

Activité nocturne automnale et hivernale des chiroptères en forêt d'Erlenbusch (Allemagne).

Par **Michel Barataud** (France ; michel.barataud1@orange.fr)

Thoren Metz (Autriche ; utm@aon.at)

Georgiana Crețu (Roumanie ; georgiana.marginean@gmail.com)

Ralf Gütz (Allemagne ; protect-nature@posteo.de)

Tanja Keßels (Allemagne ; protect-nature@posteo.de)

Mots-clés :

écologie acoustique ; enregistreurs automatiques d'ultrasons ; indices d'activité ; température ; Buschbell.

Résumé

Une pression exceptionnelle d'observation de l'activité de chasse et sociale des chiroptères a été entreprise dans une forêt feuillue de l'ouest de l'Allemagne. Du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, 17 enregistreurs d'ultrasons ont fourni, durant 37 458 heures de veille, 1 176 748 fichiers contenant 203 557 contacts acoustiques appartenant à 19 espèces. Les indices d'activité par décades montrent un déclin drastique entre septembre et mi-novembre, puis le maintien d'une activité de chasse réduite mais ininterrompue jusqu'en mars, y compris par des températures de -6°C. L'effet de la pluie, du brouillard, des seuils de température, de paramètres structurels de l'habitat forestier sur les activités de chasse, de transit et à caractère social, sont présentés et discutés.



Introduction

Les chiroptères d'Europe sont réputés entrer en hibernation dans le courant de l'automne, pour ne reprendre une activité de chasse régulière qu'au début du printemps, en fonction des conditions météorologiques (FURMANKIEWICZ & GORNIK, 2002 ; HOPE & JONES, 2012 ; THOMAS, 1995 ; WERMUNDSEN & SIIVONEN, 2010).

En contexte méditerranéen, les conditions thermiques hivernales et la présence d'une espèce (*Tadarida teniotis*) dont les capacités de léthargie sont réduites, génèrent une activité de chasse ponctuelle en hiver (BARROS *et al.*, 2021). Les conditions climatiques qui prévalent plus au nord sont censées contraindre les chiroptères à une léthargie plus continue (RODRIGUES *et al.*, 2003). Cependant, même dans la moitié nord de l'Europe, il est constaté que l'hibernation est plus ou moins fréquemment interrompue, pour des activités de toilettage, d'abreuvement, voire de déplacements en vol à l'extérieur du gîte (AVERY, 1983 ; SIMON & KUGELSCHAFER, 1999 ; CEL'UCH & KANUCH, 2005 ; WINKLER & RÁKOS, 2023). Le déterminisme de cette activité de vol hors du gîte est peu connu ; les motivations peuvent être liées à un besoin de changement de gîte sous des contraintes diverses : variations de température, dérangements, activité sociale ponctuelle, faible état physiologique, influence de la lumière lunaire ou de la pression atmosphérique, besoin de s'abreuver ou de s'alimenter (BLOMBERG *et al.*, 2021 ; CICHOCKI *et al.*, 2015 ; GIESE, 2024 ; HOPE *et al.