvrages d'art en fonction des départements.

Type Ouvrage	Indre et Loire	Vienne	Deux Sèvres	Charente	Charente Maritime	Gironde	Total
Buse					1		1
Cadre	2	2		1	1	1	7
Dalot		1	1	2	1	1	6
Portique					1		1
Voûte	1	1		1	2	1	6
Total	3	4	1	4	6	3	21

globale sur la fonctionnalité des ouvrages de transparence écologique sur la LGV SEA.

Un des premiers buts de l'analyse est de distinguer s'il existe des différences d'activité ou de richesse spécifique chiroptérologique entre les différents ouvrages d'art. Un deuxième objectif est d'identifier et de quantifier la différence de ces variables selon les différentes mensurations des ouvrages au sein d'un même type, si l'échantillonnage le permet. Pour se faire, il a été choisi de placer des enregistreurs à ultrason de type D500 (Pettersson) dans les ouvrages afin d'enregistrer l'activité des chauves-souris. Cette variable sert usuellement d'indicateur d'abondance car quantifier le nombre de chauves-souris est impossible. Des ouvrages ont été choisis le long du tracé de la LGV pour être échantillonnés et le travail a été réparti au sein de différentes structures : Vienne Nature, Deux-Sèvres Nature Environnement, Charente Nature et Nature Environnement 17, pour les ouvrages du Poitou-Charentes, la LPO Touraine pour les ouvrages situés en Indre-et-Loire, et le Conservatoire d'Espaces naturels d'Aquitaine pour les ouvrages de Gironde.

L'échantillonnage se compose de :

- 1 buse (petit canal cylindrique servant à l'écoulement des eaux) ;
- 6 dalots (petit canal dallé rectangulaire servant à l'écoulement des eaux) ;
- 7 cadres (armature pour béton armé de forme rectangulaire) ;
- 1 portique (galerie couverte dont les voûtes ou les plafonds sont supportés par des colonnes, des piliers ou des arcades soutenues par deux rangées de colonnes, ou par un mur et une rangée de colonnes) ;
- 6 voûtes avec la répartition indiquée dans le **Tableau 1**.

Les ouvrages étudiés n'ont pas changé entre 2015 et 2019.

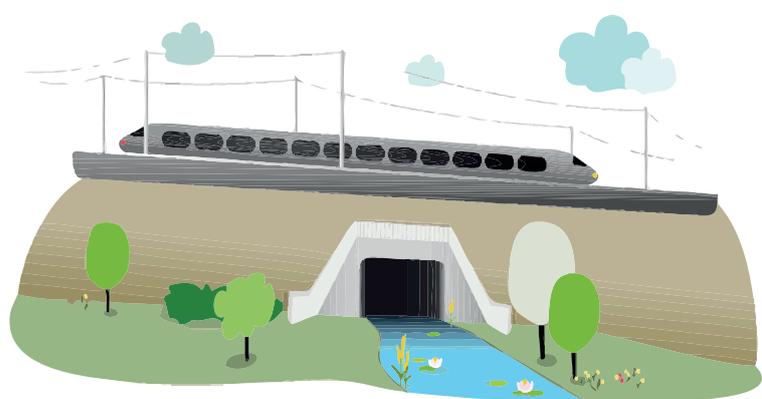


Figure 2.
Schéma d'un dalot (LGV SEA)



Figure 3.
Ouvrages d'art échantillonnés pour les Chiroptères sur la LGV SEA

Les données

Les variables environnementales sont recueillies par Poitou-Charentes Nature et ses associations-membres (Vienne Nature, Deux-Sèvres Nature Environnement, Charente Nature et Nature Environnement 17), ainsi que par le CEN Aquitaine et la LPO Touraine avec la même répartition que ci-dessus.

Elles sont:

- le lieu de l'enregistrement (PK, département, coordonnées XY) ;
- la date de début et de fin de l'enregistrement ;
- la durée de l'enregistrement ;
- la température de la nuit de l'enregistrement (°C) ;
- la vitesse du vent de la nuit de l'enregistrement (km/h) ;
- la pluviométrie de la nuit de l'enregistrement (mm) ;
- la phase de la lune la nuit de l'enregistrement (Dernier quartier, Gibbeuse croissante, Gibbeuse décroissante, Pleine lune, Premier quartier) ;
- la visibilité de la lune la nuit de l'enregistrement (%) ;
- l'heure de lever de la lune de la nuit de l'enregistrement ;
- l'heure de coucher de la lune de la nuit de l'enregistrement ;
- la durée de présence de l'éclairement lunaire de la nuit de l'enregistrement ;
- les habitats dans un rayon de 200m autour des ouvrages, selon la nomenclature VigieChiro ;
- les habitats dans un rayon de 1 km autour des ouvrages sur la base du CorineLandCover (%) ;
- le % de recouvrement en végétation en aval et en amont de l'ouvrage ;
- l'absence ou la présence d'un écoulement d'eau au niveau de l'ouvrage ;

- une description des rives gauches et droites (berges naturelles réaménagées, banquettes faune, banquettes piétons, rien).

Analyse statistique

Des modèles statistiques de type GLM (Generalized Linear Models) prenant en compte le maximum de variables confondantes peuvent être utilisés malgré la faiblesse de l'échantillonnage (faible nombre de réplicats par types d'ouvrage). Un test d'anova sera fait à la suite de ces modèles afin d'attribuer les différences d'activité à la variabilité de types d'ouvrages plutôt qu'à des variables environnementales qui jouent sur l'activité des chauves-souris ou leur diversité.

Les ouvrages d'art de type buse et portique qui ne possèdent qu'un seul réplicat (n=1) ont été regroupés avec d'autres types d'ouvrages proches :

- le portique a été pris en compte avec les cadres ;
- la buse a été prise en compte avec les dalots.

De sorte que trois sortes d'ouvrages sont testés : la voûte (n=6), le dalot (n=7), le cadre (8).

La base de chaque modèle est un comptage (activité en nombre de contacts ou richesse en nombre d'espèces) par nuit, afin de pouvoir y relier les variables météorologiques relevées chaque nuit d'enregistrement et qui sont connues pour faire varier l'activité chiroptérologique (température, vent, pluie, visibilité lune, durée lune, etc.). La variable numéro de session a été préférée à la variable «date de la nuit» car cette dernière variable covarie avec les variables météorologiques et que cette première a un intérêt écologique supérieur puisqu'elle englobe l'information «saison». En effet la première session a eu normalement lieu en juin, pendant la mise

Tableau 2 :

Mensurations des ouvrages d'art (Moyenne, Minimum-Maximum)

Type Ouvrage	Moy de Section_L	Min -Max l	Moy de Hauteur_H	Min -Max H	Moy de Longueur_L	Min -Max L
Buse	2,00	2-2	2,00	2-2	52,00	52-52
Cadre	5,57	3-12	3,87	2-7	43,71	15-104
Dalot	1,90	1-2,5	2,01	1,5-2,5	48,00	12-90
Portique	12,00	12-12	4,00	4-4	31,00	31-31
Voute	6,15	3-10,6	5,08	3,1-7,9	52,83	29-89

bas, la deuxième session en juillet/août pendant l'élevage/envol des jeunes et la dernière en septembre pendant le transit automnal/migration/swarming.

Le modèle de type GLM pour tester l'effet du type d'ouvrage :

Activité (nb de contacts/nuit) ~ Session + Durée_enregistrement + Température + Vent + Pluie + Visibilité lune + Durée lune + Ecoulement + végétation amont + habitat_principal + X + Y+ **Type_ouvrage**)

Le modèle de type GLM pour tester l'effet mise en service :

Activité (nb de contacts/nuit) ~ Session + Durée_enregistrement + Température + Vent + Pluie + Visibilité lune + Durée lune + Ecoulement + végétation amont + habitat_principal + X + Y+ Type_ouvrage + **année**)

Les variables recouvrement de végétation en amont et en aval étaient hautement corrélées aussi a-t-on seulement gardé recouvrement en amont, arbitrairement.

Sur ces 2 types de modèle, la variable d'intérêt testée ne sera pas que l'activité globale des chauves-souris mais aussi la richesse spécifique des communautés identifiées ainsi que l'activité spécifique des Rhinolophidés au sonar de portée faible, censés être plus sensibles aux discontinuités paysagères telles qu'une ligne à grande vitesse.

En résumé, nous chercherons à répondre aux questions suivantes :

- l'activité chiroptérologique est-elle différente selon les types d'ouvrage ?
- l'activité chiroptérologique varie-t-elle selon les dimensions des ouvrages ?
- le nombre d'espèces traversant les ouvrages varie-t-il en fonction du type d'ouvrage ?
- le nombre d'espèces traversant les ouvrages varie-t-il en fonction des dimensions des ouvrages ?
- les Rhinolophidés, qui sont les espèces les plus à risque quant aux ruptures de continuités écologique compte tenu de la faible portée de leurs émissions ultrasonores, traversent-ils plus certains types d'ouvrages que d'autres ?
- la mise en service de la ligne a-t-elle eu un effet sur l'activité chiroptérologique globale ?
- la mise en service de la ligne a-t-elle eu un effet différencié sur l'activité chiroptérologique selon les ouvrages ? Autrement dit, certains ouvrages sont-ils plus transparents que d'autres lors de la mise en service ?

En 2019, nous disposons désormais de 5 ans de suivi avec 2,5 ans avant et 2,5 ans après mise en service en juillet 2017.

Résultats

Résultats descriptifs

Chaque année entre 2015 et 2019, une vingtaine d'espèces ont été déterminées de façon certaine. Des indéterminations portaient sur : le groupe des Murins, le groupe des Pipistrelles, celui des Sérotines/Noctules et le groupe des Oreillards ; la détermination se limitait alors au niveau du genre (sp.) ou de paires d'espèces, en lien avec les connaissances actuelles (en général, et des auteurs en particulier) en identification acoustique.

Sur les cinq années, l'espèce la plus fréquemment contactée est la Pipistrelle commune puis la Pipistrelle de Kuhl et le Murin de Daubenton, espèce spécialiste

de la chasse de proie aquatique (macro-invertébrés de surface et petits poissons) qui gîte souvent sous les ponts. Ce trio se retrouve en tête sur les trois premières années de suivi ; puis suivent les murins indéterminés et le Petit rhinolophe en 2018 et 2019 dénotant potentiellement des changements de comportement après la mise en service de la ligne.

Les Oreillards gris et roux, font partie des espèces ayant rarement été enregistrées dans les ouvrages, globalement sur les 5 années de suivi (**Tableau 3**). On compte cependant de 22 à 88 contacts chaque année.

Le Grand murin, grande espèce inscrite à l'Annexe II de la DHFF a été enregistré en Vienne, Charente et Touraine en 2019 ;

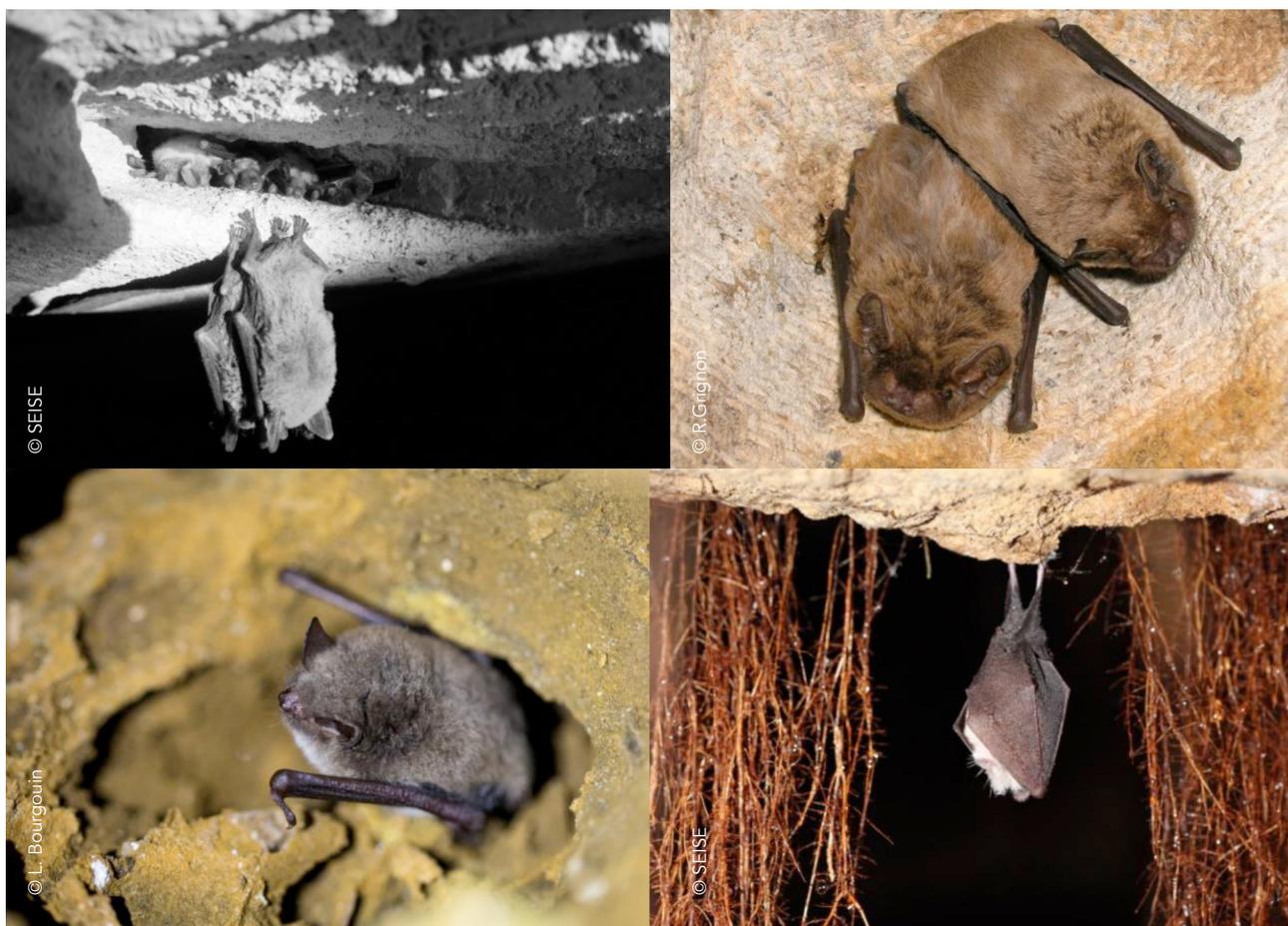


Figure 4 :
En haut à gauche Grand murin (*Myotis myotis*), à droite Noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*)
En bas à gauche Murin de Daubenton (*Myotis daubentonii*), à droite Petit rhinolophe (*Rhinolophus hipposideros*).

en Vienne, Aquitaine, Charente, Charente-Maritime et Touraine en 2018 ; en Vienne, Touraine, Charente et Charente-Maritime en 2017 ; en Vienne et Touraine en 2016 ; traversant des ouvrages de type cadre et voûte et ce, sur plusieurs sessions pour un même ouvrage (juin-août-septembre, juillet-août-septembre, etc.), ce qui était similaire en 2015. La voûte à Longue plaine en Touraine, semble particulièrement utilisée, il est probable qu'une colonie en soit proche car cette utilisation prononcée est inchangée sur les 5 années. Une activité particulièrement importante est à noter en 2019 sur un ouvrage de type cadre en Touraine, celui du réveillon, notamment sur septembre.

Le Minioptère de Schreibers, inscrit à l'Annexe II de la DHFF, a été assez peu contacté sur ce suivi.

Le Petit rhinolophe a été enregistré dans tous les types d'ouvrage (buse, dalot, cadre, voûte). Il est le seul à fréquenter les plus petits ouvrages (buses et dalots), sauf à partir de 2018) où Oreillard et Grand rhinolophe sont notés dans les buses (**Tableau 4**).

Les petits ouvrages de type dalots servent de passage à au moins 14 espèces (**Tableau 4**) dont deux d'assez grande taille, le Grand rhinolophe et la Sérotine commune.

Les espèces de haut vol (Noctule commune et Noctule de Leisler) ont été enregistrées chaque année. Ces espèces de plein ciel ou de lisières ouvertes ont une morphologie alaire mal adaptée aux conduits et espaces étroits. Les sonars de ces espèces sont suffisamment puissants pour être détectés depuis l'intérieur des ouvrages sans toutefois que les individus soient passés dedans, comme en témoigne la structure QFC ou FM aplanie des signaux récoltés. C'est pourquoi, dans

le doute, nous n'avons pas retenu ces espèces et leurs contacts dans les analyses suivantes.

Cette étude confirme également le fait que des espèces forestières telles que le Murin de Bechstein et le Murin d'Alcathoé empruntent les passages inférieurs dont 4 différents de types voûte, cadre, portique et dalot d'une section minimale de 3 x 3,1 m, et ce au cours des 3 périodes et dans des contextes paysagers divers (milieu agricole de prairie non cultivée, jeune forêt de conifères, forêt de feuillus, milieu urbain ; **Tableau 4**).

Dans notre étude, un Murin de Natterer est passé dans un dalot de 2,4 x 2,4 X 90 m ainsi que dans un cadre de 3 x 2,5 x 37 m, pour les plus petites dimensions.

Résultats analytiques

Effet du type d'ouvrage sur l'activité chiroptérologique

L'activité chiroptérologique est significativement différente entre les trois types d'ouvrages étudiés (dalots, voûtes, cadres), et ce quel que soit la période, la température extérieure, la vitesse du vent, la pluviométrie, la période de l'année, la visibilité de la lune (%), la durée de présence de la lune, l'habitat principal environnant, la présence d'eau ou non sous l'ouvrage (écoulement) et le lieu où a été fait l'enregistrement (coordonnées de l'ouvrage) (**Tableau 5**).

Un test post-hoc de TukeyHSD a permis de mettre en valeur les différences d'activité deux à deux entre ces trois types d'ouvrages (**Tableau 6, Figures 2 et 3**). Rappelons que cadres et portiques ont été regroupés ainsi que la buse et les dalots en raison de leur faible nombre de représentants dans l'échantillonnage. Il y a plus d'activité dans les voûtes que dans

Tableau 3 :

Nombre de contacts bruts enregistrés par espèce et par période sur l'ensemble des enregistrements de 2015 à 2019 (les espèces indéterminées ont été retirées sauf les Oreillards, les Murins et les Pipistrelles de Kuhl/Nathusius).

Années	Espèces 2015-2019	Période 1	Période 2	Période 3	Total	Espèces 2015-2019	Période 1	Période 2	Période 3	Total
2015	Pipistrelle commune	4082	4816	4658	13556	Murin d'Alcathoé	18	1	17	36
2016		9471	15471	4906	29847		22	45	11	78
2017		15525	11624	5019	32269				-	-
2018		14100	6702	8391	20193		15	11	14	40
2019		13124	13703	8978	35805		3J	29	25	84
2015	Pipistrelle de Kuhl	120	11	54	185	Murin à oreilles échanrées	59	74	37	170
2016		65	258	989	1312		18	40	107	165
2017		432	715	454	1601		18	21	18	57
2018		752	420	5012	6194		14	12	20	46
2019		2081	1300	2602	5983		31	54	129	224
2015	Murin de Daubenton	836	287	1114	2237	Minoptère de Schreibers	1	0	0	1
2016		690	243	274	1207		12	7	4	23
2017		285	242	410	938		16	23	10	49
2018		258	117	192	567		39	16	8	63
2019		323	199	277	799		10	21	1	32
2015	Murin à moustaches	155	257	93	516	Grand rhinolophe	8	11	5	25
2016		156	26J	454	909		19	12	21	52
2017		55	78	242	374		14	14	13	41
2018		32	40	106	178		19	15	87	121
2019		127	96	299	522		24	30	90	144
2015	Barbastelle d'Europe	54	45	31	190	Grand murin	28	25	15	68
2016		91	92	00	243		23	22	37	82
2017		205	63	66	335		9	14	17	40
2018		102	35	227	364		9	18	18	45
2019		54	115	127	296		4	20	40	64
2015	Petit rhinolophe	53	39	33	115	Pipistrelle de Nathusius	4	0	0	4
2016		48	66	90	204		48	9	8	65
2017		108	106	94	908		15	14	0	29
2018		198	108	222	528		6	0	0	6
2019		351	117	411	879		147	86	25	258
2015	Murin de Natterer	53	13	18	84	Murin de Bechstein	7	0	3	10
2016		44	79	28	151		14	4	52	80
2017		45	63	54	163		4	6	17	27
2018		55	31	43	139		7	6	10	23
2019		55	31	43	139		10	36	59	105
2015	Noctule commune	13	84	9	106	Sérotine commune	42	4	2	48
2016		15	1	5	22		7	71	8	86
2017		9	3	6	18		7	4	3	14
2018		31	8	106	145		0	1	0	1
2019		56	3	23	121		6	53	20I	79
2015	Pipistrelle pygmée	1	0	0	1	Oreillard gris	2	4	0	6
2016		3	15	2	20		5	0	5	10
2017		2	3	13	18		0	1	8	9
2018		2	9	20	31		3	3	11	17
2019		28	48	146	222		1	0	12	13
2015	Oreillard roux	0	12	3	15	Noctule de Leisler	9	22	2	33
2016		1	1	2	4		6	3	1	10
2017		0	6	1	7		1	1	1	3
2018		0	1	9	10		1	0	2	3
2019		3	1	7	11		6	36	55	97
2015	Oreillard indéterminé	1	0	0	1	Rhinolophe euryale	1	0	0	1
2016		3	7	7	17		1	0	2	3
2017		8	0	18	26		0	1	1	2
2018		8	5	48	61		0	1	1	2
2019		0	8	28	26		-	-	-	-
2015	Murin indéterminé	200	280	256	736	Pipistrelle de Kuhl/Nathusius	222	170	157	549
2016		235	594	316	1146		193	337	38	568
2017		92	273	283	648		5	1	1	7
2018		389	513	1001	1903		195	84	5	284
2019		125	535	732	1393		42	51	10	103

Tableau 4 :

Nombre de contacts bruts des espèces enregistrées dans les différents types d'ouvrages (nombre de contacts) de 2015 à 2019 (les espèces indéterminées ont été retirées sauf les oreillards, les murins et les Pipistrelles de Kuhl/Nathusius).

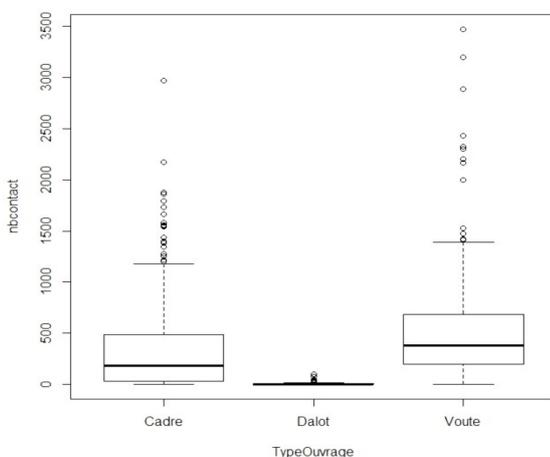
Années	Espèces 2015-2019	Buse	Cadre	Dalot	Portique	Voute	Espèces 2015-2019	Buse	Cadre	Dalot	Portique	Voute
2015	Pipistrelle commune	0	8954	6	179	4417	Murin d'Alcathoé	0	4	15	0	17
2016		0	8568	237	5038	16004		0	43	12	0	23
2017		0	9084	58	2368	20759		0	20	0	2	51
2018		0	11394	6	1907	15886		0	10	0	0	30
2019		0	17504	91	956	17254		0	39	0	0	45
2015	Pipistrelle de Kuhl	0	81	2	2	100	Murin à oreilles échancrées	0	137	2	0	31
2016		0	211	11	6	1084		0	117	1	0	47
2017		0	48	41	36	1476		0	25	4	2	26
2018		0	308	6	31	5849		0	29	0	0	17
2019		0	1303	2	0	4678		0	90	0	0	134
2015	Murin de Daubenton	0	2009	0	0	228	Minoptère de Schreibers	0	1	0	0	0
2016		0	964	2	0	241		0	0	0	0	0
2017		0	630	0	3	305		0	5	0	1	43
2018		0	311	0	1	255		0	0	0	0	63
2019		0	265	0	0	534		0	5	0	0	27
2015	Murin à moustaches	0	197	0	0	319	Grand rhinolophe	0	2	0	0	23
2016		0	288	0	0	621		0	7	5	1	39
2017		0	251	0	0	123		0	10	1	3	27
2018		0	52	0	0	126		13	18	10	24	56
2019		0	271	0	0	251		27	47	4	1	65
2015	Barbastelle d'Europe	0	18	0	0	112	Grand murin	0	34	0	0	34
2016		0	67	0	7	169		0	12	0	0	70
2017		0	41	2	3	290		0	7	0	0	33
2018		0	62	0	15	287		0	3	0	2	40
2019		0	141	0	4	151		0	43	0	0	21
2015	Petit rhinolophe	9	28	13	0	75	Pipistrelle de Nathusius	0	4	0	0	0
2016		1	48	38	20	97		0	41	14	0	10
2017		62	74	17	7	148		0	16	0	4	9
2018		78	84	101	17	248		0	6	0	0	0
2019		72	199	53	74	481		0	207	5	0	46
2015	Murin de Natterer	0	8	0	0	76	Murin de Bechstein	0	4	0	0	6
2016		0	31	2	15	103		0	70	0	0	10
2017		0	13	5	28	117		0	20	0	0	7
2018		0	25	5	28	81		0	6	0	0	17
2019		0	65	0	1	183		0	68	0	0	37
2015	Noctule commune	0	58	0	0	48	Sérotine commune	0	47	1	0	0
2016		0	19	0	0	3		0	49	34	0	3
2017		0	16	0	0	2		0	5	9	0	0
2018		0	126	0	0	19		0	0	0	0	1
2019		0	119	0	0	2		0	72	3	0	4
2015	Pipistrelle pygmée	0	1	0	0	0	Oreillard gris	0	6	0	0	0
2016		0	0	0	0	20		0	5	0	1	4
2017		0	2	0	0	16		0	1	0	1	7
2018		0	1	0	0	30		0	7	0	5	5
2019		0	59	0	0	163		0	5	0	0	8
2015	Oreillard roux	0	12	0	0	3	Noctule de Leisler	0	33	0	0	0
2016		0	2	0	0	2		0	4	5	0	1
2017		0	1	0	0	6		0	2	1	0	0
2018		0	2	0	0	8		0	2	0	0	1
2019		0	8	0	0	3		0	65	18	0	14
2015	Oreillard indéterminé	0	1	0	0	0	Rhinolophe euryale	0	1	0	0	0
2016		0	3	0	4	10		0	0	0	0	3
2017		0	5	2	2	17		0	2	0	0	0
2018		19	12	0	9	21		-	-	-	-	-
2019		2	4	2	13	15		-	-	-	-	-
2015	Murin indéterminé	0	498	3	0	235	Pipistrelle de Kuhl/Nathusius	0	0	0	0	0
2016		0	737	12	2	395		0	528	16	0	24
2017		0	340	1	6	301		0	6	0	0	1
2018		0	1095	0	4	804		0	280	0	0	4
2019		0	804	0	0	589		0	65	0	1	37

Tableau 5 :

Significativité des variables testées par Anova sur le modèle glm modélisant l'effet du type d'ouvrage en fonction de l'activité chiroptérologique en tenant compte des variables environnementales. Significativité: 0: '***' (très significatif); 0.001: '**'; 0.01: '*'; 0.05: '.' (marginale significatif); 0.1: '' (non-significatif)

Variables	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	Significativité
factor(session)	5984	2	< 2.2e-16	***
temp	1614	1	< 2.2e-16	***
vent	65	1	6.183e-16	***
pluie	149	1	< 2.2e-16	***
Visilune	9263	1	< 2.2e-16	***
dureelune	8661	1	< 2.2e-16	***
Ecoulement	2018	1	< 2.2e-16	***
Recouveget	7130	1	< 2.2e-16	***
X	1	1	0.274604	
Y	10	1	0.001921	**
habprinc	1529	4	< 2.2e-16	***
TypeOuvrage	70363	3	< 2.2e-16	***

les cadres et les dalots, de même que dans les cadres par rapport aux dalots. Les différences ont été testées également avec la fonction summary de R (qui tient compte des autres variables) en faisant varier l'ouvrage référence. Les résultats

**Figure 5 :**

Boxplot du nombre de contacts bruts dans les 3 catégories d'ouvrages testées de 2015 à 2019.

étaient similaires au test de Tukey.

Effet des mensurations des ouvrages sur l'activité chiroptérologique

La section, la hauteur et la longueur des ouvrages ont un effet significatif sur l'activité de passage des chauves-souris. Plus ces mesures sont grandes plus l'activité de passage est importante et ce, quelles que soient les variables environnementales étudiées ainsi que le type d'ouvrage ($p < 0.001$).

Effet du type d'ouvrage sur la richesse spécifique

Le nombre d'espèces enregistré dans les ouvrages varie en fonction de leur nature et ce quelles que soient les variables environnementales prises en compte ($F_{2,533} = 141.46$; $P < 0.001$; **Tableau 7**).

Un test post-hoc de TukeyHSD a permis de mettre en valeur les différences de richesse deux à deux entre ces trois types d'ouvrages. Il y a plus d'espèces qui passent dans les voûtes que dans les dalots et les cadres. Il y en a également plus dans les cadres que dans les dalots. Les différences ont été testées également avec la fonction summary de R (qui tient compte des autres variables) en faisant varier l'ouvrage référence. Les résultats étaient similaires au test de Tukey.

Tableau 6 :

Significativité des différences entre types d'ouvrage pour l'activité des chauves-souris les traversant (Test post-hoc TukeyHSD)

Ouvrages	diff	lwr	upr	p	adj
Cadre-Dalot	169,3880	59,29617	279,4799	0,0009536	
Voûte-Dalot	309,8411	194,66239	425,0198	0,0000000	
Voûte-Cadre	140,4530	33,26862	247,6375	0,0061599	

Tableau 7 :
Significativité des variables testées par Anova sur le modèle glm modélisant l'effet du type d'ouvrage en fonction de la richesse spécifique chiroptérologique en tenant compte des variables environnementales. Significativité: 0: **** (très significatif); 0.001: **; 0.01: *; 0.05: . (marginale significatif) ; 0.1 ' ' (non-significatif)

Variables	Sum Sq	Df	Fvalue	Pr(>F)	Signifi- cativité
factor(session)	36,5	2	2,1306	0,1197766	
temp	93,6	1	10,9221	0,0010141	**
vent	1,5	1	0,1735	0,6772268	
pluie	0,1	1	0,0069	0,9340001	
Visilune	62,8	1	7,3325	0,0069894	**
dureelune	109,6	1	12,7849	0,0003812	***
Ecoulement	3,9	1	0,4545	0,5005076	
Recouvveget	47,7	1	5,5708	0,0186212	*
X	0,1	1	0,0067	0,9346060	
Y	14,7	1	1,7163	0,1907290	
habprinc	53,8	4	1,5689	0,1811841	
TypeOuvrage	2425,0	2	141,4658	< 2,2e-16	***
Residuals	4568,4	533			

Effet des mensurations sur la richesse spécifique

La section, la hauteur et la longueur des ouvrages ont un effet significatif sur le nombre d'espèces de chauves-souris passant dans les ouvrages. Plus ces mesures sont grandes plus il y a d'espèces et ce, quelles que soient les variables environnementales étudiées ainsi que le type d'ouvrage ($p < 0.001$).

Effet du type d'ouvrage sur l'activité en Rhinolophidés

L'activité des Rhinolophidés est significativement différente entre les trois types d'ouvrages étudiés (dalots, voûtes, cadres), et ce quel que soit la période, la température extérieure, la vitesse du vent, la pluviométrie, la période de l'année, la visibilité de la lune (%), la durée de présence de la lune, l'habitat principal

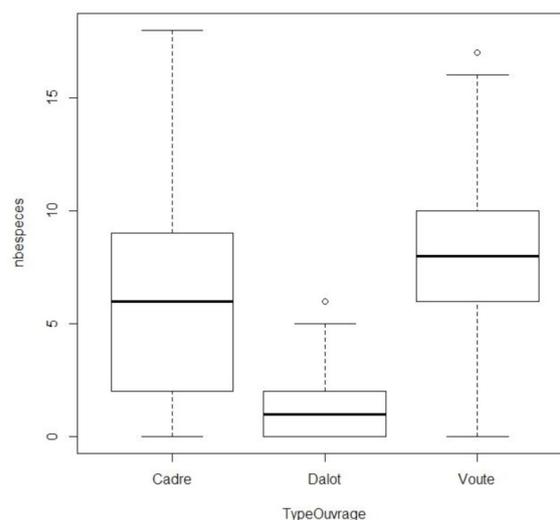


Figure 6 :
Boxplot du nombre d'espèces bruts dans les 3 catégories d'ouvrage testées de 2015 à 2019.

environnant, la présence d'eau ou non sous l'ouvrage (écoulement) et le lieu où a été fait l'enregistrement (coordonnées de l'ouvrage) (**Tableau 8**).

Il y a plus de passages dans les voûtes que dans les cadres et les dalots. La différence entre cadre et dalots n'est pas significative ($p = 0.84$).

Effet des dimensions des ouvrages sur l'activité en Rhinolophidés

Seule la longueur des ouvrages a un effet significatif sur l'activité de passage des espèces de Rhinolophidés. Plus la longueur est importante, plus l'activité de passage est importante et ce, quelles que soient les variables environnementales étudiées ainsi que le type d'ouvrage ($p < 0.001$).

Effet de la mise en service de la LGV sur l'activité et la richesse en chiroptères

a. Sur l'activité totale des chauves-souris

L'activité chiroptérologique est significativement différente entre l'avant

Tableau 8 :

Significativité des variables testées par Anova sur le modèle glm modélisant l'effet du type d'ouvrage en fonction de l'activité des Rhinolophidés en tenant compte des variables environnementales

Variables	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	Significativité
factor(session)	4,209	2	0,121877	
temp	3,758	1	0,052545	
vent	0,822	1	0,364701	
pluie	0,335	1	0,562552	
Visilune	3,609	1	0,057472	
dureelune	8,790	1	0,003028	**
Ecoulement	0,177	1	0,673596	
Recouveget	0,429	1	0,512479	
X	10,368	1	0,001282	**
Y	20,774	1	5,167e-06	***
habprinc	7,067	4	0,132399	
annee	87,757	1	< 2,2e-16	***
TypeOuvrage	72030	2	5,478e-08	***

Tableau 9 :

Significativité des variables testées par Anova sur le modèle glm modélisant l'effet du type de la mise en service de la LGV sur l'activité chiroptérologique en tenant compte des variables environnementales

Variables	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	Significativité
factor(session)	1426	2	< 2,2e-16	***
temp	1351	1	< 2,2e-16	***
vent	19	1	1,031e-05	***
pluie	128	1	< 2,2e-16	***
Visilune	8477	1	< 2,2e-16	***
dureelune	1771	1	< 2,2e-16	***
Ecoulement	2226	1	< 2,2e-16	***
Recouveget	6556	1	< 2,2e-16	***
X	4	1	0,057554	.
Y	7	1	0,006685	**
habprinc	1306	4	< 2,2e-16	***
annee	5226	1	< 2,2e-16	***
TypeOuvrage	72030	2	< 2,2e-16	***
avantapres	4536	1	< 2,2e-16	***

mise en service et l'après, et ce quel que soit la période, la température extérieure, la vitesse du vent, la pluviométrie, la période de l'année, la visibilité de la lune (%), la durée de présence de la lune, l'habitat principal environnant, la présence d'eau ou non sous l'ouvrage (écoulement), le lieu où a été fait l'enregistrement (coordonnées de l'ouvrage) et l'évolution naturelle des populations (facteur année) (**Tableau 9**). Elle diminue après la mise en service.

L'interaction entre type d'ouvrage et l'effet de mise en service indique que la mise en service a un impact sur l'utilisation de certains types d'ouvrage plutôt que d'autre.

b. Sur l'activité en Rhinolophidés

Il n'y a pas d'effet significatif de la mise en service de la LGV sur l'activité en rhinolophidés, et ce quel que soit la période, la température extérieure, la vitesse du vent, la pluviométrie, la période de l'année, la visibilité de la lune (%), la durée de présence de la lune, l'habitat principal environnant, la présence d'eau ou non sous l'ouvrage (écoulement), le lieu où a été fait l'enregistrement (coordonnées de l'ouvrage) et l'évolution naturelle des populations (facteur année) (**Tableau 10**).

c. Sur le nombre d'espèces de chauves-souris

Il n'y a pas d'effet significatif de la mise en service de la LGV sur le nombre d'espèces de chauves-souris ($F_{1,531} = 2.17$; $P=0.14$; **Tableau 11**), et ce quel que soit la période, la température extérieure, la vitesse du vent, la pluviométrie, la période de l'année, la visibilité de la lune (%), la durée de présence de la lune, l'habitat principal environnant, la présence d'eau ou non sous l'ouvrage (écoulement), le lieu où a été fait l'enregistrement (coordonnées de

Tableau 10 :

Significativité des variables testées par Anova sur le modèle glm modélisant l'effet du type de la mise en service de la LGV sur l'activité des rhinolophidés en tenant compte des variables environnementales

Variables	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	Significativité
factor(session)	4,217	2	0,121416	
temp	3,658	1	0,055790	.
vent	0,840	1	0,359320	
pluie	0,313	1	0,575744	
Visilune	3,682	1	0,054990	.
dureelune	8,085	1	0,004462	**
Ecoulement	0,151	1	0,697926	
Recouvveget	0,463	1	0,496406	
X	10,253	1	0,001364	**
Y	20,621	1	5,597e-06	***
habprinc	6,888	4	0,141939	
TypeOuvrage	33,288	2	5,909e-08	***
annee	16,165	1	5,805e-05	***
avantapres	0,092	1	0,762124	

Tableau 11 :

Significativité des variables testées par Anova sur le modèle glm modélisant l'effet de la mise en service de la LGV sur le nombre d'espèces en tenant compte des variables environnementales

Variables	Sum Sq	Df	Fvalue	Pr(>F)	Significativité
factor(ses,)	26,3	2	1,5329	0,216872	
temp	84,7	1	9,8853	0,001759	**
vent	1,1	1	0,1321	0,716425	
pluie	0,1	1	0,0073	0,932046	
Visilune	58,3	1	6,8132	0,009304	**
dureelune	47,1	1	5,5047	0,019332	*
Ecoulement	2,9	1	0,3376	0,561452	
Recouvveget	51,1	1	5,9646	0,014921	*
X	0,2	1	0,0257	0,872661	
Y	13,1	1	1,5308	0,216534	
habprinc	56,2	4	1,6413	0,162461	
annee	20,8	1	2,4232	0,120144	
TypeOuvrage	2430,1	2	141,8900	< 2,2e-16	***
avantapres	18,6	1	2,1763	0,140744	

l'ouvrage) et les variations naturelles des populations (facteur année) (**Tableau 11**).

Discussion

Fréquentation des ouvrages

De façon assez constante entre 2015 et 2019, une vingtaine d'espèces de chauves-souris a été enregistrée dans les ouvrages, ce qui représente la quasi totalité des espèces de la région Nouvelle Aquitaine. Cette étude tend donc à prouver l'utilisation des passages inférieurs par une grande diversité d'espèces. L'utilisation faite par chacune d'elle est cependant différente avec certaines espèces comme la Pipistrelle commune et le Murin de Daubenton qui les empruntent très fréquemment et enregistrent le plus d'activité. Concernant le Murin de Daubenton, chauve-souris qui affectionne particulièrement les cours d'eau, puisque spécialisée sur les ressources alimentaires aquatiques, la présence de cours d'eau dans les ouvrages semble expliquer cette propension à les emprunter et à chasser dedans. De même, la Pipistrelle commune est l'espèce la plus contactée lors de n'importe quel point d'écoute, quel que soit l'habitat et la zone géographique : cette activité supérieure par rapport aux autres espèces n'est donc pas indicatrice. En somme, à part une comparaison avec/sans ouvrage, on ne peut pas conclure avec notre protocole sur cette utilisation préférentielle des ouvrages d'une espèce par rapport à une autre.

Cette étude confirme également le fait que des espèces forestières telles que le Murin de Bechstein et le Murin d'Alcathoé empruntent les passages inférieurs dont différents types (voûte et cadre) de section minimale 3 x 3,1 m et ce au cours des trois

périodes et dans des contextes paysagers divers (milieu agricole de prairie non cultivée, jeune forêt de conifères, forêt de feuillus, milieu urbain).

Nous avons également confirmation que le Petit rhinolophe peut traverser plusieurs types d'ouvrages (dalot, voûte, cadre, buse, portique) ; il est l'espèce qui traverse le plus les buses aux dimensions restreintes (section 2 m x hauteur 2 m x longueur 52 m). Comme dit précédemment, cela confirme les résultats de certains auteurs dans la littérature (Abbott et al. 2011) qui ont également trouvé que le Petit rhinolophe était capable de traverser ce genre d'ouvrages (section 1,48 m x hauteur 1,24 x longueur 43 m) avec le Murin de Natterer et l'Oreillard roux, ce qui peut s'expliquer par leurs morphologies et leurs sonars adaptés aux environnements étroits et encombrés. Nos données confirment également depuis 2018 la traversée de buses par les Oreillards, mais aussi par le Grand rhinolophe ce qui est étonnant vu sa grande taille. Cependant, cette dernière espèce traverse ce genre d'ouvrages étroits très peu fréquemment.

Effet du type d'ouvrage sur la fréquentation (activité et richesse)

Concernant les différences de richesses spécifiques entre types d'ouvrage, les analyses annuelles amenaient à trouver des différences entre ouvrages avec notamment souvent plus d'espèces passant dans les voûtes. En considérant toutes les années, il s'avère en effet que les voûtes (ou portiques) laissent passer plus d'espèces que les ouvrages plus petits comme les cadres et les dalots (ou buses). Les cadres faisaient de même par rapport aux dalots. Ce résultat semble logique compte tenu du fait que les espèces ont des capacités de manœuvrabilité différentes,

des tailles différentes et des sonars plus ou moins précis. Les ouvrages les plus grands sont les moins contraignants et relient également des zones à paysages plus ouverts que des buses, ceci pouvant avoir un effet direct sur la richesse spécifique de base présente dans le secteur.

Concernant la différence d'activité entre types d'ouvrage, elle est significativement différente entre les trois types d'ouvrages étudiés (dalots, voûtes, cadres), et ce quels que soient la température extérieure, la vitesse du vent, la pluviométrie, la période de l'année, la visibilité de la lune (%), la durée de présence de la lune, l'habitat principal environnant, la présence d'eau ou non sous l'ouvrage et le lieu où a été fait l'enregistrement (même facteurs que pour la richesse). Comme pour la richesse spécifique, l'activité est supérieure dans les cadres et les voûtes (ou portiques) par rapport à celle enregistrée dans les dalots (ou buses).

En termes d'aménagement, si certaines zones sont identifiées par les organismes compétents comme des zones à enjeux pour les chiroptères, il faudrait privilégier les ouvrages d'art à dimensions importantes, même si à la base, les caractéristiques physiques seules n'en nécessitent pas l'implantation, et ce, a fortiori si les enjeux concernent des espèces de grande taille (autres que Petit rhinolophe, Murin de Natterer et Oreillards). D'autre part, la mise en place d'ouvrages inférieurs petits pour ces petites espèces pouvant les traverser devraient être favorisée dans les zones sans ouvrage. Cela minimiserait peut-être les risques de collision.

Effet de la mise en service

Avec la mise en fonctionnement en juillet 2017 de la ligne à grande vitesse, le même protocole a permis de tester un effet avant/après sur les chiroptères (activité et richesse

spécifique), analyse qui est rarement faite en pratique et dans la bibliographie issue des études d'impact ou des recherches en biologie de la conservation.

Cette comparaison donne une activité totale en baisse après la mise en service de la ligne. L'activité en Rhinolophidés quant à elle ne varie pas, de même que le nombre d'espèces.

L'interaction entre le type d'ouvrage et l'effet de mise en service indique que la mise en service a un impact sur l'utilisation de certains types d'ouvrages plutôt que d'autres. Dans ce sens, l'utilisation nouvelle (depuis 2018) des buses par les Grands rhinolophes et les Oreillards pourrait expliquer l'effet interaction et l'effet de hausse de l'activité pour les Rhinolophidés. Ces résultats semblent montrer que les chauves-souris sont amenées à utiliser des ouvrages dont elles n'ont pas l'habitude (un Grand rhinolophe dans une buse) afin d'éviter le dérangement causé par la LGV. Le rapport 2017 émettait déjà une telle hypothèse au vu de l'interaction déjà significative entre type d'ouvrage et mise en service sur la richesse spécifique : « De façon intéressante, la mise en service semble agir sur l'effet de l'ouvrage sur la richesse en atténuant la tendance faisant que plus d'espèces passent dans les cadres que dans les dalots. L'hypothèse serait que le passage des trains aurait un effet contraignant forçant certaines espèces à passer sur un ouvrage moins favorable pour elles mais moins fréquenté. Cependant, cela reste une hypothèse et l'effet année reste confondu avec l'effet mise en service. Il faut donc plus d'années pour en déduire quelque chose de robuste. ». Aujourd'hui avec l'ensemble des cinq années de suivi, l'hypothèse se confirme.

Conclusion

Le protocole mis en place en 2015, malgré un nombre limité de réplicats de types d'ouvrages et un nombre important de variables environnementales pouvant jouer sur l'activité et la richesse en chiroptères, a permis d'effectuer une analyse statistique donnant lieu à des résultats intéressants et pour partie similaires sur cinq années consécutives : 2015, 2016, 2017, 2018 et 2019. L'étude globale du jeu de données a donné lieu aux conclusions suivantes :

- presque toutes les espèces utilisent les ouvrages inférieurs ;
- certaines espèces peuvent traverser tous les types d'ouvrages comme le Petit rhinolophe et les Oreillards. Inversement, les petits ouvrages ne sont pas utilisés par plusieurs espèces ;
- les ouvrages aux plus grandes dimensions telles que les voûtes favorisent la fréquentation (estimation via l'activité enregistrée) mais aussi la richesse spécifique. Les petits ouvrages sont traversés par peu d'espèces. L'effet lié à la longueur du tunnel n'est pas connu au-delà des dimensions étudiées ;
- la mise en service de la ligne change la relation espèce/ouvrage puisque de nouveaux comportements sont apparus après la mise en circulation du TGV. L'effet mise en service a induit la baisse de fréquentation des abords de l'infrastructure, seules quelques espèces semblent s'y adapter (Grand rhinolophe et Oreillards, qui se contraignent à passer dans des ouvrages plus petits) ;
- en termes d'aménagement, les ouvrages les plus grands sont à privilégier. Les petits sont à conseiller dans des zones vides d'ouvrages pour au moins favoriser les Petits

rhinolophes et Oreillard dans les zones à enjeux même si ces espèces préfèrent aussi les plus grands ouvrages ;

- un suivi attentif des populations sur plusieurs années après 2019 est conseillé, du fait de la baisse globale d'activité enregistrée, notamment pour le Grand rhinolophe dont le comportement a changé après mise en service des trains.

Afin de vérifier la véritable efficacité des ouvrages, un autre protocole permettrait également de regarder si les espèces

passent plus ou moins par les ouvrages inférieurs que par-dessus la ligne. Il faudrait ainsi ajouter le suivi de zones témoin sans ouvrage. Ce protocole permettrait également de suivre d'autres typologies d'ouvrages tels que les Hop-over et les passages aériens « Grande faune » qui ont également été créés pour sécuriser le passage des Chauves-souris. Dans ce sens LISEA a déjà financé une étude sur l'efficacité des hop-over réalisée en partenariat avec PCN et le MNHN.

Une telle étude servirait de référence pour l'ensemble des projets LGV sur le territoire français.

Bibliographie

ABBOTT, ISOBEL & BUTLER, FIDELMA & HARRISON, SIMON. (2012). When flyways meet highways – The relative permeability of different motorway crossing sites to functionally diverse bat species. *Landscape and Urban Planning*. 106. 293-302. 10.1016/j.landurbplan.2012.03.015.

BACH, L., BURKHARDT, P., & LIMPENS, H. J. G. A. (2004). Tunnels as a possibility to connect bat habitats. *Mammalia*, 68(4), 411–420.

BARATAUD, M., J. JEMIN, Y. GRUGIER & S. MAZAUD. 2012. Etude sur les territoires de chasse du Rhinolophe euryale, *Rhinolophus euryale*, en Corrèze, site Natura 2000 des Abîmes de La Fage. *Le Naturaliste Vendéen* 9 : 43-55.

BICKMORE, C. (2003). Review of work carried out on the trunk road network in Wales for bats. Bangor, Wales: Welsh Assembly and Countryside Council of Wales., 65 pp.

BOONMAN, M. (2011). Factors determining the use of culverts underneath highways and railway tracks by bats in lowland areas. *Lutra*, 54, 3–16.

BROWN, GREGORY & PHILLIPS, BEN & WEBB, JONATHAN & SHINE, RICHARD. (2006). Toad on the road: Use of roads as dispersal corridors by cane toads (*Bufo marinus*) at an invasion front in tropical Australia. *Biological Conservation*. 133. 88-94. 10.1016/j.biocon.2006.05.020.

FAHRIG, LENORE. (2003). Fahrig L.. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 487-515. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 34. 487-515. 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.

FAHRIG, L., AND T. RYTWINSKI. 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and Society* 14(1): 21. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss1/art21/>

HIGHWAYS AGENCY UK. (2011). A review of bat mitigation in relation to highway severance. London, England: Highways Agency UK., 112 pp.

JACKSON, NATHAN & FAHRIG, LENORE. (2011). Relative effects of road mortality and decrease connectivity on population

genetic diversity. *Biological Conservation* 144. 10.1016/j.biocon.2011.09.010.

KERTH, G., & MELBER, M. (2009). Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biological Conservation*, 142(2), 270–279.

LIMPENS, H. J. G. A., TWISK, P., & VEENBASS, G. (2005). Bats and road construction. Delft, Arnhem, Netherlands: Ministerie van Verkeer en Waterstaat., 24 pp.

M.E.A. (2005) A Report of the Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-Being. Island Press, Washington DC

NATIONAL ROADS AUTHORITY. (2006). Best practice guidelines for the conservation of bats in the planning of national road schemes. Dublin, Ireland: National Roads Authority., 44 pp.

RACEY, PAUL & ENTWISTLE, ABIGAIL. (2000). Life-history and Reproductive Strategies of Bats. 10.1016/B978-012195670-7/50010-2.

RUSSELL, A.L., BUTCHKOSKI, C. M., SAIDAK, L., & McCracken, G.F. (2008). Road-killed bats, highway design, and the commuting ecology of bats. *Endangered Species Research*, <http://dx.doi.org/10.3354/esr00121>

SÉTRA. (2008). Rapport bibliographique: routes et chiroptères: état des connaissances. Bagneux, France: Service d'études sur les transports les routes et leurs aménagements., 253 pp.

TROMBULAK, S. C., & FRISSELL, C. A. (2000). Review of Ecological Effects of Roads on Terrestrial and Aquatic Communities. *Conservation Biology*, 14, 18-30. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x>

Remerciements

Nous remercions LISEA d'avoir permis la réalisation de ce travail important pour la conservation des chiroptères. Nous remercions également très sincèrement Poitou-Charente Nature (PCN) qui coordonne le programme pour les associations et qui a confié à la SEISE l'étude statistique de ce dernier. Dans le détail, sont remerciés :

Pour PCN : Ludivine Delamare, Clementine Dentz, Agnès Boyer.

Pour LPO37 : Etienne Sarrazin,

Pour DSNE : Anthony Le Guen, Jérémy Dechartre, Angèle Barideau-Castets.

Pour VN : Miguel Gailledrat, Nicolas Tranchant.

Pour CN : Méryl Gervot, Sylvain Doussine, Matthieu Dorfiac.

Pour NE17 : Maxime Leutchmann, Naïs Aubouin, Mélanie Darnault.

Pour CEN Aquitaine : Denis Vincent, Quentin Dilasser.

Pour citer cet article :

FILIPPI-CODACCIONI, O., M. LARTIGAU, P. TARTARY, E. JOMAT, A. LE NOZAHIC, Y. PRIOUL, A. CHÉRON, N. GRIFFAUT. 2021.

Transparence écologique des ouvrages d'art de la LGV Paris-Bordeaux pour les chauves-souris : résultats de cinq années d'études. *Plume de Naturalistes* 5 : 147-166.

ISSN 2607-0510

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

Le Chacal doré en Haute-Savoie : premiers résultats d'étude sur le rythme d'activité de *Canis aureus* et sur ses possibles interactions avec *Vulpes vulpes*

Par **Christophe GILLES**
(christophe.gilles@fne-aura.org)

Résumé

Suspectée depuis quelques années, l'arrivée naturelle du Chacal doré sur le territoire national a été officialisée fin 2017 en Haute-Savoie. L'arrivée d'une espèce sur un nouveau territoire demeure un véritable défi pour le nouvel arrivant qui doit rapidement s'adapter à un environnement inconnu, ainsi qu'aux espèces qui y vivent, dont certaines avec des niches écologiques a priori assez proches à l'instar du Renard roux. Depuis début 2018, un suivi par pièges photographiques est effectué sur trois sites au sein du secteur haut-savoyard de présence du Chacal. Au-delà de la simple détection de l'espèce, il s'agit de contribuer à la connaissance sur le rythme d'activité de *Canis aureus* et de tenter d'identifier de possibles interactions avec *Vulpes vulpes*. Au total, ce sont 8 captures photos/vidéos de Chacal et 80 captures photos/vidéos de Renard qui ont été enregistrées sur l'ensemble des secteurs et au cours des 3 ans de suivi.



Les captures photographiques ont ainsi montré que les déplacements du Chacal sur le territoire d'étude se situent la nuit, à l'aube et au crépuscule. Les périodes, les fréquences et les délais de passages, ainsi que les comportements respectifs des deux espèces (marquage urinaire notamment), semblent indiquer dans certains cas de possibles interactions indirectes entre le Chacal doré et le Renard roux.

Cette toute première étude *in natura* sur l'espèce en France doit être appréhendée comme une simple contribution à l'amélioration de la connaissance sur le Chacal doré dans ses nouveaux territoires d'adoption. Ce travail nécessite d'être ici poursuivi et affiné, mais aussi étendu et dupliqué sur d'autres secteurs à Chacal au sein du territoire national.

Abstract

The golden jackal in Haute-Savoie : first results of a study on the activity rhythm of *Canis aureus* and on its possible interactions with *Vulpes vulpes*.

Suspected for several years, the natural arrival of the golden jackal on the national territory was made official at the end of 2017 in Haute-Savoie. The arrival of a species on a new territory remains a real challenge for the newcomer who must quickly adapt to unknown environment, to the species living there, some of which with ecological niches a priori quite close to the example of the red fox. Since the beginning of 2018, a follow-up by photographic traps is carried out on three sites within the Haute-Savoie sector of presence of the jackal. Beyond the simple detection of the

species, the aim is to contribute to the knowledge on the activity rhythm of *Canis aureus* and to try to identify possible interactions with *Vulpes vulpes*. In total, 8 jackal and 80 fox photos/videos were captured in all sectors during the 3 years of monitoring. The photographic captures showed that jackal movements in the study area occur at night, at dawn and at dusk. As for possible interactions with the red fox, the periods, frequencies, and timing of the two canids' movements, as well as the respective behaviors of the two species (urinary marking in particular) seem to indicate in some cases possible indirect interactions between the golden jackal and the red fox.

Obviously, this very first in-situ study on the species in France must be seen as a contribution to the improvement of knowledge on the golden jackal in its new adopted territories. This work needs to be continued and refined here, but also extended and duplicated in other jackal areas within the national territory.

Préambule: une nouvelle espèce de mammifère sur notre territoire

Suspectée depuis quelques années, l'arrivée naturelle du Chacal doré sur le territoire national a été officialisée fin 2017 à partir de clichés en noir et blanc réalisés par des pièges photographiques posés par la fédération des chasseurs de Haute-Savoie. Quelques mois plus tard de nouvelles photographies, en couleur cette fois-ci, ont permis de confirmer que l'espèce était toujours bien présente sur le territoire haut-savoyard (C.GILLES, 2018).

Depuis, de rares mais régulières vidéos du canidé sauvage réalisées par des pièges photographiques attestent de l'installation de l'espèce dans le département de la Haute-Savoie (C.GILLES, 2019-2020).

L'arrivée d'une espèce sur un nouveau territoire demeure un véritable défi pour le nouvel arrivant qui doit rapidement s'adapter à un environnement inconnu, ainsi qu'aux espèces qui y vivent, homme y compris. L'arrivée naturelle d'une espèce sur un nouveau territoire est aussi une chance pour le naturaliste et l'écologue qui trouvent ici un sujet d'étude varié et passionnant : suivi de l'installation de l'espèce et de l'évolution de sa répartition, étude de son régime alimentaire, de son comportement, de ses habitats et de son rythme d'activité ou bien encore de ses interactions avec les espèces locales. Ce dernier point demeure particulièrement intéressant dans le département de la Haute-Savoie où sont déjà présents les deux autres canidés sauvages, le Loup gris *Canis lupus* et le Renard roux.

Contexte et objectifs de l'étude

Quelques études européennes se sont intéressées aux interactions interspécifiques entre Renard roux et Chacal doré. Les conclusions de ces études sont très différentes voire contradictoires, certaines indiquant un évitement du Chacal par le Renard (en Italie et en Israël, par exemple), d'autres une certaine indifférence entre les deux espèces (comme en Grèce). De même, la compétition trophique entre les deux canidés ne semble pas unanimement partagée par les observateurs : concurrence alimentaire supposée en Hongrie, mais

spécialisation observée en Bulgarie (Chacal sur les carcasses et Renard sur les micromammifères). Les interactions entre Chacal doré et Renard roux demeurent malgré tout une possibilité, comme le suppose l'Office Français de la Biodiversité qui conclut qu'une compétition entre les deux espèces est possible mais que les conditions écologiques modulant cette compétition restent largement inconnues (ANDRU, RANC et GUINOT-GHESTEM, 2017).

L'utilisation du piégeage photographique et des nombreuses informations apportées par cette technologie peut contribuer à la connaissance sur cette thématique des possibles interactions entre le Renard roux et le Chacal doré, en particulier sur un territoire où le premier, présent depuis fort longtemps, est soudainement confronté au second tout juste arrivé et à priori encore inconnu de la faune locale.

Plus globalement, les captures photographiques pourront apporter des informations intéressantes sur le rythme d'activité du Chacal doré sur notre territoire, notamment concernant ses tranches horaires de déplacement.

Choix des sites d'étude

Afin d'obtenir différentes situations de possibles interactions entre les deux canidés, trois sites ont été équipés d'un piège photographique. Chacun de ces secteurs présente un intérêt différent, plus ou moins marqué pour une espèce comme le Chacal doré : un site avec une ressource alimentaire affectée par l'espèce (carcasse), un secteur avec de potentielles bornes de marquage territorial (souches et troncs couchés) et un site visiblement sans attrait particulier pour *Canis aureus*. Notons que ces 3 secteurs demeurent malgré tout dans la même entité forestière

exploitée par ce canidé et qu'ils sont relativement proches les uns des autres car espacés de plusieurs centaines de mètres à plusieurs kilomètres.

Premier secteur : site avec ressource alimentaire attractive

Matériel et méthode

Un premier site de piégeage photographique (suivi à l'aide d'un modèle Cuddeback C1) a été équipé en février 2018 à côté d'une carcasse de Sanglier *Sus scrofa* préalablement découverte dans un secteur où nous supposons la présence de *Canis aureus*. Le milieu est un boisement humide de plaine laissé en libre évolution et bordant plusieurs petits cours d'eau forestiers. La fréquentation anthropique y est très limitée. Le piège a été laissé sur place le temps de la consommation de la carcasse.

C'est donc ici un suivi sur une courte période (en l'occurrence environ 6 semaines) avec une ressource alimentaire faisant office de piège attractif.

Résultats

Sur ce site, ont été enregistrés 3 passages de Chacal et 31 passages de Renard en 38 jours de suivi, soit 10 fois plus de passages de renards que de passages de chacal(s).

Les quatre premières semaines, une Buse variable *Buteo buteo* (parfois deux individus) a pris possession de la carcasse en journée de façon quasi exclusive (parfois accompagnée de deux individus de Grand corbeau *Corvus corax*). La nuit, notons quelques passages nocturnes de Renard, de Blaireau *Meles meles*, de Chevreuil *Capreolus capreolus* et de Chien domestique *Canis lupus familiaris*. Début mars, un renard a pris le relais pour la consommation (diurne et nocturne) de la carcasse et ses passages se sont nettement accentués (en nombre de visites et en durée de présence).

Le Chacal doré a été capté à 3 reprises en trois jours : le 7 mars 2018 à 3h26 et 3h27 (deux clichés successifs montrent un individu à proximité immédiate de la carcasse, semblant visiblement intéressé par cette dernière sans pour autant la consommer) ; le 7 mars encore, à 4h12 (le chacal passe à quelques mètres de la carcasse) ; le 9 mars à 19h52 (le chacal passe à nouveau à quelques mètres de la carcasse).



Un chacal doré capté au piège photographique en mars 2018.



Ce renard roux est passé exactement au même endroit que le chacal doré, la même nuit, moins de 2 h après.

Le Renard est venu régulièrement entre le 21 février et le 15 mars (**Figure 1**).

Lors de la première décade de mars durant laquelle le Chacal doré a été contacté, le Renard est photographié plusieurs fois :

- le 6 mars (environ 20 h avant le premier passage de Chacal) ;
- le 7 mars, 1h14 après *Canis aureus* ;
- cinq passages avant (12 h au plus près) et un passage 1h13 après la visite du Chacal du 9 mars.

Le goupil est par la suite très régulièrement revenu sur la carcasse, a minima jusqu'au retrait du piège photographique le 15 mars.

Analyse des résultats

Renard(s) et chacal(s) ont donc fréquenté le même secteur, les mêmes jours, avec parfois des écarts de passages entre les deux espèces très faibles, d'un peu plus d'une heure. Dans cette situation précise, il ne semble donc pas y avoir d'évitement notable de la part du Renard quant à la présence du Chacal sur les lieux. La présence d'une carcasse ne semble pas avoir entraîné une compétition alimentaire entre les deux espèces largement charognardes, sa consommation ayant d'ailleurs été le seul fait du goupil.

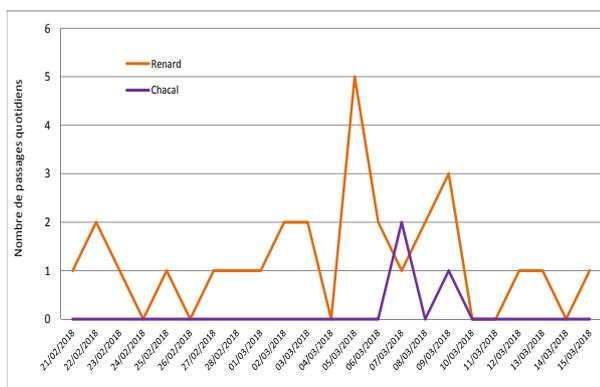


Figure 1.
Nombre de passages de Renard roux et de Chacal doré sur le site n°1 en fonction de la date.

Deuxième secteur : site avec borne de marquage

Matériel et méthode

Un deuxième site de piégeage photographique (suivi par un modèle Bushnell Trophycam puis d'un Stealthcam DS4K) est équipé depuis janvier 2019. Le milieu est une petite zone ouverte directement entourée d'un boisement humide de plaine peu ou pas exploité pour l'activité forestière. La fréquentation anthropique y est très limitée, voire nulle, si ce n'est quelques chiens de chasse en divagation (avec le dérangement qui en découle). Le piège y est laissé tout le temps jugé utile et opportun.

C'est donc ici un suivi sur une longue période (plus de 2 ans), sans ressource nutritive attractive, mais avec de potentiels supports de marquage, notamment une souche pouvant faire office de borne territoriale (via dépôts d'urine et/ou de fèces par les deux espèces de canidés).

Résultats

Sur ce site, ont été enregistrés 3 passages de Chacal et 29 passages de Renard en 25 mois de suivi, soit 10 fois plus de passages de renards que de passages de chacal(s).



Chacal doré capturé au piège photographique en août 2019.

Le premier passage de Chacal doré a été noté le 9 février 2019 à 22h01. Un individu est passé rapidement près de la souche, l'a reniflé et a uriné dessus à la manière d'une femelle (sans lever la patte). Deux jours avant et 10 jours après, un renard est passé et a senti la souche, sans marquer.

Le deuxième passage de Chacal a eu lieu le 23 août 2019 à 20h24. Là encore, l'animal est passé sentir la souche avant de l'asperger de son urine et de partir. Au cours de cette action de marquage, nous avons pu formellement identifier le sexe de l'individu, à savoir un mâle. Un renard est passé 22 jours avant (a senti la souche, sans marquer) et plus d'un mois après (n'a fait que passer, sans sentir ni marquer).

Le troisième passage de *Canis aureus* s'est déroulé le 21 mai 2020 à 20h29. Après avoir inspecté le piège photographique (visiblement non détecté les deux fois précédentes), un chacal est allé sentir la souche avant d'uriner dessus. Un renard est passé 11 jours avant à côté de la souche (sans marquer), puis 5 semaines après le passage du chacal (sans marquer, ni s'attarder).

Analyse des résultats

Comme le montrent la figure suivante et les commentaires précédents, nous constatons que les passages de Chacal précèdent la réduction du nombre de passages de Renard roux (**Figure 2**). L'écart de passage entre les deux espèces est aussi conséquent, le passage d'un renard étant noté entre 10 jours et 5 semaines après le passage d'un chacal. De façon plus nette, nous constatons une activité de passage bien plus marquée chez le Renard en l'absence de Chacal doré, notamment avant le premier passage (janvier 2019) et après le dernier passage de *Canis aureus* (août 2020). A noter aussi qu'à chaque passage, le chacal a marqué la souche de

son urine, action que n'a jamais faite le renard qui se contente juste d'aller sentir le support ou de passer à proximité sans s'y arrêter.

Il semble donc, dans ce cas précis, y avoir une certaine interaction entre les deux canidés tournant visiblement à l'avantage de *Canis aureus*.

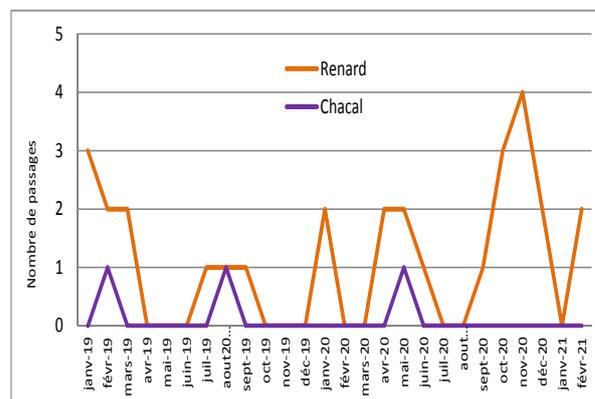


Figure 2. Nombre de passages de Renard roux et de Chacal doré sur le site n°2 en fonction de la date.

Troisième secteur : site avec borne de marquage

Matériel et méthode

Un troisième site de suivi est équipé d'un piège Bushnell Trophycam depuis septembre 2019. Il s'agit d'une petite zone humide, entre boisement et prairie de fauche inondable, avec une fréquentation anthropique très limitée, voire nulle.

Il s'agit ici d'un suivi sur une période d'environ un an et demi, sans élément attractif visible (ressource alimentaire ou support de marquage), sur une possible voie de passage du Chacal doré. A noter que ce secteur est situé à quelques centaines de mètres du site précédent.

Résultats

Sur ce site, ont été enregistrés 2 passages de Chacal et 20 passages de Renard en 18 mois de suivi, soit 10 fois plus de passages pour le second.

Le premier passage rapide de *Canis aureus* (pas d'arrêt, ni inspection du piège, ni marquage urinaire) est enregistré le 7 novembre 2019 à 16h50. Aucun passage de Renard n'a eu lieu ce même mois, ni les deux mois précédents et le mois suivant.

Le second passage de Chacal, tout aussi rapide que le premier, est noté le 11 août 2020 à 00h42. Un passage de Renard a eu lieu deux jours plus tôt et il a fallu attendre un mois après le passage de Chacal pour un nouveau passage de *Vulpes vulpes*

Analyse des résultats

Comme le montre la **Figure 3** et les commentaires précédents, il semble y avoir une possible corrélation entre passage de Renard et passage de Chacal, le premier passant lors des épisodes d'absence du second : modérément de janvier à avril 2020 (entre les deux passages de Chacal), puis intensément (depuis août 2020, après le dernier passage de Chacal).



Chacal doré capté au piège photographique en août 2020.

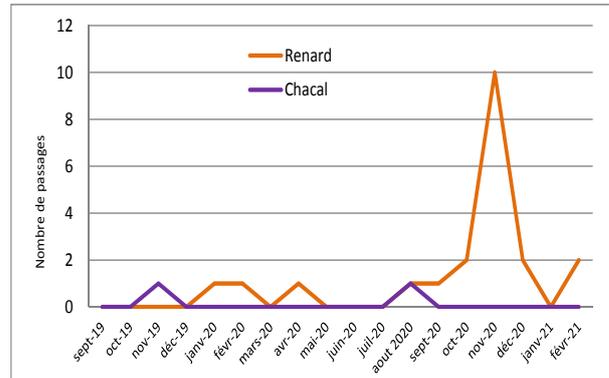


Figure 3. Nombre de passages de Renard roux et de Chacal doré sur le site n°3 en fonction de la date.

Les périodes d'activité du Chacal vs Renard

Les captations photographiques du Chacal doré sur le territoire du suivi indiquent clairement une activité nocturne, au crépuscule et à l'aube. Même si ces résultats ne prennent en compte que huit données, il est à noter que les données issues des autres observations récentes (sur ce même secteur, dans certains territoires suisses et dans les autres secteurs de présence en France) confirment globalement les tranches horaires de déplacement de *Canis aureus* présentées ici (**Figure 4**).

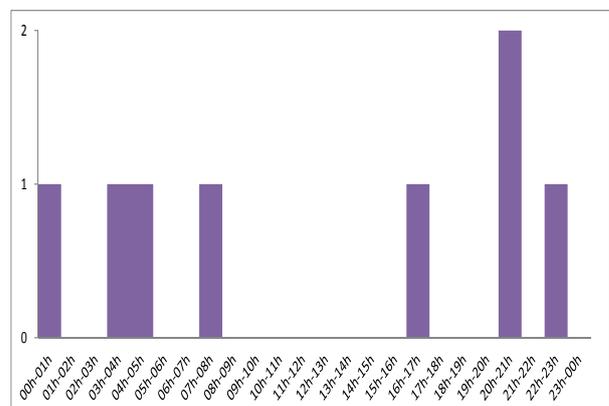


Figure 4. Horaires des passages du Chacal doré

Pour comparaison, le suivi des horaires de déplacements du Renard sur l'ensemble du site (3 secteurs) et sur toute la durée de l'étude indique une activité essentiellement nocturne mais aussi très marquée à l'aube. La tranche 9h-16h est une période de moindre activité, notamment le créneau 10h-14h qui semble correspondre à la période de repos de *Vulpes vulpes* (Figure 5).

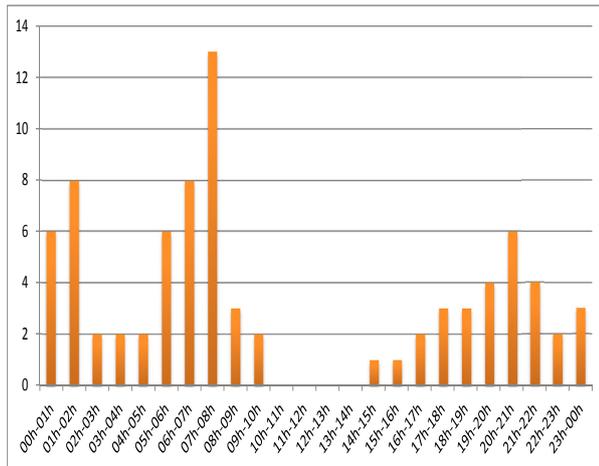


Figure 5.
Horaires des passages du Renard roux

Discussions et perspectives

Malgré le relatif faible nombre de captations photographiques du Chacal (8 passages en 2 ans et demi sur 3 pièges photographiques, contre 80 passages pour le Renard sur la même durée, soit 10 fois plus, au total comme par piège), deux des trois sites pourraient indiquer une possible corrélation entre les deux espèces de canidés : moins de passages de Renard si passage de Chacal, délais de passages du Renard allongés après passage du Chacal, aucun dépôt urinaire de Renard sur borne de marquage utilisée par le Chacal.

Quelques compléments d'information

sont toutefois nécessaires pour plus de rigueur dans l'analyse et l'interprétation des résultats. Tout d'abord, précisons ici que le secteur d'étude est assurément fréquenté par plusieurs renards roux (deux individus observés sur la même vidéo, plusieurs individus différents identifiés via des caractéristiques physiques) alors qu'il est fort probable qu'un seul chacal doré (un mâle) soit actuellement présent sur ce même territoire. Notons aussi que l'utilisation du piège Cuddeback sur le premier site (uniquement en mode photographies, la nuit avec flash incandescent) a certes permis de détecter et de valider la présence de l'espèce (il s'agit de la première photographie en couleur du Chacal doré en France), mais que l'information comportementale apportée par ce modèle demeure évidemment bien moindre que celle procurée par les pièges utilisés sur les deux autres secteurs (Bushnell et Stealthcam, réglables et réglés en mode vidéo).

Bien évidemment, cette toute première étude *in natura* sur l'espèce en France doit être appréhendée comme une contribution à l'amélioration de la connaissance sur le Chacal doré dans ses nouveaux territoires d'adoption. Sur ce secteur de présence, le suivi en cours nécessite d'être poursuivi et l'étude affinée. De plus, cette étude ne concerne probablement qu'un seul individu (visiblement un jeune mâle éclairé) et non pas un couple ou un groupe social dont le comportement territorial (défense du territoire, interactions, marquage...) pourrait être peu ou prou différent.

À terme, sur les territoires communs aux deux espèces, il serait aussi intéressant d'évaluer le degré d'interaction entre le Chacal doré et le Loup gris, la littérature scientifique européenne suspectant un impact négatif de la présence de *Canis lupus* sur les populations de *Canis aureus*.

Enfin, un suivi généralisé des périodes d'activité du Chacal (via notamment les horaires de captation par les pièges photographiques) pourrait être mené dans des secteurs aux conditions environnementales différentes (territoires éloignés et peu perturbés versus habi-

tats proches des activités humaines et des zones urbanisées, par exemple) afin d'appréhender les variations d'activité de l'espèce selon la présence humaine.



Remerciements

Merci à Jean-François DESMET pour sa lecture attentive et ses judicieux conseils.

Bibliographie

ANDRU J., RANC N., GUINOT-GHESTEM M. 2017. Statut, biologie, écologie et gestion d'une espèce de canidés en rapide expansion en Europe : le chacal doré, *Canis aureus* (Linnaeus 1758). Rapport 76 p.

ANDRU J., RANC N., GUINOT-GHESTEM M. 2018. Le chacal doré fait son chemin vers la France. *Faune sauvage* N° 320 : pp 21-27. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/Faune-Sauvage320_2018_Art4.pdf

GILLES C. 2018 Monographie du chacal doré pour l'atlas des mammifères sauvages de Rhône-Alpes
<https://atlasmam.fauneauvergne-rhonealpes.org/accueil/especes/carnivores/chacal-dore/>

Pour citer cet article :

GILLES, C. 2021.
Le Chacal doré en Haute-Savoie : premiers résultats d'étude sur le rythme d'activité de *Canis aureus* et sur ses possibles interactions avec *Vulpes vulpes*.
Plume de Naturalistes 5 : 167-176.

ISSN 2607-0510

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

Analyse des comportements alimentaires du Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) en période de reproduction

Par **Jade CAZANAS & Patrick TRIPLET**

Contact : Réserve naturelle nationale de la Baie de Somme, Syndicat Mixte Baie de Somme, Grand Littoral Picard
1, rue de l'Hôtel Dieu, 80 100 ABBEVILLE



Résumé

Le Tadorne de Belon utilise trois façons de se nourrir : « *Scything/Dabbling* » « *Head-dipping* » et « *Up-ending* ». La technique la plus utilisée est le « *Up-ending* », technique qui permet à l'oiseau de se nourrir des invertébrés de fond.

Mots-clés : Tadorne de Belon, *Tadorna tadorna*, Parc Ornithologique du Marquenterre, comportements, alimentation

Introduction

Le comportement alimentaire du Tadorne de Belon a surtout été étudié dans les milieux estuariens. Sa principale ressource alimentaire y est l'Hydrobie (*Hydrobia ulvae*), petit gastéropode de 2 à 4 mm (OLNEY, 1965). Il se nourrit également de petits crustacés tels que les corophies (*Corophium spp*) et d'insectes. Peuvent également être trouvés des végétaux (VIAIN *et al.*, 2013), des algues vertes et des graines (SUEUR, 1982). L'été, il peut se nourrir de naissain de coques *Cerastoderma edule* (TRIPLET, 1988). Son rythme alimentaire est calqué sur celui des marées, il se nourrit lorsque les hydrobies sont plus facilement disponibles dans le sédiment au moment de la marée montante (OLNEY, 1965). Cette note apporte des éléments sur le comportement alimentaire dans le Parc Ornithologique du Marquenterre, correspondant à la partie terrestre de la réserve naturelle de la Baie de Somme.

Méthodes d'étude

Les données ont été collectées du 1^{er} avril au 30 juin en 2019 et 2021 par Jade Cazanans, Chloé Clavel (juin 2019), Maureen Thuillier (avril 2021), Clarisse Broustet (mai 2021) et par Antoine Martin (juin 2021). Les observations ont lieu à partir de postes d'observation, à raison d'un passage par jour. Si des Tadorne de Belon sont présents, les observations durent quinze minutes, ceci afin de limiter les biais dus à des temps différents.

Trois techniques d'alimentation sont prises en compte (OGEREAU, 1982).

« Scything/Dabbling »

Le Tadorne de Belon filtre l'eau au bord des berges, seul son bec est immergé (**Figure 1**). Cette technique, s'effectuant dans les zones peu profondes (1 à 10 cm) ou dans la vase de surface, permet de brouter les végétaux et notamment les algues.



Figure 1.

Tadorne de Belon se nourrissant en utilisant la technique « Scything/Dabbling »

« Head-dipping »

Le Tadorne de Belon immerge la tête et le cou (**Figure 2**). Cette technique permettant d'attraper des crustacés dans les zones moyennement profondes (10 à 25 cm) s'effectue le plus souvent en nage lente.



Figure 2.

Tadorne de Belon se nourrissant en utilisant la technique « Head-dipping »

« Up-ending »

Le Tadorne de Belon bascule son corps à la verticale dans les zones profondes (45 cm) (OGEREAU, 1982) (**Figure 3**).



Figure 3.

Tadorne de Belon se nourrissant en utilisant la technique « Up-ending »

Tests statistiques

Les tests statistiques sont effectués avec le logiciel R. Pour chaque série à analyser un test de Shapiro est effectué. Un test de Kruskal-Wallis permet de comparer les séries des différentes techniques d'alimentation « Scything », « Head-dipping » et « Up-ending », suivi d'un test de Conover. Des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney par paire ont été effectués pour les différentes techniques d'alimentation entre les deux années d'études.

Résultats

Deux techniques d'alimentation présentent une différence significative entre les deux années d'études : "Scything/Dabbling" et "Up-ending" (**Tableau 1**).

Résultats 2019

La **Figure 4** répertorie le nombre de Tadorne de Belon se nourrissant en utilisant les différentes techniques. Il existe une différence significative entre les 3 techniques (Kruskal-Wallis chi-squared = 22,67, df = 2, p-value = 1,195e-05). Une différence significative entre chaque paire de techniques existe (Test de conover : p₂₁ = 0,0013 ; p₃₁ = 0,0000 ; p₂₃ = 0,0107). La technique la plus utilisée est le « Up-ending ».

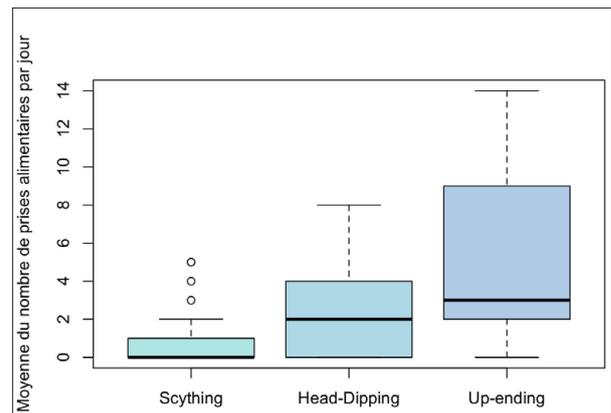


Figure 4.

Effectif de Tadorne de Belon se nourrissant selon les 3 techniques sur le Parc Ornithologique du Marquenterre en 2019

Tableau 1.

Résultats des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney sur les différentes techniques d'alimentation entre les deux années d'études

	Scything/Dabbling	Head-dipping	Up-ending
Scything/Dabbling	W = 779,5 p-value = 0,008966		
Head-dipping		W = 658 p-value = 0,6145	
Up-ending			W = 788 p-value = 0,04243

Résultats 2021

La différence entre les techniques est non significative (Kruskal-Wallis chi-squared = 9,7965, df = 7, p-value = 0,2). La technique la plus utilisée reste le « *Up-ending* » et la moins utilisée le « *Scything/Dabbling* » (Figure 5).

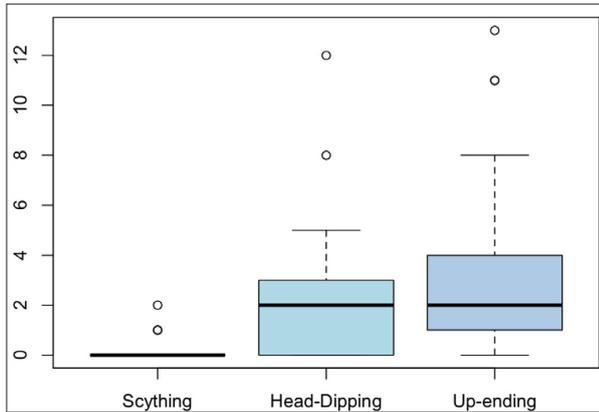


Figure 5.

Effectif de Tadorne de Belon se nourrissant selon les 3 techniques sur le Parc Ornithologique du Marquenterre en 2021

Le nombre moyen le plus élevé de Tadornes s'alimentant est observé sur une lagune côtière, le matin et l'après-midi et pour les deux années d'études. La seule exception est en 2021, le matin quand les oiseaux sont également nombreux à se nourrir sur un plan d'eau douce.

Discussion

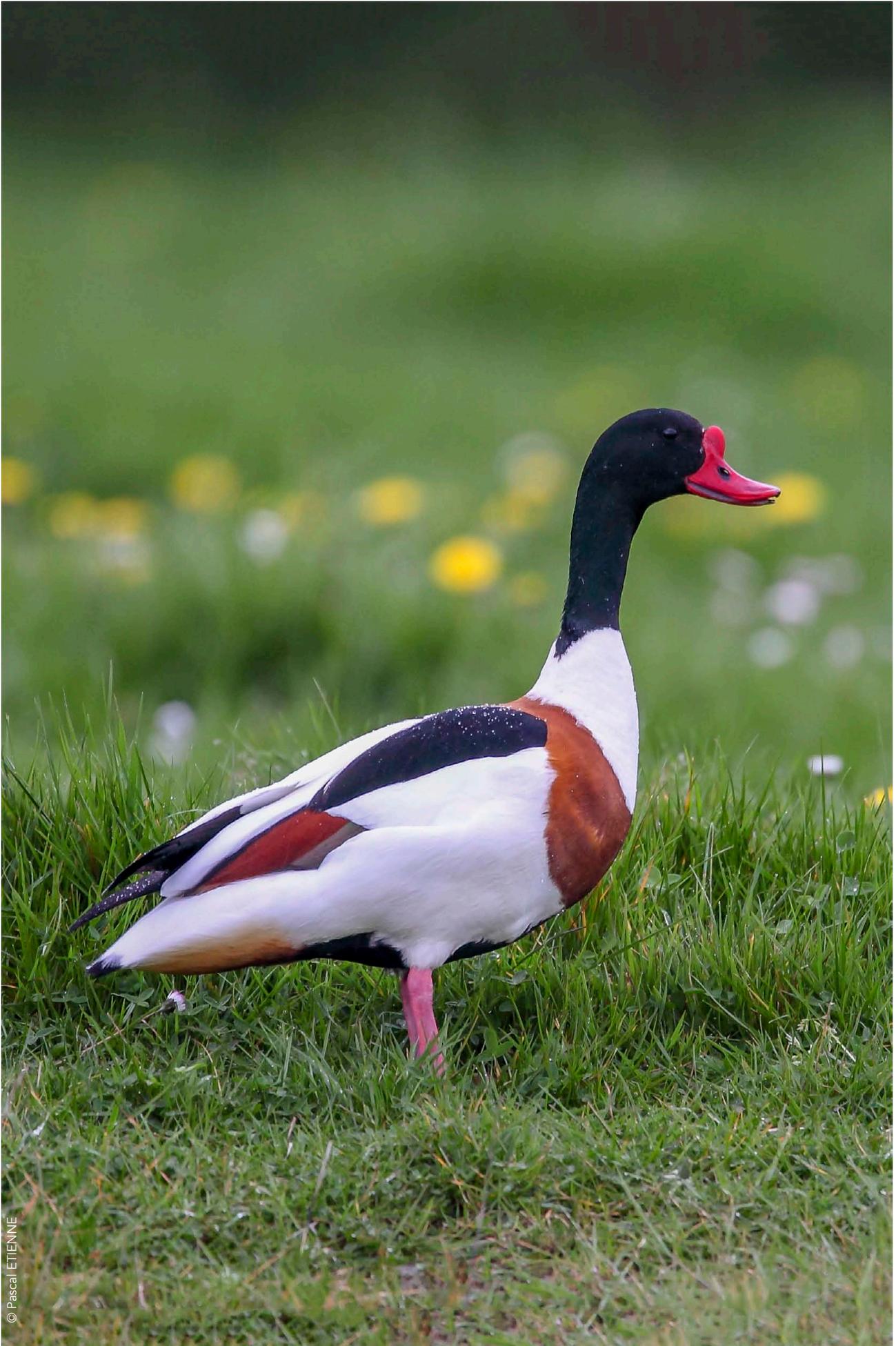
D'une manière générale, les Tadornes de Belon s'alimentent au niveau d'une lagune côtière. Cela représente entre 31,43 et 52,86 % des prises alimentaires observées selon les années et les horaires d'observation. Cette lagune possède une salinité de 5,2 g.L⁻¹ (BLONDEL et al., 2016). Sa richesse en ressources alimentaires est donc plus élevée que les plans d'eau avec une salinité moindre. Ceci explique sûrement le grand effectif présent sur cette lagune.

Le plan d'eau douce apporte entre 11,11 et 31,43 % des prises alimentaires et est donc moins attractif. Les Tadornes y sont très peu présents le matin (en moyenne 2,78 oiseaux en 2019) par rapport à l'après-midi (en moyenne 18,61 oiseaux en 2019) quand ils l'utilisent pour le repos.

La technique alimentaire la plus utilisée est le « *Up-ending* », représentée par 61 % des prises alimentaires en 2019 et 53,39 % en 2021. Ceci suggère la préférence des Tadornes de Belon pour les invertébrés de fond plutôt que les éléments de surface. La technique la moins utilisée est le « *Scything/Dabbling* », qui permet de consommer des végétaux ou de filtrer l'eau.



© Pascal ETIENNE



© Pascal ETIENNE

Bibliographie

BLONDEL M. & MARESCAUX Q. 2011. La Basse Vallée de la Somme. Plan de gestion 2012-2016 - Syndicat Mixte Baie de Somme – Grand Littoral Picard. 132 pages + annexe cartographique.

OGEREAU G., 2003. Utilisation de la vasière et activité alimentation des principales espèces de limicoles et du tadorne de Belon en baie de l'Aiguillon. DEA Exploitation Durables des Ecosystèmes Littoraux.

OLNEY P.J.S., 1965. The food and feeding habits of Shelduck *Tadorna tadorna*. *Ibis*, 107(4), 527-532.

SUEUR F., 1982. Le Tadorne de Belon, *Tadorna tadorna* sur le littoral de la Manche. *Le Héron* 4, 51-68.

TRIPLET P., 1988c. Liste commentée des espèces d'oiseaux consommateurs de Coques *Cerastoderma edule* en Baie de Somme. *Picardie Ecologie* (sér. II-2) : 21-24.

VIAIN A., CORRE F., DELAPORTE P., JOYEUX E. & BOCHET P., 2013. Numbers, diet and feeding methods of Common Shelduck *Tadorna tadorna* wintering in the estuarine bays of Aiguillon and Marennes-Oléron. *Wildfowl*, 61(61), 121-141.

Pour citer cet article :

CAZANAS J. & TRIPLET P. 2021.

Analyse des comportements alimentaires
du Tadorne de Belon.
Plume de Naturalistes 5 : 177-182.

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

ISSN 2607-0510

Les comportements agonistiques du Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) en période de reproduction

Par **Jade CAZANAS & Patrick TRIPLET**

Contact : Réserve naturelle nationale de la Baie de Somme, Syndicat Mixte Baie de Somme, Grand Littoral Picard
1, rue de l'Hôtel Dieu, 80 100 ABBEVILLE



Résumé

Les effectifs du Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) présentent un déséquilibre du sex-ratio en faveur des mâles. Les femelles, ayant un large choix de mâles, incitent ces derniers à être de plus en plus agressifs. En effet l'agressivité garantit une bonne aptitude à la défense du territoire. Les cas d'agressivité entre deux mâles représentent 78 % de l'agressivité totale.

Mots-clés : Tadorne de Belon, reproduction, agressivité, Baie de Somme, Parc Ornithologique du Marquenterre, comportements

Introduction

Sur le Parc Ornithologique du Marquenterre (Réserve naturelle nationale de la Baie de Somme), le sex-ratio des Tadornes de Belon est fortement déséquilibré et s'établit à deux mâles pour une femelle en moyenne (TRIPLET *et al.*, 1997). Les parades impliquent de nombreux oiseaux et la distance entre les différents couples est très faible ce qui est propice aux situations conflictuelles. Il est possible que le surnombre de mâles augmente également leur agressivité ce qui pourrait alors impacter la reproduction (TRIPLET *et al.*, 1996 ; 1997). Ce travail présente les différents comportements agressifs intra et interspécifiques auxquels se livrent mâles et femelles et tente de mettre en évidence le rôle de ces comportements dans la réussite des couples lors de la reproduction.

Méthodes d'étude

Les données ont été collectées du 1^{er} avril au 30 juin en 2019 et 2021 par Jade Cazanans, Chloé Clavel (juin 2019), Maureen Thuillier (avril 2021), Clarisse Broustet (mai 2021) et par Antoine Martin (juin 2021).

Observations comportementales agonistiques

Est appelé comportement agonistique un comportement agressif ou relatif aux conflits. Plusieurs comportements sont connus (PATTERSON, 1982) et sont donnés avec leur nom anglais et une première traduction française, car jusqu'à présent ces termes n'ont pas été traduits.

Le « Lunge » (Projection vers l'avant)

C'est la forme de menace la plus simple. Il est effectué par les mâles et les femelles (**Figure 1**). L'agresseur tend le cou, le bec légèrement ouvert vers sa victime. Si celle-ci ne fuit pas rapidement et est proche, ce comportement peut aboutir à une attaque (PATTERSON, 1982).



Figure 1.

Tadorne de Belon effectuant un Lunge envers un congénère (dessin : Clarisse Broustet)

Le « Head-down » (Attaque, tête baissée)

Les plumes du dos sont hérissées (**Figure 2**). L'animal apparaît comme bossu. Le cou et la tête sont tendus, parallèles au sol et vers la victime. Ce comportement peut se faire lorsque l'oiseau reste sur place mais aussi en marche normale ou rapide, à la nage ou en vol (BOASE, 1935 ; PATTERSON, 1982).



Figure 2.

Tadorne de Belon effectuant un Head-down (dessin : Clarisse Broustet)

Le « Fight » (Combat)

Les deux individus saisissent du bec les plumes dorsales de leur adversaire et tentent de se donner des coups d'ailes (**Figure 3**). Le combat peut mener à la mort d'un des deux mâles (ENGLÄNDER & BERGMANN, 2000).



Figure 3.

Tadorne de Belon effectuant un combat (dessin : Clarisse Broustet)

Le « Head-throwing » (Attaque par projection de la tête)

C'est le comportement de parade le plus remarquable, effectué uniquement par les mâles (**Figure 4**). BOASE (1935) l'appelle aussi *bowing*. La tête est étirée puis jetée vers le bas et vers le haut. Le mouvement est rapide et répété ce qui donne l'impression que la tête dessine un cercle. Le *Head-throwing* peut être très lent et accompagné d'un sifflement.

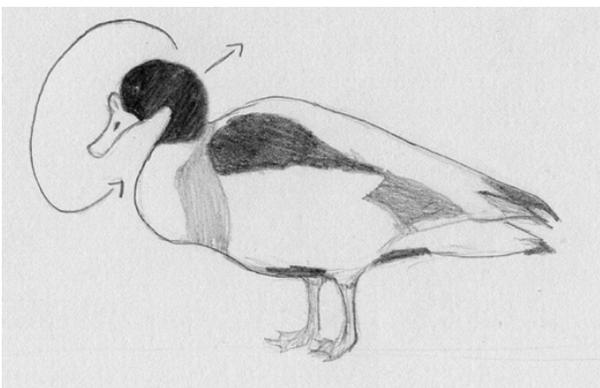


Figure 4.

Tadorne de Belon effectuant un Head-throwing (dessin : Clarisse Broustet)

Le « Inciting » (Incitation)

C'est un comportement de parade de la femelle. Le cou et la tête sont parallèles au sol et la tête effectue des mouvements de droite à gauche (**Figure 5**). Il peut s'accompagner d'un aboiement. Pendant ce comportement, la femelle se tient près de son partenaire ou tourne autour de lui. Celle-là court vers son partenaire et l'incite à attaquer un mâle ou un couple proche. Cependant, le mâle est parfois agressif sans que la femelle l'ait stimulé. Ce comportement d'incitation de la femelle montre à la fois l'agressivité face aux ennemis mais aussi l'attachement au partenaire (ENGLÄNDER & BERGMANN, 2000).

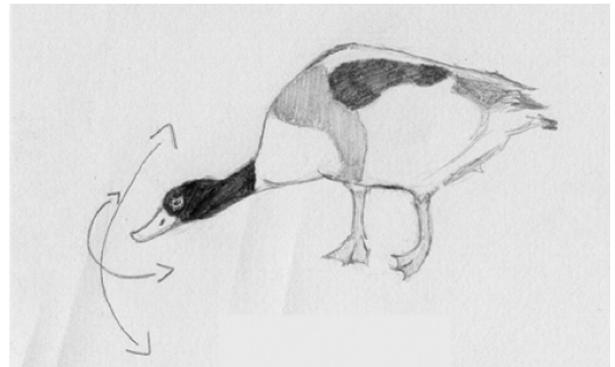
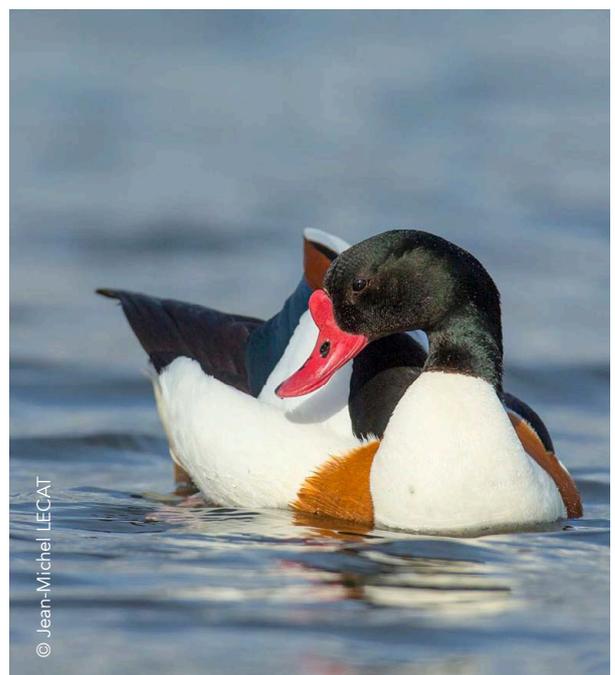


Figure 5.

Tadorne de Belon effectuant un inciting (dessin : Clarisse Broustet)



L' « Alert posture » (Attitude d'alerte)

L'individu reste en position immobile, vigilant, tête haute et plumes lissées (**Figure 6**). Il est cependant difficile de savoir si l'objet de cette attention soudaine est un congénère ou un prédateur. Sont prises en compte les postures d'alerte couchée, debout mais aussi à la nage. BOASE (1935) décrit une posture similaire à l'Alert posture mais moins intense, qu'il appelle *Rest-intent*. Ici, les deux postures ont été confondues. L'alerte est observée lorsque l'excitation au sein du groupe augmente. Il est parfois difficile de distinguer l'objet de l'alerte mais celle-ci est souvent lancée par le mâle lorsque la femelle sort du nid, lorsqu'un couple étranger ou un prédateur s'approche du territoire et lors d'un événement inhabituel ou d'un dérangement.

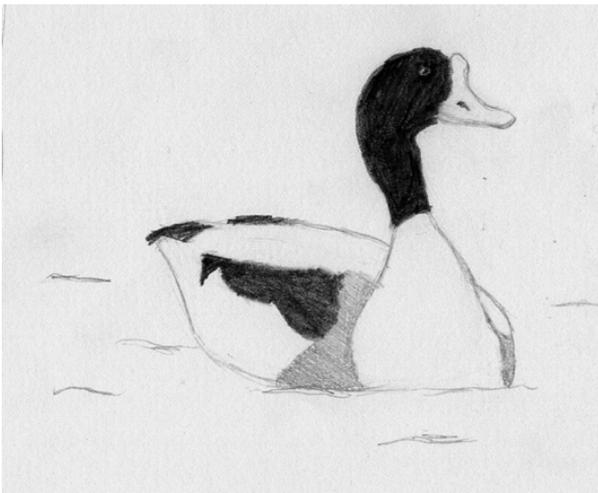


Figure 6.

Tadorne de Belon effectuant une Alert posture sur l'eau (dessin : Clarisse Broustet)

Le « Bill-tipping » (Pointage du bec vers le haut)

Il est pratiqué par les deux sexes précédemment à l'envol (**Figure 7**). BOASE (1935) le décrit comme un salut. Le cou et la tête sont tendus vers le ciel et le bec est balancé brusquement vers le haut. Le mouvement peut être répété jusqu'à ce que l'oiseau s'envole ou, parfois, retrouve une posture différente. Ce mouvement est utile pour définir un départ imminent. Il est utilisé par les Tadornes alertés par une présence humaine ou un prédateur. Les mâles venant d'être agressés, ou prêts à fuir, le pratiquent également. Ce peut être aussi un signal de départ pour les couples.

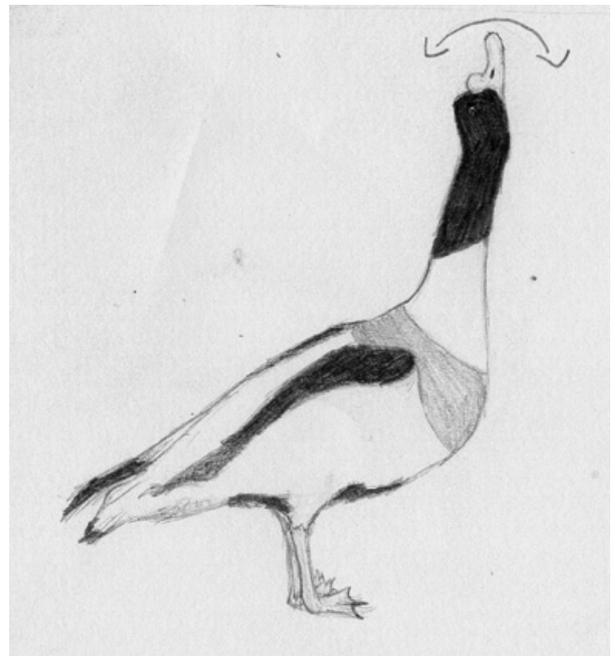


Figure 7.

Tadorne de Belon effectuant un Bill-tipping (dessin : Clarisse Broustet)



Le « Whistle-shake » (Redressement sonore)

C'est un mouvement exécuté par les mâles (Figure 8). Le corps est élevé, la tête et le bec pointent vers le haut. L'ensemble du corps effectue une rotation comme s'il tremblait. Le mouvement est accompagné d'un sifflement. Le bec est soudainement baissé puis revient à sa position initiale. Il est pratiqué pour des alertes moyennes, comme l'apparition d'un humain à distance. Il est aussi observé chez des mâles venant d'être agressés par un congénère ou est pratiqué avant le toilettage, après l'atterrissage ou à la suite d'un dérangement (ENGLÄNDER & BERGMANN, 2000).

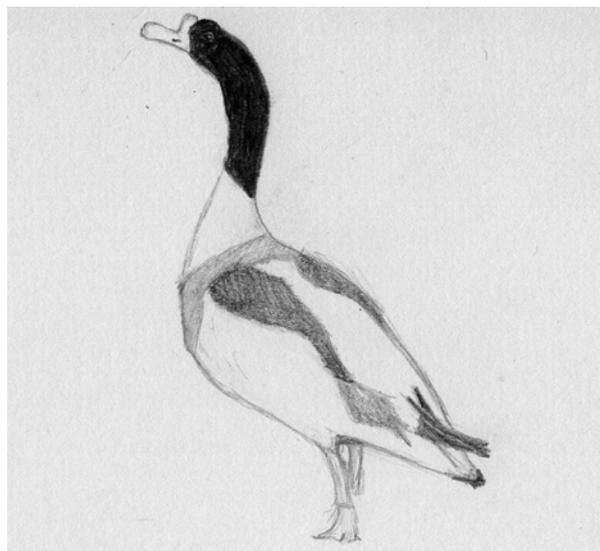


Figure 8.

Tadome de Belon effectuant un Whistle-shake (dessin : Clarisse Broustet)



© Jean-Michel LECAT

Résultats

Comportements selon le sexe

L'analyse porte sur 1 591 comportements de mâles et 262 comportements de femelles (Figure 9). Le comportement le plus représenté chez les mâles est le *Head-throwing* (44 %) et chez la femelle l'*Inciting* (48 %). Ce dernier est exclusivement pratiqué par la femelle tandis que le combat est exclusivement pratiqué par le mâle. Le *Whistle-shake* représente 13 % des comportements du mâle et 1 % de ceux

de la femelle. Ce comportement pourrait également entrer dans les comportements de parade. En effet, il intimiderait les autres mâles et serait synonyme de bonne condition corporelle et serait donc attractif pour les femelles.

Le *Bill tipping* est pratiqué par le mâle lorsqu'il n'y a pas de danger afin d'attirer l'attention de la femelle (ENGLÄNDER & BERGMANN, 2000) et représente 8 % des comportements du mâle et 3 % de ceux de la femelle. Alerte et parades sont étroitement liées.

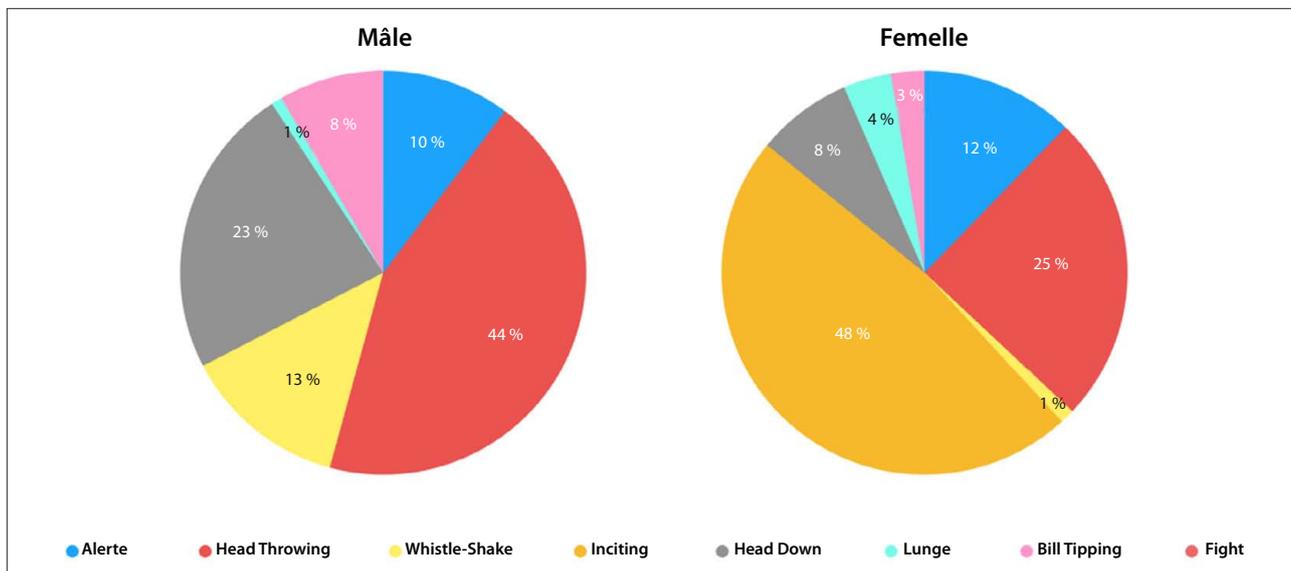


Figure 9. Comportements agonistiques des mâles et des femelles exprimés en pourcentage du nombre de cas (respectivement 1591 et 262 comportements analysés)



Agressivité intraspécifique

La majorité des relations d'agressivité intraspécifique concerne les mâles (322 cas). Dans 47 autres cas, un mâle attaque une femelle et dans 14 cas la femelle attaque un mâle. Seules 12 attaques de mâles sont orientées vers des couples (Figure 10).

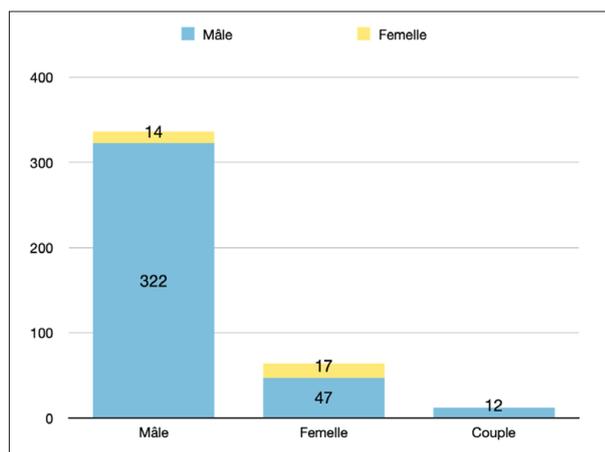


Figure 10.
Répartition des cas d'agressivité en fonction de la victime

Dans 157 cas, le comportement d'agressivité dit *Head-Down* est effectué sur terre et en marchant. Dans 87 cas il est situé sur l'eau et en vol (Figure 11). Ce comportement est plus souvent situé au-dessus de l'eau qu'au-dessus de la terre. Dans 64,8 % des cas d'agression entre deux mâles, l'agresseur possède une plus petite caroncule que la victime.

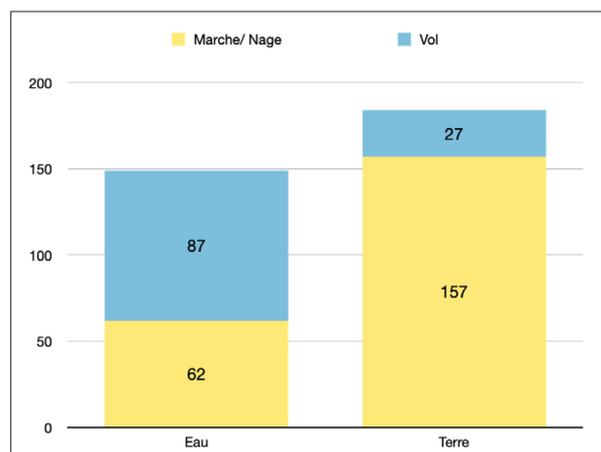


Figure 11.
Pourcentage de *Head-down* observé en fonction du milieu et du mode de déplacement



Agressivité interspécifique

La plupart des cas d'agressivité interspécifique impliquent le mâle, mais la femelle se montre également agressive envers d'autres espèces comme le Canard souchet *Spatula clypeata*, la Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus* ou la Foulque macroule *Fulica atra* (Figure 12).

Les conséquences des agressions interspécifiques varient selon l'espèce. Dans 9 cas sur 10, l'Avocette élégante ne fuit pas. L'interaction se termine par une fuite du Tadorne de Belon dans 4 cas sur 9 lors des interactions avec les Mouettes rieuses (Figure 13).

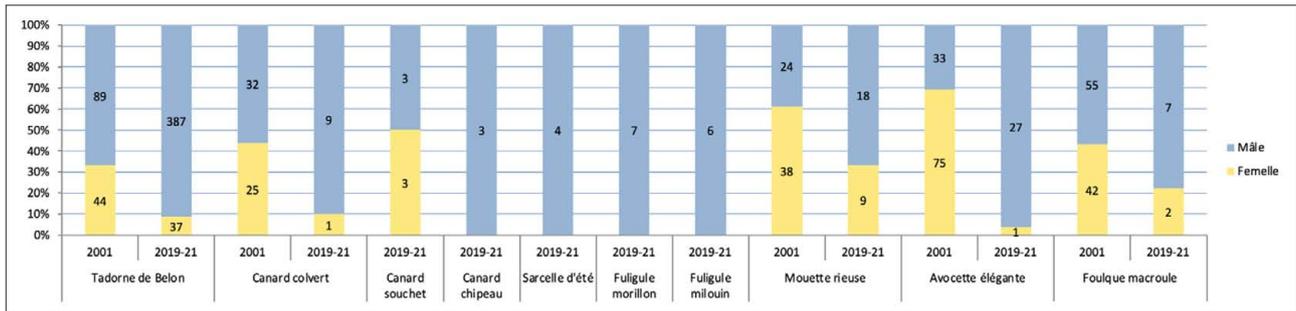


Figure 12.

Répartition des cas d'agressivité sur les différentes espèces en fonction des sexes pour l'étude de 2019-2021 et l'étude de 2001 (Richard & Triplet) (jaune : femelle ; bleu : mâle).

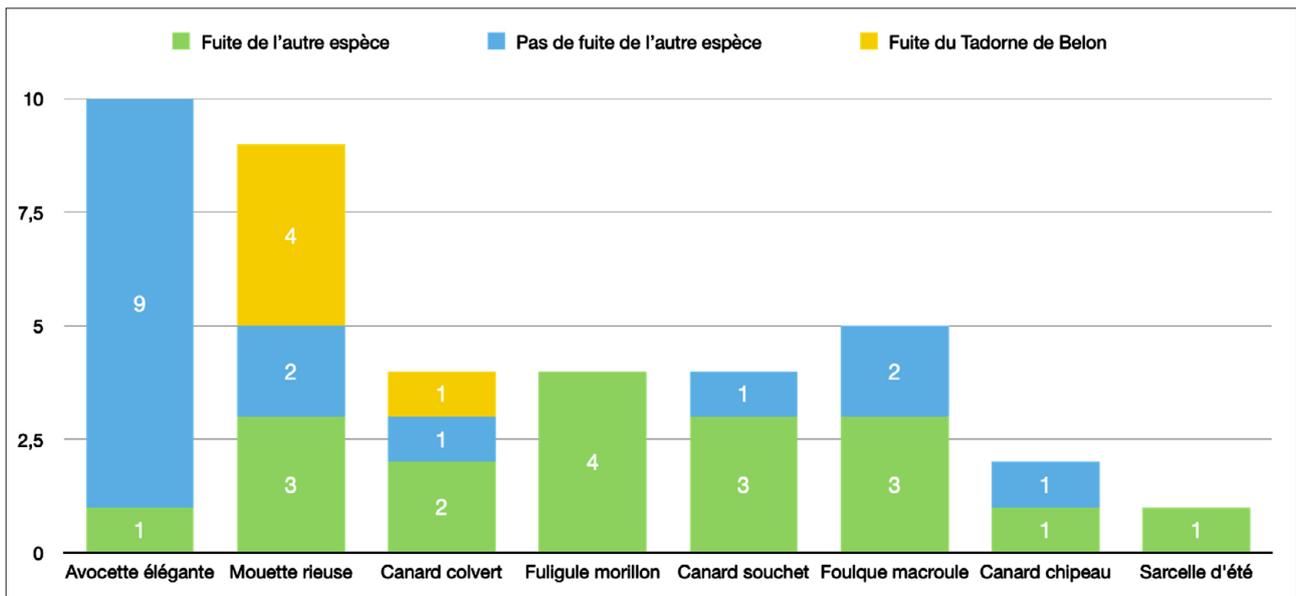


Figure 13.

Conséquences des différentes interactions interspécifiques (vert : fuite de l'autre espèce ; bleu : pas de fuite de l'autre espèce ; jaune : fuite du Tadorne de Belon)

Discussion

D'après PATTERSON (1982), tous les comportements n'ont pas la même fréquence, le *Head-down* représente 48 % des comportements agonistiques et le *Lunge* 29 %. Dans notre étude, le comportement le plus effectué est le *Head-throwing* (41 %), le *Head-down* se situe en deuxième position avec 21 %. Ces différences peuvent être dues à la période à laquelle ont été obtenues les observations : d'avril à juin dans notre étude, de janvier à mars dans celle de PATTERSON. Le *Head-throwing*, décrit comme un comportement de parade, peut également être utilisé comme technique d'intimidation lorsqu'un couple s'approche du territoire d'un autre. Ce comportement de défense renforce le couple (ENGLÄNDER & BERGMANN, 2000). Le *Head-throwing* peut donc être interprété comme un comportement agressif moins intense que le *Head-down*. Ces interprétations d'un même comportement peuvent expliquer leur forte occurrence surtout en période de reproduction. Ici, parades et agressivité sont étroitement liées.

Dans les comportements de *Head-down* 55,3 % s'effectuent au sol lorsque les individus sont proches mais pas assez pour déclencher un *Lunge*. Sur l'eau, le *Head-down* semble plus violent et se solde généralement par la fuite d'un des deux belligérants. Sur l'eau également, si un couple ou un autre individu empiètent sur leur territoire, le mâle se montre très agressif pour défendre sa femelle.

D'après ENGLÄNDER & BERGMANN (2000), 78,2 % de comportements agressifs ont lieu entre deux mâles et notre pourcentage de 75 % est donc

comparable. Patterson indique que les comportements agressifs des mâles semblent être initiés par les femelles. L'*Inciting* représente 48 % du comportement des femelles qui auraient une préférence pour les mâles se montrant les plus agressifs, car ils seraient plus aptes à défendre le territoire et la future couvée. L'excès de mâles offre donc aux femelles un large choix. Les mâles se montrent donc agressifs pour espérer être choisis et avoir une descendance. Avec une forte concentration de Tadornes au même endroit, les individus se trouvent regroupés, ne vivant plus en couples isolés. D'après PATTERSON (1982), il existerait une hiérarchie au sein des groupes. Les mâles occupant le plus haut rang social ne sont pas les plus vieux ni les plus gros, mais ceux qui font preuve d'une forte agressivité et qui sont appariés. Les efforts pour être le mâle le plus agressif seraient mis en œuvre pour garder et défendre la partenaire ainsi que le territoire de nourrissage.

Sur 24 cas observés sur 37 comportements agressifs entre mâles, l'agresseur possédait une plus petite caroncule que sa victime. La dimension de la caroncule augmente avec le taux de testostérone et il existe une corrélation forte entre sa taille et celle des testicules (YOUNG, 1970). La femelle devrait donc être attirée par les mâles avec une grosse caroncule, reflet de sa bonne forme physique. Les mâles pourraient donc compenser leur caroncule moins imposante par une agressivité (*Head-down*) et des attaques plus fréquentes et violentes. Cependant, la grosseur de la caroncule ne semble pas être synonyme d'une agressivité plus importante bien que les mâles avec les plus grosses caroncules soient considérés comme plus efficaces

pour défendre les zones alimentaires et donc plus aptes à une reproduction fructueuse (FERNIS *et al.*, 2005). Le mâle s'occupe ainsi de la défense du territoire de nourrissage et de la femelle lors de ses sorties pour s'alimenter. Ce comportement implique un couple solide dont les membres ne s'éloignent pas l'un de l'autre. Le mâle doit reconnaître sa femelle de loin et au son et ne s'intéresser qu'à sa défense (ENGLÄNDER & BERGMANN, 2000). Il a souvent été observé que le mâle est en alerte, généralement sur l'eau, pendant que la femelle s'alimente dans l'eau. Pendant la période de nidification, la femelle semble décider des activités pendant que le mâle la surveille, prêt à la défendre.

Les mâles sont agressifs envers les autres mâles mais peuvent l'être aussi envers les femelles ou d'autres espèces dont notamment d'autres anatidés. Les femelles se montrent agressives envers les Foulques macroules, les Mouettes rieuses, les Avocettes élégantes, les Canards souchet et les Canards colvert. Ces données diffèrent de celles relevées par RICHARD et TRIPLET (2001) faisant apparaître une agressivité des femelles envers les autres espèces plus diversifiée et importante. Ces différences peuvent être dues au faible nombre de cas d'agressivité interspécifique observé. Les anatidés fuient après l'agression et aucun cas d'agressivité d'un anatidé envers un Tadorne de Belon n'a été recensé.

Le limicole subissant le plus d'agressivité de la part des Tadorne de Belon est l'Avocette élégante (28 cas), ce qui est en accord avec les résultats de RICHARD et TRIPLET (2001). Notons qu'après une attaque, l'Avocette élégante peut riposter ou se décaler de quelques mètres mais ne fuit qu'une fois sur neuf. Vient ensuite dans la fréquence des attaques la Mouette

rieuse qui fuit trois fois sur neuf et a été observée plusieurs fois attaquant en premier un Tadorne de Belon ; celui-ci fuit 4 fois sur 9.

Ces interactions sont observées tardivement dans la saison, au moment où les jeunes sont déjà nés. Cela s'explique par le comportement plus agressif de la femelle qui protège ses jeunes des congénères et des autres espèces.

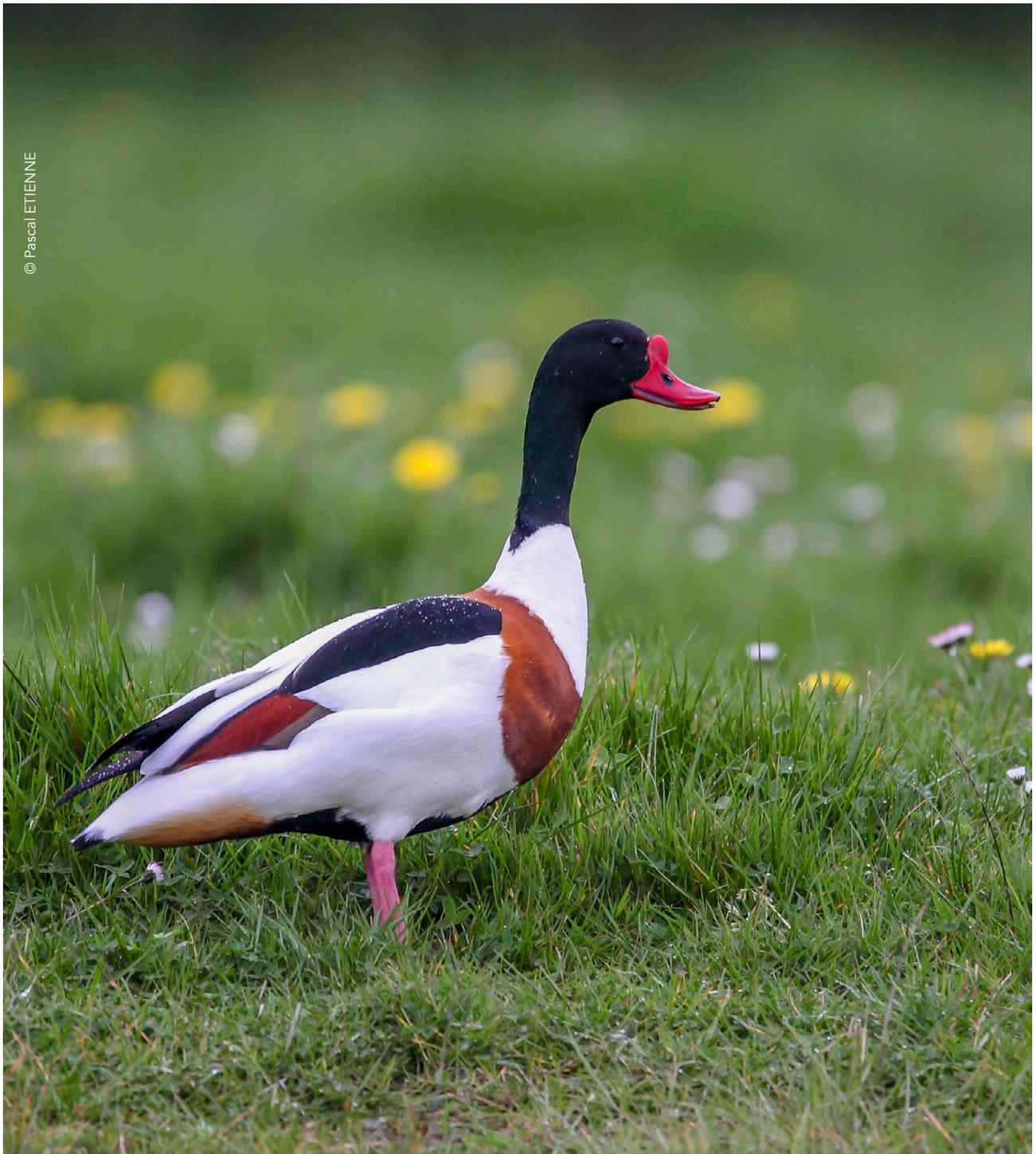
La différence de réaction de fuite entre les espèces peut être due au fait que les agressions envers les anatidés se font sur l'eau lorsqu'ils sont en alimentation. Il est donc moins contraignant pour eux de fuir par rapport à une espèce qui serait agressée sur son territoire de ponte. Les cas d'agressivité envers les Avocettes élégantes et les Mouettes rieuses se produisent ainsi sur les îlots sur lesquels elles nichent. Elles ne peuvent abandonner leur nid et ripostent. Cette réaction de non-fuite des Avocettes peut aussi être due à leur habitude de cohabiter avec les Tadorne de Belon.

Les comportements agressifs sont donc très nombreux chez le Tadorne de Belon. Ceci peut être une conséquence du sex-ratio déséquilibré et un facteur limitant le succès de leur reproduction. Cela peut mener notamment à des processus de harcèlement impliquant plusieurs mâles pour une seule femelle (TRIPLET *et al.*, 1997), allant jusqu'à des viols collectifs (SUEUR & TRIPLET, 1999). Les femelles risquent ainsi de se noyer ou d'être écrasées au sol. En avril 2019, une femelle a été aperçue boitant et déplumée au niveau de la tête, conséquence probable de la violence d'un mâle ou d'un viol collectif. Ces agressions affaiblissent les femelles, diminuent leur forme physique et augmentent leur mortalité (obs. pers).

D'autre part, l'excès de mâles empêche la formation de couples solides à cause de l'agressivité des mâles célibataires (SUEUR & TRIPLET, 1999). Les couples sont contraints de choisir leur territoire en fonction des oiseaux non nicheurs, évitant les mâles célibataires.

Certaines femelles couveuses sont attendues par des mâles célibataires à la sortie du terrier (SUEUR & TRIPLET, 1999). Les conflits autour des terriers épuisent

les femelles, ce qui peut entraîner l'abandon des couvées, des œufs dans les dunes ou une reproduction tardive. Ces comportements agressifs des mâles envers des femelles prêtes à nicher ou couvant peuvent provoquer leur affaiblissement. Les femelles éprouveraient alors des difficultés à mener à bien la nidification. Cette agressivité pourrait expliquer les dates tardives des éclosions sur le site (TRIPLET *et al.*, 2002).



Bibliographie

BOASE H., 1935. On the display, nesting and habits of the Shelduck. *Brit. Birds*, 28: 218-225.

ENGLÄNDER W. & BERGMANN H., 2000. Le Tadorne de Belon, *Éveil nature*. 72 p.

FERNS P., REED J. P., GREGG E. D., O'HARA C., LANG A. & SINKOWSKI G.R., 2005. Bill knob size and reproductive effort in Common Shelducks *Tadorna tadorna*. *Wildfowl* 55 : 49-60.

JENKINS D., Murray M. G. & Hall P. 1975. Structure and regulation of a Shelduck (*Tadorna tadorna* L.) population. *J. Anim. Ecol.* 44: 201-231.

PATTERSON I.J., 1982. The shelduck *Tadorna tadorna* – a study in behavioural ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 276 p.

RICHARD E. & TRIPLET P., 2001. L'agressivité du Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* pendant la période de reproduction, *Avifaune Picarde* 11 : 89-92.

SUEUR F. , 1982. Le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* sur le littoral de la Manche. *Le Héron* 4 : 51-68.

SUEUR F. & TRIPLET P. 1999. Les oiseaux de la Baie de Somme, Inventaire commenté des oiseaux de la Baie de Somme et de la Plaine Maritime Picarde. SMACOPI, Groupe Ornithologique Picard, Conservatoire du Littoral, Réserve Naturelle de la Baie de Somme, 510 p.

TRIPLET P., CARRUETTE P. & RICHARD E., 1997. Le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* nicheur de la plaine maritime picarde : un cas particulier de population à déséquilibre des sexes. *Alauda* 65 : 229-236.

TRIPLET P., SUEUR F., CARRUETTE P., 2001. Suivi à long terme de la reproduction du Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) dans la Plaine Maritime Picarde (France). *Aves* 38 : 61-68.

YOUNG C. M., 1970. Shelduck parliaments. *Ardea* 58: 125-130.

Pour citer cet article :

CAZANAS J. & TRIPLET P. 2021.

Les comportements agonistiques du Tadorne de Belon (Tadorna tadorna) en période de reproduction
Plume de Naturalistes 5 : 183-194.

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

ISSN 2607-0510

PLUME DE NATURALISTES



Moments nature



© Michel Baratand

numéro 5
déc. 2021

SOMMAIRE

La quête de nature ; introduction à la rubrique "Moments nature"

par Michel Barataud p. 195

Défense de l'image (extrait)

par Robert Hainard p. 197

La hêtraie à houx un matin de janvier

par Michel Barataud p. 201

Carnets de Guyane : la Grotte caïman

par Ondine Filippi-Codaccioni p. 205



Graphisme : © Philippe GRIMONPREZ



Grues cendrées
Gravure : © Michel JAY

La quête de nature.

Introduction à la rubrique "Moments nature"

| Par Michel Barataud

Cette nouvelle rubrique de la revue Plume de naturalistes, tente d'établir un équilibre entre la part de l'étude au protocole raisonné, et celle des sens de l'observateur, dans la narration du spectacle de la nature.

La première, dominante dans le monde scientifique actuel, établit des règles qui tentent d'isoler un fait des influences perturbatrices de sa description objective : interférences des facteurs connexes et subjectivité de l'observateur. Cette louable aspiration à l'objectivité, poussée un peu loin, peut se substituer à l'intérêt premier pour l'objet étudié, devenir son propre but et isoler le fait naturel des interconnexions qui participent à son identité.

La seconde a pour elle la légitimité historique : les Hommes du Paléolithique ont nécessairement observé ce que nous appelons désormais « la nature », en priorité de manière sensorielle ; question de survie bien sûr ; mais aussi, déjà, de plaisir contemplatif comme en témoignent les oeuvres artistiques du Pléistocène.

Ce n'est que depuis quatre siècles que l'emprise de la raison, très récemment déléguée à nos prolongements technologiques (qui manifestent déjà leur tendance à l'autonomie), relègue l'observation directe au divertissement poétique.

Quels que soient l'angle de vue choisi et l'arsenal technique ou biologique utilisé, toutes les approches relèvent exclusivement des affaires humaines : nous sommes à la fois le collecteur, l'analyste et l'unique destinataire des connaissances sur la nature sauvage, dont nous nous sommes démarqués tout en la perturbant de nos multiples influences. N'oublions jamais cette circularité auto centrée lorsque nous sommes tentés de hiérarchiser la valeur des différentes voies de perception et de compréhension du monde. Quant à l'argument de « mieux connaître pour mieux protéger », qui peut affirmer que les poètes et les peintres n'ont pas contribué autant - sinon plus - que les scientifiques à cet objectif ?

Pour tout naturaliste francophone né au XX^e siècle, la personne et l'œuvre de Robert Hainard (1906-1999) incarnent à merveille l'approche sensorielle en tant que voie d'accès concrète à la compréhension de la nature. Souhaitant que son influence résonne encore longtemps dans les fibres humaines sensibles à la nature, nous reproduisons ici un extrait (p. 85-90) du livre «Défense de l'image» écrit en 1967. Le choix était ardu, tant sa production littéraire est riche ; et que dire des gravures, peintures et sculptures ! Nous invitons tous les curieux de nature à visiter le site de la Fondation Hainard (<https://www.hainard.ch/>), à lire et relire les livres, admirer les

œuvres de Robert et Germaine. Merci à cette fondation, et à Marie Pflug Hainard en particulier, d'avoir accompagné avec bienveillance la reproduction de ce texte et des illustrations, permettant un parrainage émouvant et prestigieux de cette rubrique.

A la suite de ce moment de grâce, quelques contributions, tremblantes d'humilité, ont osé s'aventurer. A votre tour, si cela vous tente et vous correspond, de décrire vos sensations d'observateurs devant des scènes naturelles belles, étranges, drôles, émouvantes... sans risque de se heurter à des préjugés. C'est aussi cela, « notre nature ».



© Michel Barataud

Atelier de Robert Hainard à Bernex (Suisse).

Étapes de la production d'une gravure sur bois, du croquis de terrain à l'estampe, en passant par les planches gravées en bas relief, chacune correspondant à une couleur, qui imprimeront la feuille à l'aide d'une presse à bras.

Défense de l'image

(extrait ; pages 85 à 90)

Robert Hainard ; 1967

J'attends de la nature des images toujours imprévues, quoique désirées, pressenties, reconnues. Certains écrivent sous la dictée de leur inconscient. Je le fais sous celle de la nature. Elle radote beaucoup moins.

La grande forêt où je rôde pendant des jours, tout enveloppé par sa vie puissante et sourde, qui laisse à peine entrevoir un lambeau de ciel où filent les nuages, où une partie de roche nue permet seule une échappée sur la plaine. L'alpe aux durs contrastes, lumière éclatante, ombres noires, reflets violents, ses neiges à l'éclat insoutenable, ses rochers rugueux encroûtés de lichens, ses herbes brunes et dures, ses brouillards fantastiques ; la douceur cendrée d'un beau jour d'automne, peut-être que tout cela ne nourrit mes images que pour moi, comme tant d'impressions se nouent, par pure association, à tel « souvenir », objet par lui-même sans intérêt.

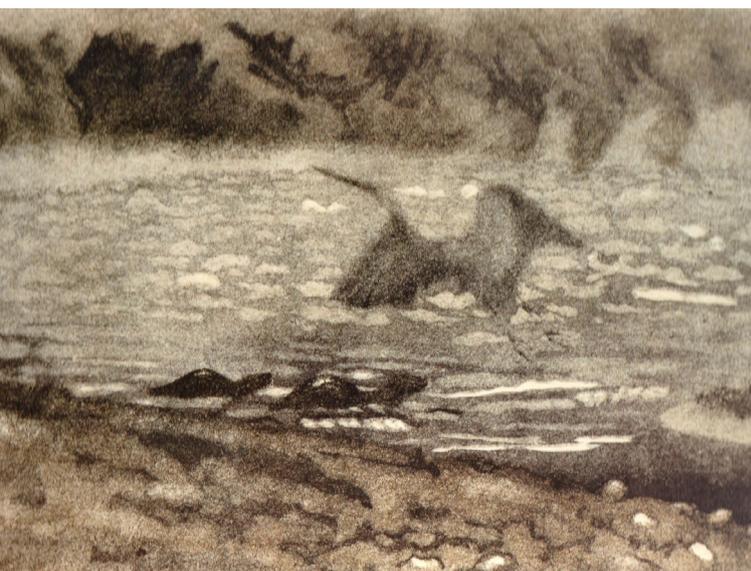
Petit jour au bord de la rivière, sous la pluie, dans l'odeur sucrée des bois mouillés, la verdure menue d'avril cachant mal les rameaux noirs, et c'est la loutre émergeant au bord des graviers. Pistes de sangliers découvertes à l'aube, suivies en rampant sous les broussailles où les bêtes taillées en pointe passent si bien ;

la neige tombe des branches en paquets sourds, en cascades poudreuses. Sous les grands sapins, la terre remuée est toute noire. Moulant les petits sabots précis, les pattes déliées et fortes, la piste suit les crêtes, s'enfonce dans les ravins, traverse une gorge rocheuse. Le plus souvent, cela finit par un bruit de bois rompu, la fuite impétueuse des bêtes qui savent se défilier derrière les sapins chargés de neige alors que vous passez une petite crête ou enjambez un arbre tombé. Et le regret ému devant les formes moulées dans la terre qui garde quelques soies rudes. Parfois, c'est la vision du tas poilu, serré contre le vent qui chasse la neige, ou la bête qui revient après un long moment et



Sanglier. Robert Hainard.
Gravure sur bois n°13 ; 1929.

passe tout près. Innombrables nuits passées couché sur la neige ou accroché à un arbre, dans le sourd éclat de la lune et le vent glacé qui descend des monts. Appels sonores et étouffés des chats-huants, cris fantastiques des renards amoureux. Les écorces, les pierres semblent durement sculptées par la lumière. Et pourtant le lièvre qui passe à bonds précautionneux, coupés de haltes inquiètes, n'est qu'une ombre indécise dont le poil boit le clair de lune. Longues nuits où rien ne passe, sommeil tendu mais voluptueux, alerté par le moindre bruit ; regards périodiques au paysage où les ombres tournent lentement. Nuages qui glissent et cachent la lune, sommeils sous la bâche qui condense le souffle, au petit bruit caressant des flocons, ou à l'abri d'une caverne. Intimité de se pelotonner au pied d'un arbre, loin des hommes et espérant les furtives présences qui nous évitent. A longs chuintements, le vent galope sur les crêtes, l'ombre des branches quadrille le sol brillant de rosée ou de givre. A travers leurs entrelacs brillent quelques étoiles.



Deux formes émergent : les loutres ; avec un cri aigre, le héron s'envole et se fond dans la nuit.
Robert Hainard.

Gravure sur bois extraite de "Nuits d'hiver au bord du Rhône", Tribune Editions, Genève, 1988.



Cerf et loup. Robert Hainard.
 Gravure sur bois n°166 ; 1948.

Lorsque j'ai vu, dans la forêt bulgare, l'ours revenir au sanglier qu'il avait tué, la bosse de ses épaules, son museau flairant dessiné un instant par un rayon de lune filtrant sous les hêtres ; lorsque à ma quatrième nuit d'affût dans un arbre j'aperçus le loup sur la neige, dans l'ambre et la cendre d'un dernier quartier de lune, face au grand cerf qu'il avait cherché à surprendre ; lorsque, dans la nuit encore noire, j'entendis au flanc de la vieille forêt de hêtres son hurlement musical et inquiétant, c'étaient certes des sommets de ma vie. Plus simplement, c'était le retour à la normale. Ainsi l'homme a utilisé les carences hormonales de certaines bêtes, l'obésité du porc, des hypertrophies de mamelles, des gigantismes. Il a isolé des races artificielles, mais, si les conditions naturelles reprennent leur liberté, les lacunes se combent, la forme sauvage, altérée en fait, présente en droit, reparaît. Ce monde normal, ce serait de vivre avec ces animaux, de les connaître au moins comme je connais renards et blaireaux. Hélas, c'est toujours plus difficile et je resterai le fœtus de l'homme que j'aurais voulu être.

Mais je ne vais pas, moi aussi, refuser la réalité et revendiquer un absolu. J'accepte mon désir, et la résistance, contention, nourriture que lui apporte le monde. Mon désir pèse de toute sa puissance, les circonstances lui donnent sa forme. Mais si je devenais trop puissant, comme l'homme industriel devant la nature, c'est en moi que je devrais trouver la modération, réaliser l'équilibre. Ce qui est troublant, c'est que mon paradis terrestre a bien existé, en fait de nature. Mais alors, l'homme n'en était pas distinct, ou très peu, et cette tension, qui est ma raison d'être, mon tourment et ma joie, n'existait pas (elle était ailleurs).

Ainsi, rêvant d'ours, de forêts vierges et de bisons, je pars après ma journée de travail à l'établi ou à la presse, guetter le blaireau au flanc d'un ravin, dans un bois coupé il y a vingt ans. Pourtant la roche sous laquelle s'ouvre le terrier, la touffe de capillaire qui y pend, l'écorce rude à la-

quelle je m'appuie et dont l'odeur reste à mes mains sont la nature de toujours. Comme aussi l'étoffe même des choses, l'humidité du soir, les feuillages et le vent, la terre rose de sécheresse ou les feuilles noires de pourriture, la bête furtive à tête effilée à forte charpente, sa prudence. Et puis, lorsque les blaireaux sont bien partis, que je ne risque plus de les effrayer, je rentre. La soupe est sur la table, sous la lampe, ma femme et mes enfants me questionnent. Je passerai la soirée à graver. Si j'aime la nature, c'est en homme et pour les hommes. J'ai besoin de leur communion. Mon travail peut me satisfaire, je ne le crois vrai que lorsque ma femme, puis mes amis, l'ont approuvé. J'aime que ma vie soit une vie d'homme, et pas trop celle d'un spécialiste. J'aspire à la nature la plus sauvage, mais je ne voudrais pas la leur apporter comme d'une autre planète.



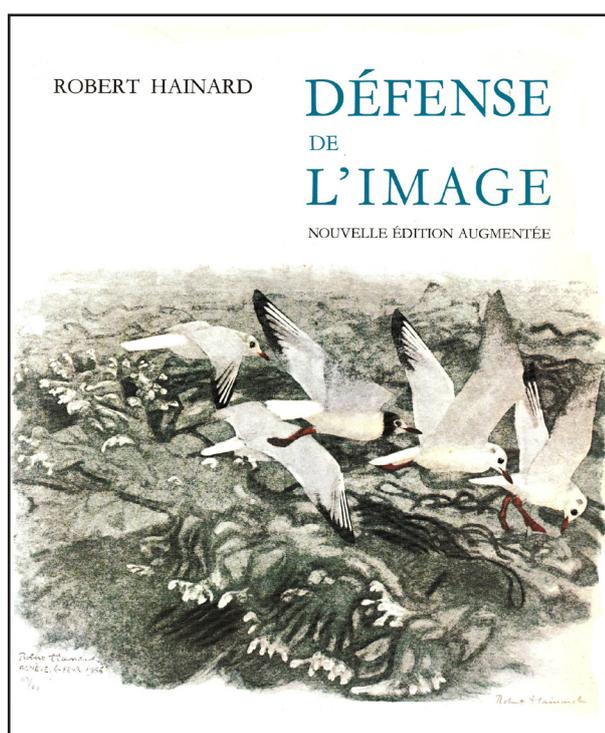
Blaireaux. Robert Hainard.

Gravure sur bois extraite de "Et la nature", éditions Gérard de Büren, Genève, 1943. (édition originale épuisée, mais rééditée en 2018 grâce à la Fondation Hainard)

Elle commence avec le papillon velouté, taché de minium, posé sur une poire dans le verger derrière ma maison, dans l'herbe bleuie par l'automne et semée de feuilles brunes et pourpres ; avec le canard surpris parmi les roseaux de la rivière où il vont pêcher le dimanche. Je guette les bêtes noires sur la montagne qui ferme leur horizon. Et lorsque je suis les traces dans la neige fondante, sous la lumière neuve de mars, même si j'arrive, par-delà les derniers vieux sapins et les hêtres tourmentés du vent, sur le dos de la montagne, apercevant au-delà une longue houle de forêts où les établissements humains, cachés dans les plis, ne se voient presque plus, alors même, levant la tête, je peux voir le nuage qu'ils voient de leur atelier ou de leur bureau. Il devrait y avoir des ours, sur cette montagne, comme il y en avait il y a moins d'un siècle. Je dois aller les chercher plus loin. Mais j'espère bien que, par une utilisation plus intelligente de la civilisation, ils y reviendront un jour.



Papillon le flambé et l'épine noire. Robert Hainard.
Gravure sur bois n°378 ; obs. 1945 ; grav. 1963.



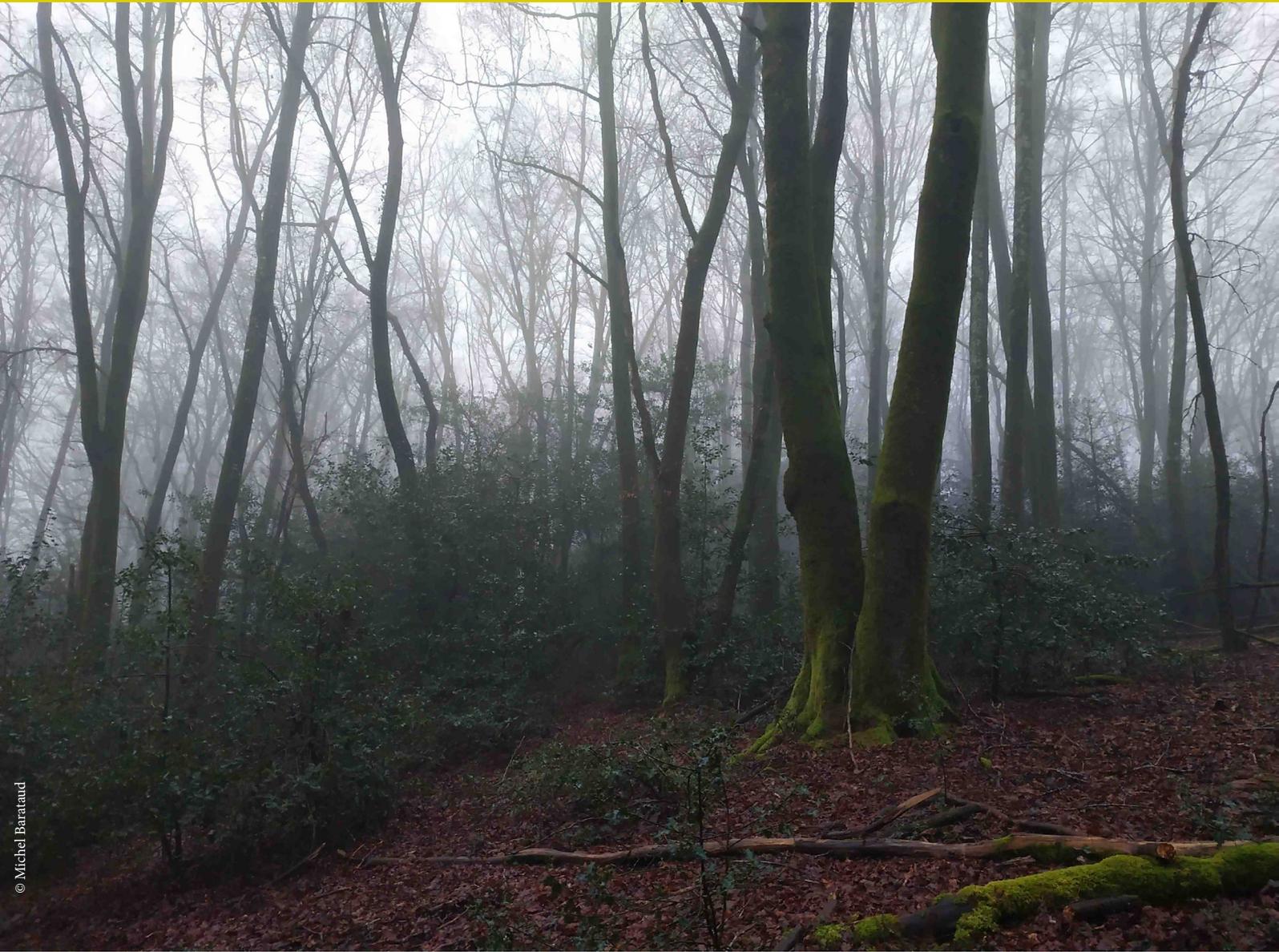
Remerciements

Ce texte est extrait du livre :
Robert Hainard. 1967. Défense de l'image. 2e édition 1987. Editions La Baconnière. Neuchâtel (Suisse). 175 p.

Merci à la Fondation Hainard
(<https://www.hainard.ch/>)
et à Marie Pflug Hainard
pour leur aimable autorisation.

La hêtraie à houx un matin de janvier

Par Michel Barataud



Cette aube de fin janvier est emmitouflée dans une brume mêlée de crachin, qui maintient juste au-dessus de zéro une température résolument négative depuis plusieurs semaines. Les courbes douces des hauteurs creusoises de Millevaches s'entrecroisent en filigrane cotonneux. Une ambiance qui maintient le casanier dans son confort domestique. Mais l'appel du dehors est trop vif ; l'envie

d'être en mouvement et de se confronter à la réalité originelle, celle de la nature, pousse à faire le choix des bottes et des jumelles.

Le renard a parfumé le sentier peu avant mon passage ; les habituels chevreuils, qui s'attardent jusque vers 9 h dans les petites prairies entourées de bois, sont déjà rentrés, déçus peut-être par une aurore hésitante et sans splendeur lumineuse.

En bordure du vallon où s'étendent de vastes prairies humides, la hêtraie résonne de cris ce matin, comme pour compenser la torpeur générale. Une activité débridée s'ébroue à tous les étages. Je me glisse entre les griffes des houx denses, et m'appuie contre un tronc séculaire, agréablement dominé par les hautes frondaisons déshabillées. L'humidité fine perle en grosses gouttes, qui ourlent les piques de la herse verte du sous-bois, entourent les bourgeons endormis de la canopée, pour finalement percer l'air et s'écraser bruyamment au sol.

Par endroits, la litière de feuilles mortes gicle en tous sens, balayée par les coups de bec nerveux des merles. Les pics sont affairés ; le couple d'épeiches tambourine son impatience d'en découdre avec le printemps ; le mâle de Pic noir, annoncé de loin par son sifflet à roulettes de gendarme de la futaie, se pose juste au-des-



sus dans un long « tieuk », me voit et joue à cache-cache derrière le tronc. Les cris modulés des sittelles alternent avec leurs coups de bec sur des graines maraudées ; elles sont au moins cinq à évoluer dans mon champ de vision. Rarement j'ai vu autant de mésanges en sous-bois ; des dizaines de charbonnières, bleues et nonnettes animent les branchages de leurs acrobaties et de leurs cris grinçants ou explosifs. Partout, des « pœu » gutturaux de turdidé rythment le concert, mais il faut un moment avant de surprendre, dans la végétation dense, les lignes claires sur les joues sombres et les taches rouille sur les flancs : une bande de grives mauvis se goberge de baies de houx, non sans efforts pour faire supporter leur poids aux brindilles flexibles. Un éclair roux fuse le long d'un tronc et se cale à l'aisselle d'une branche ; l'écureuil m'observe longuement.

La réputation de calme austère de la hêtraie à houx, est clairement contredite cet hiver, après une saison 2020 de production forte de faînes et de baies de houx. Déjà à l'automne, des bandes de pinsons se pressaient par dizaines au sol ; Geai, Grives et Merle, Sittelle, Mésanges, Campagnol roussâtre, Mulots sylvestre et à collier, Ecureuil, Loir, Blaireau, Sanglier, etc. ont leur garde-manger hivernal assuré. Pour de nombreuses espèces, sédentaires, hivernantes et migratrices, c'est un élément de leur survie. On ne juge pas la biodiversité d'un habitat seulement à sa capacité d'accueil en période de reproduction...



La hêtraie à houx n'est pas seulement mystérieuse par son ambiance, elle pose des questions intéressantes en terme de succession écologique. Arrivée au stade mature, la régénération des hêtres est bloquée par le couvert d'ombre projeté par les anciens ; elle n'est pas mieux lotie dans les zones de chablis, car le houx (qui se complait aussi en pleine lumière) neutralise le développement des plantules. Comment se régénère t-elle ? Serait-elle une impasse ?

Il est plausible que le cycle se renouvelle par effondrement du stade terminal.

Dans les forêts de l'Ouest Américain, le Douglas, excellent pionnier, sature le cortège durant plus d'un siècle, avant que le Tsuga hétérophylle et le Thuya géant prennent le dessus. De nombreux douglas meurent alors et sèchent sur pied, formant autant de paratonnerres qui finiront par fa-

voriser un incendie ; ce dernier renouvellera de façon radicale le cycle, qui repartira grâce au stock de graines de Douglas, à l'abri dans le sol.

Le hêtre, comme beaucoup de dryades, casse avec l'âge, formant des chandelles (bien nommées ?) garnies d'amadouiers. Seul le feu semble pouvoir renouveler le cycle, car le houx peut subsister même en cas d'effondrement par la tempête du couvert arboré, et neutraliser longtemps la reprise du cycle. Autrement dit, la gestion « conservatoire » durable de la hêtraie à houx se heurte à un problème cornélien, qui impose avant tout de prendre en considération, sur une région donnée, des surfaces cumulées les plus grandes possibles avec des décalages de maturité. Bien sûr, de façon plus étriquée à petite échelle, il est toujours possible de jardiner, en opérant des clairières de régénération



où le houx serait éliminé. C'est sans doute ce à quoi nous serons réduits si la tendance actuelle perdure ne serait-ce que quelques années.

Identifiée comme habitat forestier prioritaire par les intentions velléitaires de l'administration européenne, la hêtraie à houx est – était – bien représentée dans ce secteur du Limousin, entre vallées de la Creuse et du Thaurion. Chaque année (on ne peut même plus dire « chaque hiver » : les coupes se font maintenant en toutes saisons) des dizaines d'hectares de futaie mature (80 à 150 ans) sont transformés en champs de ruines par les « gestionnaires forestiers » dominants (entreprises de transformation du bois, coopératives forestières, industries papetière et d'énergie-bois...). Ces derniers, par leur choix de la coupe rase, pratiquent avec les encouragements officiels, un écocide similaire à celui dont s'émeuvent nos Etats occidentaux en forêts intertropicales.

A la racine de ces destructions, il y a bel et bien majoritairement chez les humains un manque de sensibilité pour les êtres

végétaux ; trop d'altérité, trop d'indépendance et d'exubérance. Même l'arbre ancien, colonne majestueuse qui semble soutenir le ciel, défi insensé aux lois de la gravité, même l'arbre est un simple décor pour le « propriétaire terrien », quand il n'est pas une menace pour la sécurité, un revenu facile, une source de calories... C'est effrayant de constater à quel point les propriétaires de forêts, pour beaucoup d'entre eux, n'ont pas conscience de la richesse vitale de ce qu'ils possèdent, et donc ne le méritent pas.

Ce matin-là, je suis revenu comblé de sons et d'images qui témoignent de la vraie vie. Et déterminé plus que jamais à mettre à l'abri de cette fureur humaine, par tous les moyens fonciers possibles, les lieux de nature. D'abord pour elle-même. Car le plaisir naturaliste n'est pas une fin en soi ; c'est aussi une forme d'appropriation, bien plus douce certes, mais qu'une pratique étendue et notre attirance irrésistible pour la technique pourraient rendre vorace.



Carnets de Guyane : la Grotte caïman

Par Ondine FILIPPI-CODACCIONI

C'est ma première fois en Guyane, pas en forêt tropicale mais malgré cela ce premier jour ne ressemble à aucun autre. A peine débarqués de l'avion, tellement peu acclimatés que nous nous vidons de notre eau, nous avons mis le cap sur la montagne de Kaw. Nous sommes quatre, une pré-équipe pour une semaine de reconnaissance avant deux autres de mission scientifique intense.

Le GPS dit que c'est là. La route est déserte, aucun repère ne trahit le layon qui aurait dû se trouver à cet endroit. La forêt a refermé son rideau opaque, l'homme, pour une fois n'a pas laissé de traces. Chemises longues, chaussettes sur pantalon, casquette sur le front, nous nous équipons en silence pour éviter tout ce qui pique et repique car en Guyane, tout pique. La casquette, c'est pour le ver macaque, mais ça, c'est une autre histoire. Soudain, je vois mon compagnon visser la sienne sur sa tête, brandir sa machette et entailler le rideau de verdure impénétrable. C'est parti !

Nous refaisons le layon, nous suivons le GPS qui indique le point de la grotte Caïman. Je suis dernière de la file un peu plus libre de m'émerveiller, un peu moins oppressée par la volonté du groupe qui vous dérobe la vôtre. Par moment, des piquûres acides me dévorent jusqu'aux cuisses, je tape et gratte à m'arracher la peau, je remonte mes chaussettes en toute hâte. Elles étaient remontées, cela n'a aucun effet sur les fourmis.

Dès le premier entrelac de plantes pionnières passé, le layon est vite retrouvé. Les cathédrales vertes nous offrent un passage vénérable et nous avançons dans cette obscurité végétale que seul un charlis trahit, laissant pénétrer le soleil. Nous sommes loin du petit val qui mousse de rayon d'Arthur Rimbaud, ici rien ne mousse vraiment, cela perce, cela grimpe, cela étrangle avec autant de lianes et d'épiphytes en tous genres que de cigales assourdissantes. A la faveur d'une lisière comme celle faite par la route des hommes, on peut apercevoir un toucan et entendre crier les cassiques mais dans la nef, il fait silence et seuls les crissements des sacs à dos sur nos hanches se font entendre.

Tout d'un coup, nous nous arrêtons. C'est ici. Un énorme rocher sort du tapis de feuilles. Il est lui-même à moitié englouti par des arbres géants, des fougères, des lianes.

- « Il faut descendre là, entends-je ».

Le « là » est un petit trou de la largeur d'un homme qui s'engouffre dans le sol latéritique en y léchant les feuilles. Les racines obstruent à demi l'orifice, la roche juste au-dessus fait un plafond saillant. Pour descendre, je suis deuxième. Au passage de mon corps, je sens la terre humide et le parfum des feuilles, j'agrippe quelques racines en priant pour mes doigts et me laisse glisser doucement. A quelques centimètres de mon visage, je croise un amblypyge, bestiole d'un aspect antipathique, mi-scorpion mi-araignée qui

tapisse les cavités tropicales. J'avais lu quelque part qu'on les nommait les araignées 24 h en Martinique car une légende disait qu'une morsure pouvait entraîner la mort en une journée ou une fièvre de la même durée. Ne pas y penser. En vrai, les amblypyges, sont des arthropodes inoffensifs si on ne pose pas la main dessus... Et puis en tant que relique vivante ils imposent le respect, les plus vieux fossiles trouvés datent tout de même du carbonifère. Ils auraient peu évolué.

La descente terminée, j'atterris dans les bras de mon homme qui s'assure que mes deux pieds soient stables et qui s'affaire déjà à guider les suivants. Moi, je contemple la grotte et son plafond immense puis le sol... qui bouge.

- « Nom de Dieu ! Un boa arc-en-ciel ! » dis-je en agrippant la manche de mon voisin, comme pour guider ses yeux plus vite vers mon doigt impérieusement tendu, pointant la bête extraordinaire qui filait déjà lentement entre les rochers à un mètre de nos pieds. Elle était tellement immense qu'on eut le temps de la regarder glisser son corps kilométrique, large et irisé dans l'anfractuosité de deux blocs. Les cercles sombres dessinés sur sa peau étaient hypnotisant. Fascination. Quel accueil ! Avec un tel nom de lieu, on s'attendait à un reptile... mais pas à celui-là !



© Ondine Filippi-Codaccioni

La bête disparue, les frontales allumées, les quatre membres regroupés, nous avançons sur les rochers, pataugeant par moment sur le sol humide de la cavité. Les parois ne sont pas vides, loin de là. D'énormes araignées filent de-ci de-là sur notre passage. Des plus fines aussi. Parmi elles une splendeur noire à l'abdomen strié de blanc de la famille des Ctenidae, ainsi que d'autres aranéomorphes aux pattes fines et inégales.

Les premières chauves-souris, objets de notre étude, se font voir assez vite, suspendues près de l'entrée en petites taches brunes. *Cormura brevirostris* a une attitude très spéciale, elle est posée sur la roche, tête en bas, son corps tout en alerte prêt à s'envoler, le dos voûté à l'extrême, le museau rebiqué. Il y en a une dizaine faisant office de gardiennes. Pourtant, elles ne furent pas à notre vue, elles se laissent contempler.

Comme on marche nez en l'air, on tâtonne du pied pour ne pas se ramasser. Des fois, le coup d'oeil est forcé quand on saute de roche immergée en roche immergée pour ne pas se tremper les pieds. Lors d'un tel passage, juste après les *Cormura*, j'aperçois en même temps que mon amie devant, une tête sortir de l'eau. Mais qu'est-ce que c'est encore que ce truc ?

Un serpent ? Un poisson ? Ça a à moitié une tête de murène ou de lamproie ou d'anguille. Ça pourrait faire orvet. Ça se renforce dans son trou comme c'est venu. Nous restons dubitatives, incroyables, bouillonnantes de plaisir. Après l'étape de la recherche prosaïque, nous avons découvert qu'il s'agissait probablement d'un amphibète. Le nom d'origine, **αμφίβαiva**, est tiré de l'adverbe grec **αμφίς** (amphis), qui signifie « de deux côtés », et du verbe **βαίνω** (baínô), qui signifie « aller » ; amphibète signifie donc « double marcheur », « qui va dans deux di-

rections» ou «qui s'avance ou recule à volonté» ou «qui marche des deux bouts». Comme nous n'en avons vu qu'un (de bout), nous ne pouvions pas deviner. Mais c'est n'importe quoi, comme d'habitude. Ça a bien une tête et ça a bien une queue et si l'une ressemble à l'autre on sait quel nom lui donner sans toutefois que cela lui donne le pouvoir d'avancer toute seule. En l'occurrence, il s'agissait probablement d'*Amphisbaena alba*.

Nous arrivons à un carrefour. Pour l'instant, il y a comme deux ou trois salles qui s'ouvrent sur ce carrefour. La première est irrégulière et chaotique du fait de ce qui semble être un effondrement de la voûte ; l'autre est plus obscure. Les parois à dominante rougeâtre s'effritent de latérite. Le plancher argileux est jonché par endroits de débris ligneux, parsemé d'amas de guano sous les grappes de chiroptères passées et présentes et tapissé de racelles.

A remonter en pente douce vers les parois extérieures, on constate des taches ocres sur le sol, en forme de flaques. Il s'en dégage une odeur âcre et métallique. Quand on relève la tête des yeux nous fixent. Ce sont les vampires qui se mettent à courir sur la paroi de façon totalement inattendue de la part d'une chauve-souris. Leurs pouces surdéveloppés leur permettent de marcher au sol pour laper le sang des vaches mais aussi de faire de la varappe en artistes pariétaux. L'ambiance peut en glacer plus d'un. Nous rions en pensant à nos proches souvent frileux de la jungle et de ses bestioles. S'ils étaient là ! Je pense à ma mère qui hait les araignées et encore plus les chauves-souris.

Nous arrivons dans une zone où les cris se font entendre et où l'odeur de miel est intense.

- «Elles sont là ! déclare-t-on».

Ce sont les anouras. *Anoura geoffroyi*

pour les intimes, des chauves-souris nectarivores rupicoles qui dégagent ce parfum sucré du fait de leur alimentation. Elles sortent la nuit se nourrir du nectar des fleurs et participent ainsi depuis des millénaires via la pollinisation à l'invraisemblable luxuriance de la forêt primaire. Elles sont regroupées, elles ont les petits. On file, on ne les dérange pas, ce qu'on voulait savoir est déjà acquis, elles sont là et elles sont peu nombreuses. En revanche, un peu plus loin un : - «Ils sont là !» retentit en variante.

Ce sont les *Pteronotus*, autres espèces de chauve-souris qui gîtent dans les grottes et les chaos rocheux. Ils font de très grands groupes, il peut y en avoir des centaines, voire des milliers. Ce sont des bêtes assez grosses, elles sont rousses et moustachues. Si, si... quand on les regarde de près le tour de leur étrange feuille nasale est hérissé de vibrisses au pouvoir sensoriel lentement forgé par des milliers d'années d'évolution.

On ne peut pas les observer longtemps ; ici, pas d'hibernation et les bêtes bougent



beaucoup. Le but est de passer rapidement, de ne pas déranger, nous partons. Nous ressortons par le même trou. L'arc-en-ciel n'est plus là, dommage.

A la sortie, la tête encore au ras du sol, une mygale, *Theraphosa leblondi*, attend sa proie devant son trou. Sa taille avoisine

celle de ma main. Maintenant tous debout sur le plancher des hommes, nous nous contemplons vaguement, la tête encore emplie d'images souterraines. Nos vêtements sont rouges, rouge Guyane, ce rouge qui ne nous quittera plus.



*Plume
de
poète*



Illustration : Aurélie Pourriau

AP_2018

PLUME DE NATURALISTES

numéro 5
déc. 2021

SOMMAIRE

Lignée intérieure

par Michel Barataud

p. 209

Peur blés

par La Griotte

p. 213

Ile de Ré

par Matthieu Bernard

p. 210

Migration

par La Griotte

p. 214

Sur l'estran

par Matthieu Bernard

p. 211

Noctambule

par La Griotte

p. 215

L'ensauvagement

par La Griotte

p. 212

Près du lac

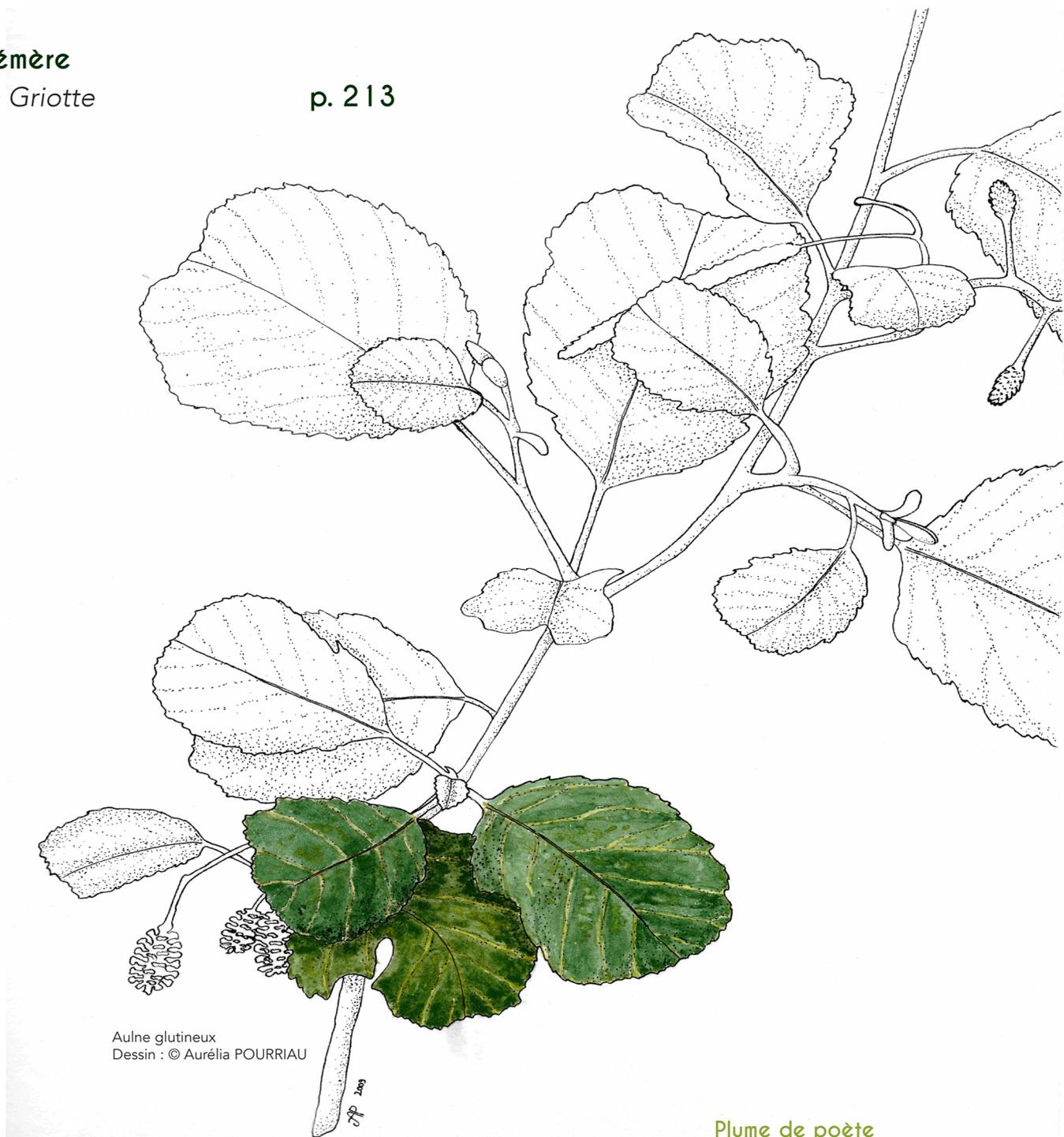
par La Griotte

p. 216

L'éphémère

par La Griotte

p. 213



Alnus glutinosa
Dessin : © Aurélie POURRIAU

Lignée intérieure

| Par Michel BARATAUD

Chaque frisson végétal
Chaque battement d'oiseau
Chaque chant vespéral
Est relié à mes vaisseaux

Où sont mes frères ?
Ils cheminent sur l'étroit sentier
Serpentent entre deux chantiers
Aux allures de guerre

La lignée de Descartes
Domine et gronde
La lignée de Hainard
Reste dans l'ombre

Chevaliers de la table rase
Vos héritiers sont triomphants
Prodigues métastases
Qui précipitent le couchant

Troubadours des chants du monde
Nous sommes piètres tisserands
Nos feuillages intimes s'émondent
Dans les bourrasques d'un autre vent

Fils qui relie à la nature
Vibrez dans le soir apaisé !
Chants des gorges emplumées
Résonnez dans les têtes immatures !

Enfin la paix derrière nos paupières
Un pacte doux avec l'abeille et l'orge
La hache enterrée à l'orée forestière
Une vie se coulant dans la voix du rouge-gorge

Ile de Ré

Par Matthieu BERNARD

Ré, la blanche
Blottie sous les branches
Des pins derrière la dune
Ou sous un croissant de lune

L'île de Ré
Dans la mer comme une avancée
Sous le vol des huîtres
Par les vents du large fouettée

De La Couarde à Lileau des Niges
Point ici de vertiges
Mais des paysages calmes et sereins
Sous les embruns du petit matin

Plusieurs fois revenu ici
A mon arrivée je suis toujours surpris
Par la petitesse des maisons
Et les baudets de Saint-Martin aux poils longs

Cette île m'offre du réconfort
A moi, le mec de la montagne
Cette fois-ci, peut être encore plus fort
Dans les vignes, sur la plage ou sa douce campagne

Pour la première fois depuis des jours
Les pensées redeviennent positives
A la vision du crépuscule du jour
Dans le bois de Trousse Chemise

Mon envie et mon plaisir
Aux enfants et à ma chérie
Sur la base de mes souvenirs
Qu'il fasse beau ou sous la pluie
L'île de Ré leur faire découvrir.

La Couarde-sur-Mer, 28 décembre 2019

Sur l'estran

Par Matthieu BERNARD

Sur l'estran
Le reste du temps
Je te regarde y allant
Pour observer un petit monde vivant

Sur l'estran
On découvre la vie autrement
Au rythme des marées, doucement
A l'ombre des courlis et des goélands

Sur l'estran
On voisine avec les bernaches cravants
Ou l'aigrette qui chasse le crabe en courant
Sous oublier le tournepierre pétillant

Sur l'estran
C'est le paradis des enfants
Qui prennent le temps
De chercher des crabes et autres crustacés plus lents

Sur l'estran
On prend le soleil et le vent
Parfois, on claque des dents
Sous un grésil battant

Sur l'estran
C'est toujours déroutant
Même quand on est grand
De voir, à nouveau, la vie autrement

La Couarde-sur-Mer, 30 décembre 2019

L'ensauvagement

| Par La Griotte

D'une épaule à l'autre
se traînant par le sang
Sous la voûte, une tache
Des traces dans le pigment

D'un roseau à la lune
Traversant les corps nus
Dans les os, sous les yeux
Perfuse le reflux

Puis chassé d'un rocher
Et privé de grand air
Enfermé dans les murs
Il crie et se distend

Bouillonnant sous la peau
Puis mourant lentement
C'est l'envol libéré de l'ensauvagement

L'éphémère

Par La Griotte

Comme on mise sur la chance pour entrevoir l'aube
Comme on brûle des deux feux la ficelle d'une vie
Sous un soleil pâle, on s'éteint, c'est fini

Peur blés

Par La Griotte

Sous la lumière bleutée de la nuit sur les blés
Je pense à la terreur de courir éperdue
Face ou tournant le dos à des lignes armées
Mise en joug à l'aveugle par des fous inconnus
Alors que je vais libre au milieu des épis
Et que j'écoute heureuse le vol des chauves-souris

Migration

Par La Griotte

La brise fit trembloter les feuilles des maïs
Au loin un château d'eau, un début de coteau
Et plantée au milieu, une fille sans malice
Un ersatz de mouche, une mare sans eau

Les choux croissent à peine, le parasol tourne
Dans le soleil de plomb, les piérides s'enfourment
J'ai posé les jumelles, pas un pet de cendré
Pas plus de Saint-Martin et de cigogne ailée

Comment mourir cramé au bord d'un estuaire
Pas très loin d'une rivière et au bord de la mer
Spotter la migration en juillet à midi
C'est bien tout aussi con qu'une retraite de Russie

Noctambule

| Par La Griotte

Y'a des lianes dans les arbres quand les arbres n'ont rien
Et que je deviens folle et ivre de fatigue
A pas dormir la nuit je m'enivre d'un rien
Et l'ombre de ma main devient ogre sur la digue

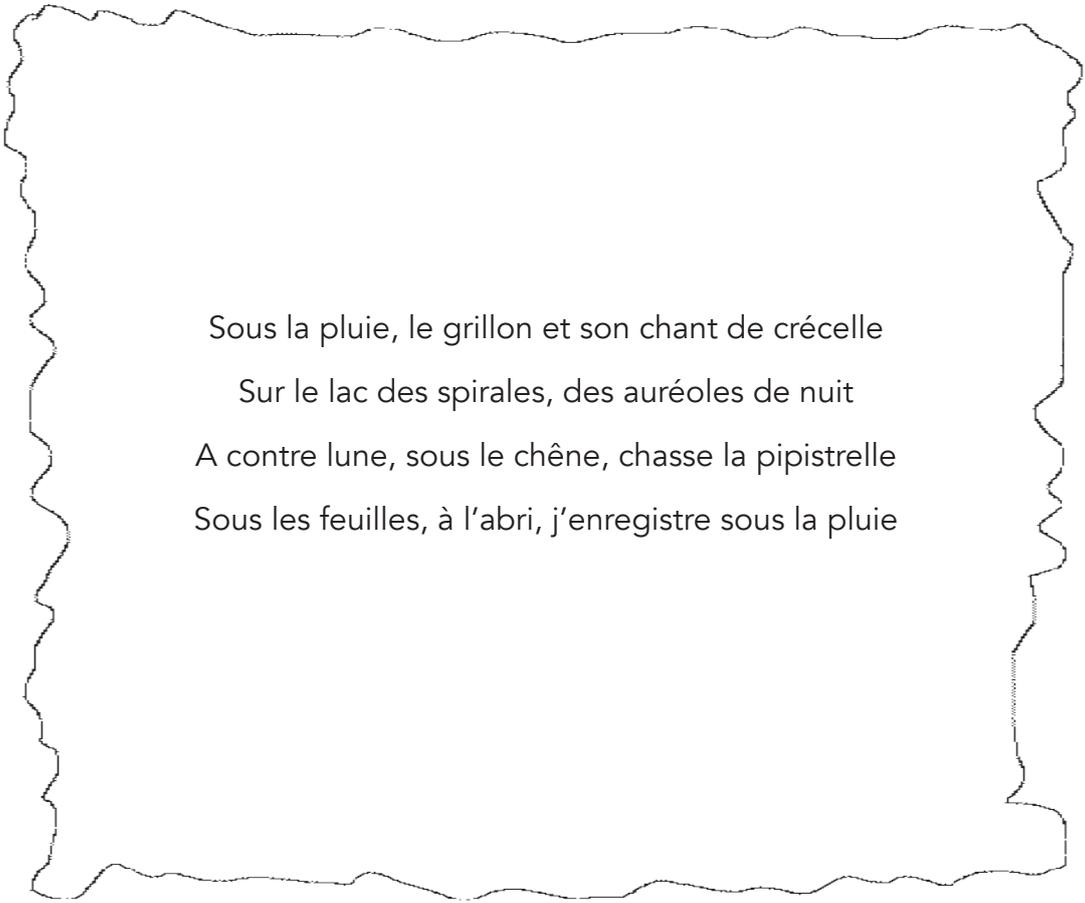
Les eaux tumultueuses charrient des rêves étranges
Que j'abreuve de Garonne et parfois même de Gange
D'un œil fou je chavire d'un oreiller à l'autre
Alors que je navigue l'œil rivé sur les anges

De pas dormir la nuit je déambule le jour
Noctambule ahurie sous un soleil de lune
Un jour il faudra s'arrêter de poursuivre éveillée
Le doux rêve illusoire d'être mue par Neptune

Et je lève mon verre aux chauves-souris de jour
Qui jouent les oiseaux de nuit sans espoir de retour
Et ivre de fatigue je m'en vais me coucher
Avec le soleil blême que l'aube vient de lécher

Près du lac

| Par La Griotte



Sous la pluie, le grillon et son chant de crécelle
Sur le lac des spirales, des auréoles de nuit
A contre lune, sous le chêne, chasse la pipistrelle
Sous les feuilles, à l'abri, j'enregistre sous la pluie

PLUME DE NATURALISTES



La nature en littérature



© Michel BARATAUD

numéro 5
déc. 2021

SOMMAIRE

Sylvain TESSON.

La panthère des neiges.

présenté par : Michel Barataud

p. 217

Michel TOURNIER.

Vendredi ou les limbes du Pacifique.

présenté par : Michel Barataud

p. 219

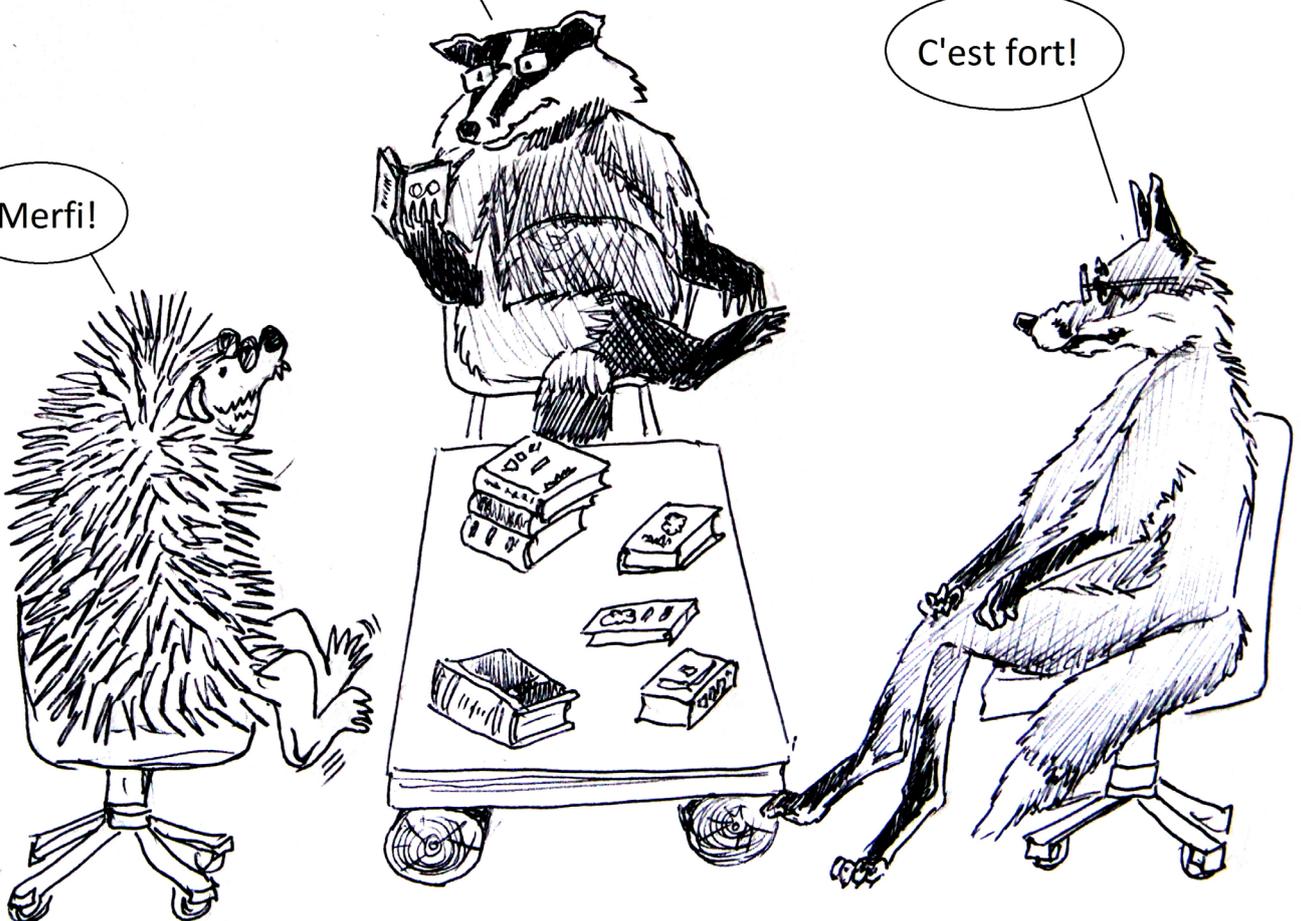
...et là, page 64, cette phrase glaçante: "Alors, allongé sur le macadam, je vis foncer vers moi, les deux soleils de la nuit."

C'est terrible!

Prenez un chewing-gum !

Merfi!

C'est fort!



La panthère des neiges

de Sylvain TESSON

Par Michel Barataud

« Munier rachetait ma myopie. Son œil décelait tout, je ne soupçonnais rien. « Faire surgir l'objet, voilà qui est plus important que le faire signifier », avait écrit Jean Baudrillard à propos de l'œuvre d'art. À quoi bon gloser sur les antilopes ? Elles avaient surgi, vibrant d'abord dans le lointain, s'approchant, fixant leur contour, et posées là soudain dans une présence fragile que la moindre inquiétude aurait fait s'évanouir. Nous les avons vues. C'était de l'art.

Marie et Léo, en côtoyant Munier, des Vosges au Champsaur, avaient progressé dans l'identification de l'indiscernable. Sur ce plateau désert, ils détectaient parfois l'antilope dans les roches blondes ou le chien de prairie regagnant l'ombre. Voir l'invisible : principe du Tao chinois et vœu d'artiste. Moi, j'avais battu les steppes pendant vingt-cinq années sans déceler dix pour cent de ce que Munier captait. J'avais bien croisé un loup en 1997 dans le sud du Tibet, j'étais tombé nez à nez avec une fouine sur les toits de l'église de Saint-Maclou, à Rouen, j'avais surpris quelques ours en 2007 et en 2010 dans la taïga sibérienne et même eu le déplaisir de sentir une tarentule courir sur ma cuisse au Népal en 1994, mais c'étaient des rencontres accidentelles projetées devant moi sans effort pour les susciter. On pouvait s'échiner à explorer le monde et passer

à côté du vivant.

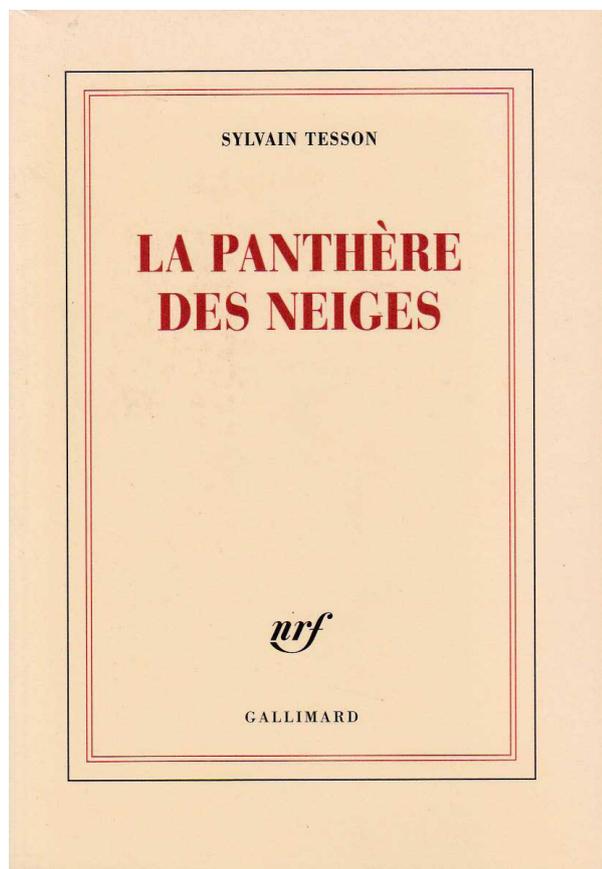
« J'ai beaucoup circulé, j'ai été regardé et je n'en savais rien » : c'était mon nouveau psaume et je le marmonnais à la mode tibétaine, en bourdonnant. Il résumait ma vie. Désormais je saurais que nous déambulions parmi des yeux ouverts dans des visages invisibles. Je m'acquittais de mon ancienne indifférence par le double exercice de l'attention et de la patience. Appelons cela l'amour.

Je venais de le comprendre : le jardin de l'homme est peuplé de présences. Elles ne nous veulent pas de mal, mais elles nous tiennent à l'œil. Rien de ce que nous accomplirons n'échappera à leur vigilance. Les bêtes sont des gardiens de square, l'homme y joue au cerceau en se croyant le roi. C'était une découverte. Elle n'était pas désagréable. Je savais désormais que je n'étais pas seul.

[...] « Là, en face, sur le talus, un renard, à cent mètres ! » me disait Munier comme nous traversions la rivière sur la glace. Et je mettais longtemps à voir ce que je regardais. J'ignorais que mon œil avait déjà capté ce que mon esprit refusait de concevoir. Soudain se composait la silhouette de la bête comme si pigment par pigment, détail par détail elle se précisait dans les rochers, se révélant à moi.

Je me consolais de mon inaptitude. Il y avait une jouissance à se savoir scruté sans rien soupçonner. Fragment d'Héraclite : « La nature aime à se cacher. » Que signifiait cette énigme ? La nature se cachait-elle pour échapper à la dévoration ? Se cachait-elle parce que la force n'a pas besoin de manifestation ? Tout n'avait pas été créé pour le regard de l'homme. L'infiniment petit échappait à notre raison, l'infiniment grand à notre voracité, les bêtes sauvages à notre observation. Les animaux régnaient et, comme le cardinal de Richelieu espionnant son peuple, ils nous surveillaient. Je les savais en vie circulant dans le labyrinthe. Et cette bonne nouvelle était ma jouvence ! »

Sylvain TESSON. 2019. *La panthère des neiges*. Gallimard, Paris. 169 p.



Sylvain Tesson exerce une attraction particulière pour un naturaliste. Écrivain aux évocations poétiques aussi concises que puissantes, il est aussi arpenteur de géographie, fouilleur d'Histoire, observateur de Nature, nostalgique des Temps Aventureux. Cet homme a donc un parfum de frère d'arme (blanche, de celle qui ouvre la coquille pour déguster la noix), bien qu'aux talents d'écriture inatteignables.

Nous ne pouvons qu'être sensible à cette aspiration pour les longs parcours qui préfèrent la voie indomptée, furtive, à celle qui plonge dans le fourmillement des misères humaines. Nous nous glissons avec ferveur dans les pas de ses marches et de ses pensées au fil de l'*Axe du loup*, *Dans les forêts de Sibérie*, *Sur les chemins noirs...*

Et voilà qu'avec *La panthère des neiges*, Tesson rentre de plain-pied dans une activité qui nous est encore plus familière, même si l'objectif restera pour la plupart d'entre nous un rêve impossible. Initié par Vincent Munier et Marie Amiguet, l'écrivain explore la cartographie de l'attente, la découverte sans le mouvement : l'affût. Sur les plateaux du Tibet où règne un vent sec et glacial, il patiente des jours en mesurant le temps à l'aune de l'imprédictible possibilité d'apparition d'une forme féline, « saigneur » de ces lieux ; non sans laisser virevolter ses pensées sur ce que la quête discrète, indolore, de nature, a d'anachronique dans le monde des hommes d'hier, et d'incertain dans celui de demain.

Lire Sylvain Tesson, c'est convoquer une part de soi qui défie les grands espaces, et une autre qui se blottit dans l'alcôve du verbe ciselé.

Vendredi ou les limbes du Pacifique

de Michel TOURNIER

Par Michel Barataud

« *Log-book* : Je sais maintenant que si la présence d'autrui est un élément fondamental de l'individu humain, il n'en est pas pour autant irremplaçable. [...] Remplacer du donné par du construit, problème général, problème humain par excellence, s'il est vrai que ce qui distingue l'homme de l'animal, c'est qu'il ne peut attendre que de sa propre industrie tout ce que la nature donne gratuitement à l'animal – sa robe, ses armes, sa pitance. Isolé sur mon île, je pouvais m'effondrer au niveau de l'animalité en ne construisant pas – ce que j'ai commencé par faire au demeurant – ou au contraire devenir une manière de surhomme en construisant d'autant plus que la société ne le faisait plus pour moi. Donc j'ai construit, et je continue de construire, mais en vérité l'œuvre se poursuit, sur deux plans différents et en des sens opposés. Car si, à la surface de l'île, je poursuis mon œuvre de civilisation – cultures, élevages, édifices, administration, lois, etc. – copiée sur la société humaine, et donc en quelque sorte rétrospective, je me sens le théâtre d'une évolution plus radicale qui substitue aux ruines que la solitude crée en moi des solutions originales, toutes plus ou moins provisoires et comme tâtonnantes, mais qui ressemblent de moins en moins au modèle humain

dont elles étaient parties. Pour en finir avec l'opposition de ces deux plans, il ne me semble pas possible que leur divergence croissante puisse s'aggraver indéfiniment. Il viendra fatalement un temps où un Robinson de plus en plus déshumanisé ne pourra plus être le gouverneur et l'architecte d'une cité de plus en plus humanisée. Déjà je surprends des passages à vide dans mon activité extérieure. Il m'arrive de travailler sans croire vraiment à ce que je fais, et la qualité et la quantité de mon travail ne s'en ressentent même pas. Au contraire, il y a dans certains efforts une ivresse de répétition qui a tout à gagner à une désertion de l'esprit : on travaille pour travailler sans penser au but poursuivi. Et pourtant on ne creuse pas indéfiniment un édifice par l'intérieur sans qu'il finisse par s'effondrer. Il est probable qu'un moment viendra où l'île administrée et cultivée cessera complètement de m'intéresser. Alors elle aura perdu son seul habitant...

Mais alors pourquoi attendre ? Pourquoi ne pas décider que ce jour est venu ? Pourquoi ? Parce que dans l'état actuel de mon âme, ce serait fatalement retomber dans la souille. Il y a en moi un cosmos en gestation. Mais un cosmos en gestation, cela s'appelle un chaos.

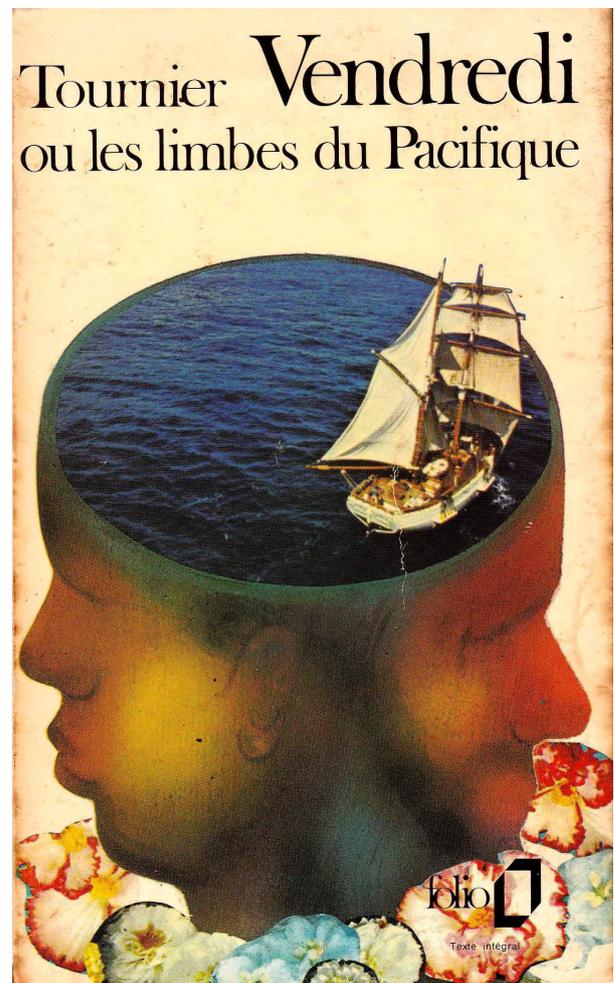
Contre ce chaos, l'île administrée – de plus en plus administrée, car en cette matière on ne reste debout qu'en avançant – est mon seul refuge, ma seule sauvegarde. Elle m'a sauvé. Elle me sauve encore chaque jour. Cependant le cosmos peut se chercher. Telle ou telle partie du chaos s'ordonne provisoirement. Par exemple, j'avais cru trouver dans la grotte une formule viable. C'était une erreur, mais l'expérience a été utile. Il y en aura d'autres. Je ne sais où va me mener cette création continuée de moi-même. Si je le savais, c'est qu'elle serait achevée, accomplie et définitive.

Ainsi le désir. C'est un torrent que la nature et la société ont emprisonné dans un bief, dans un moulin, dans une machine pour l'asservir à une fin dont par lui-même il n'a cure : la perpétuation de l'espèce.

J'ai perdu mon bief, mon moulin, ma machine. En même temps que toute la construction sociale, tombée en ruine en moi d'année en année, a disparu l'échafaudage d'institutions et de mythes qui permet au désir de prendre corps, au double sens du mot, c'est-à-dire de se donner une forme définie et de fondre sur un corps féminin. Or c'est trop peu dire que mon désir n'est plus canalisé vers les fins de l'espèce. Il ne sait même plus à qui s'en prendre ! Longtemps ma mémoire était encore assez nourrie pour fournir à mon imagination des créatures désirables bien qu'inexistantes. Maintenant, c'est fini. Mes souvenirs sont exsangues. Ce ne sont plus que cosses vides et desséchées. Je prononce : femme, seins, cuisses, cuisses écartelées par mon désir. Rien. La magie de ces mots ne joue plus. Des sons, flatus vocis. Est-ce à dire que mon désir est mort lui-même d'inanition ? Tant s'en faut ! Je sens toujours murmurer

en moi cette fontaine de vie, mais elle est devenue totalement disponible. Au lieu de s'engager docilement dans le lit préparé à l'avance par la société, elle déborde de tous côtés et ruisselle en étoile, cherchant comme à tâtons une voie, la bonne voie où elle se ressemblera et roulera unanime vers un objet. »

Michel TOURNIER. 1972. *Vendredi ou les limbes du Pacifique*. Gallimard Folio. Paris. 254 p.



Les réécritures de romans sont rarement, il me semble, mieux réussies que les originaux. Deux exceptions me viennent en tête spontanément : « L'Enchanteur » de René Barjavel (ah ! ce souffle épique qui magnifie les Temps Aventureux !) et « Vendredi ou les limbes du Pacifique » de Michel Tournier.

Sur le thème développé par Daniel Defoe en 1719 avec son roman « Robinson Crusoé », Tournier revisite l'aventure du naufragé en développant la dimension philosophique de la solitude, de la sexualité, de la civilisation, de la religion, de la nature « primitive » ; autrement dit le rapport à l'Autre, qu'il soit humain, animal, végétal, tellurique... Comme si le recul engendré par le fait de se retrouver « seul au monde » (où il reste pourtant le monde, un lieu de vie...) était souverain pour améliorer son regard sur ce qui n'est pas soi, et que cette prise de conscience de l'altérité en vienne à mieux appréhender qui on est, et qui on veut être. Tout le contraire de la pratique instinctive et de ses effets couramment observés : le refuge jugé confortable dans la masse de ses semblables, qui ne nous renvoie que l'image de ce que l'on est déjà, et nous apprend que l'on peut être « seul au milieu du monde ».

En 250 pages, Tournier résume, à coups de métaphores glissées dans l'action ou la réflexion d'un naufragé solitaire, l'histoire de notre civilisation humaine occidentale. C'est brillant tant c'est fondu dans les événements, distillé goutte à goutte à l'image de la clepsydre construite par Robinson pour se raccrocher à une comptabilité du temps, métronome de notre fugue vers l'utile.

Tel un péché originel, les premiers pas dans l'île sont marqués par le meurtre gratuit d'un animal, guidé par la peur de la

nature chère à François Terrasson.

Les premiers temps sur l'île (qualifiée de « déserte » uniquement sur un plan humain !) sont consacrés à des efforts insensés d'évasion, dont la stérilité débouche sur un comportement jugé par Robinson comme une déchéance, un retour à l'animalité : mariner dans une souille. Un sursaut de volonté l'amène à une longue période de reconstruction de son monde civilisé : maison, lieu de culte, agriculture irriguée, élevage, mesure du temps, administration politique et juridique de l'île... Le tout émaillé de réflexions profondes sur l'importance de la force sociale dans le psychisme humain, la connaissance du monde (le passage du *log-book* page 95 est un morceau d'anthologie).

Le rapport à la nature est omniprésent, et Robinson est de plus en plus souvent visité par l'existence d'une autre façon d'habiter l'île, de la considérer comme un autre être vivant dont l'intégrité est à respecter, qui est à honorer comme un être aimé.

L'arrivée de Vendredi, le presque semblable car primitif aux yeux de Robinson, va perturber l'équilibre de la civilisation occidentale transposée dans l'île. Un bref résumé de l'histoire de l'esclavage, jouée à deux personnes, va trouver un terme brutal, une fin explosive (grâce aux réserves de poudre sauvées du naufrage, stockées dans la grotte et activées innocemment par Vendredi, le trublion magnifique, l'enfant hyper adapté). La part « occidentale », néolithique, de notre esprit se révolte face à ce sacage de l'ordre rationnel rassurant ; car Tournier nous invite à une révolution intérieure.

Le monde insulaire, nettoyé des aménagements rationnels et des codes étatiques, retrouve alors sa virginité naturelle et les rapports entre les deux hommes s'équilibrent, comme inspirés par ce qui les entoure. Un exemple encourageant

d'évolution naturelle vers une écologie appliquée, non coulée dans le moule d'un concept préalable.

Le final est grandiose, d'un symbolisme iconoclaste par rapport à la fin très classique de Defoe. Mais je ne vous en dis pas plus, allez découvrir par vous-même...

Chacun voit ce qu'il veut dans une histoire, selon ses affinités culturelles et sa sensibilité.

Le philosophe Gilles Deleuze, auteur d'une longue postface au roman, ne considère l'autrui que sous forme humaine (fidèle en

cela à une majorité de philosophes).

Un naturaliste, logiquement enclin à une vision plus étendue de la notion d'altérité, ne manquera pas de noter – qu'ils soient conscients ou non de la part de l'auteur – les nombreux symboles dans la relation homme – nature.

Le style de l'écrivain Tournier, à la fois limpide et recherché, justifierait à lui seul de se plonger dans ce roman ; mais en plus, talent suprême, sa dimension symbolique puissante en fait une œuvre universelle et intemporelle.



PLUME DE NATURALISTES



La nature en musique



numéro 5
déc. 2021

SOMMAIRE

Francis CABREL

L'arbre va tomber

présenté par : Matthieu BERNARD

p. 223

Nino FERRER

La maison près de la fontaine

présenté par : Michel Barataud

p. 225



L'arbre va tomber

de Francis CABREL

Par Matthieu BERNARD

Paroles :

*L'arbre va tomber
Les branches salissaient les murs
Rien ne doit rester
Le monsieur veut garer sa voiture*

*Nous, on l'avait griffé
Juste pour mettre des flèches et des
cœurs
Mais l'arbre va tomber
Le monde regarde ailleurs*

*L'arbre va tomber
Ça fera de la place au carrefour
L'homme est décidé
Et l'homme est le plus fort, toujours*

*C'est pas compliqué
Ça va pas lui prendre longtemps
Tout faire dégringoler
L'arbre avec les oiseaux dedans !*

*Y avait pourtant tellement de gens
Qui s'y abritaient
Et tellement qui s'y abritent encore
Toujours sur nous penché
Quand les averses tombaient
Une vie d'arbre à coucher dehors*

*L'arbre va tomber
L'homme veut mesurer sa force
Et l'homme est décidé
La lame est déjà sur l'écorce
Y avait pourtant tellement de gens
Qui s'y abritaient
Et tellement qui s'y abritent encore
Toujours sur nous penché
Quand les averses tombaient
Une vie d'arbre à coucher dehors*

*L'arbre va tomber
On se le partage déjà
Y a rien à regretter
C'était juste un morceau de bois*



*Un bout de forêt
Avancé trop près des maisons
Et pendant qu'on parlait
L'arbre est tombé pour de bon !*

*Y avait pourtant tellement de gens
Qui s'y abritaient
Et toutes ces nuits d'hiver
Quand les averses tombaient
T'as dû en voir passer
Des cortèges de paumés
Des orages, des météores
Et toutes ces nuits d'hiver
Quand les averses tombaient
Une vie d'arbre à coucher dehors
À perdre le nord
À coucher dehors... à coucher dehors*

FRANCIS CABREL ; album « Samedi soir sur la Terre » (1994)

<https://www.youtube.com/watch?v=ruqg7SWfh3I>



© Michel BARATAUD

J'ai 14 ans et depuis deux ans, l'observation de la nature qui m'entoure dans la vallée de la Couze Chambon en Auvergne est devenue le cœur de ma vie. Cette passion naissante se heurte à la violence et aux dégradations contre notre environnement. Très vite, je suis répugné par la destruction, la mise à mort par plaisir, le non-respect, le manque de perspective d'un avenir avec une nature préservée. C'est dans ce contexte personnel que je découvre l'album Un samedi soir sur la Terre de Francis Cabrel.

De cet album, probablement un des meilleurs du chanteur d'Astafort (avec Les Beaux Dégâts sortis quelques années plus tard à mon avis), on retient surtout La Corrida. A juste titre, ce texte engagé contre cette barbarie inepte, en nous plaçant dans la peau du taureau, bouleverse. On ressent presque les assauts des piques du toréro... Mais il y a aussi sur cet album, cette chanson moins connue : L'arbre va tomber.

La chanson commence par quelques accords de guitare électrique accompagnés de claquements de doigts, pour très vite prendre un rythme folk accentué par une ligne de basse Takamine marquée. Les paroles s'enchaînent décrivant l'action que l'on pourrait situer malheureusement dans beaucoup de villes, villages ou jardins... Après un pont musical à la guitare, la chanson s'emballe un peu donnant alors

petit à petit la part belle à l'accordéon et une batterie plus présente.

J'ai toujours imaginé que cette chanson pourrait être interprétée au pied d'un Olivier, d'un Chêne ou d'un Platane lors d'une manifestation d'opposition à un projet qui viserait, immanquablement, à supprimer le végétal au profit du béton ou du goudron. Et quel militant ne se retrouve pas dans cette phrase « Et pendant qu'on parlait, l'arbre est tombé pour de bon ! ». Ou comment résumer la politique du fait accompli en matière d'environnement en quelques mots...

Cabrel livre ici une de ces chansons dont il a le secret, simple, efficace et où l'on perçoit bien sa forte sensibilité environnementale (que l'on retrouve aussi dans Assis sur le rebord du monde dans cet album).

Et si elle vous déprime un peu, imaginez-vous sur une crête à compter des oiseaux migrateurs en écoutant Octobre ou naviguant dans une mangrove d'Asie du sud-est en écoutant Tôt ou Tard s'en Aller...



Francis Cabrel sur scène à Bruxelles.

Source : Wikipedia. Photo Sally Rose — originally posted to Flickr as Francis Gabrel, CC BY 2.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5576500>

La maison près de la fontaine

de Nino FERRER

Par Michel BARATAUD

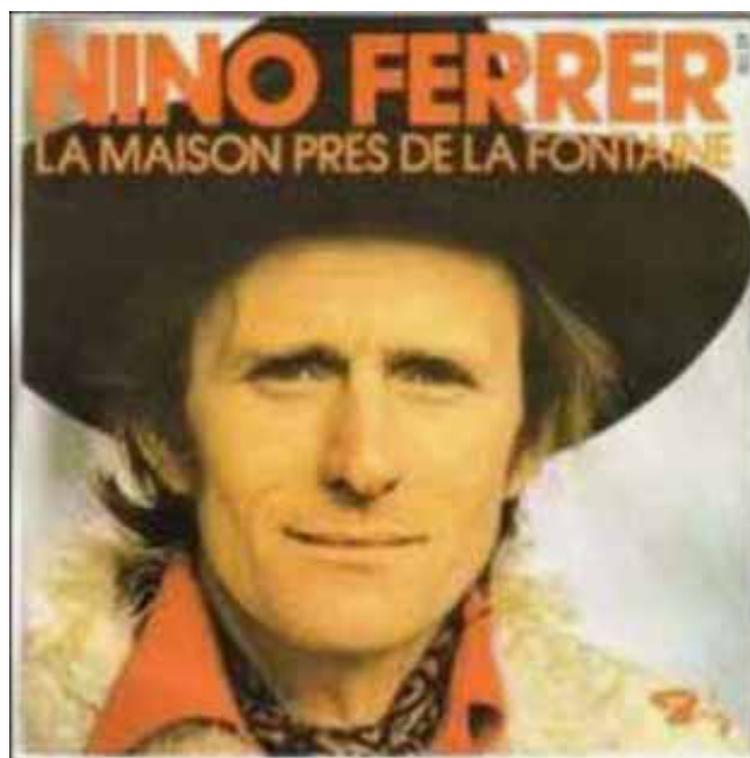
Paroles :

*La maison près de la fontaine
Couverte de vignes vierges
Et de toiles d'araignée
Sentait la confiture et le désordre
Et l'obscurité
L'automne
L'enfance
L'éternité*

*Autour il y avait
Le silence
Les guêpes
Et les nids des oiseaux*

*On allait à la pêche
Aux écrevisses avec monsieur l'curé
On se baignait tout nus, tout noirs
Avec les petites filles
Et les canards*

*La maison près des HLM
A fait place à l'usine
Et au supermarché
Les arbres ont disparu, mais ça sent
l'hydrogène sulfuré
L'essence
La guerre
La société*



*C'n'est pas si mal
Et c'est normal
C'est le progrès*

Nino Ferrer ; « Métronomie » (1971)

https://www.youtube.com/watch?v=RgW_AX8cuqo

Petite plongée musicale dans les années 60-70 du XXe siècle...

Nino Ferrer est un OVNI dans le paysage de la « variété » francophone de cette période. Ce musicien exigeant, amateur de jazz, produit des compositions rythmées et des textes à l'humour décalé et souvent ironique, propulsés par une voix au timbre grinçant de rocker.

L'album « Métronomie » qui sort en 1971, est considéré par l'auteur comme son premier opus important, avec un style qui le hisse au rang des bonnes productions de rock progressif ; il sera boudé du grand public, mais commercialement compensé par un titre, « La maison près de la fontaine », dont le 45 tours (les plus anciens se souviendront...) se vendra bien, éclipsant l'album concept au grand désespoir de Nino Ferrer.



Peinture de Christophe Michel ; 2002.
<http://peintrechristoph.canalblog.com>



La conscience d'une société qui bascule vers un effacement des paysages traditionnels habités par des vies plus lentes, au profit d'une urbanisation et d'une consommation croissantes, s'exprimait rarement avant 1950 (Robert Hainard en 1943 (Et la nature ?) puis en 1946 (Nature et mécanisme) se sentait déjà pesamment esseulé dans sa souffrance de voir la nature supprimée). « La maison près de la fontaine » reflète cette inquiétude grandissante dès les années 1960, mais qui reste encore minoritaire de nos jours, au moins dans les faits.

La revue Plume de naturalistes
est ouverte
à vos manuscrits,
vos idées et vos suggestions
que vous pouvez envoyer
à cette adresse :
revue-plume@outlook.com

Les informations sur la revue
et les instructions aux auteurs
sont disponibles sur le site
www.plume-de-naturalistes.fr
(onglet *Écrire un article*)

Cette revue est référencée
dans le catalogue de la
Bibliothèque Nationale de France :

ISSN 2607-0510

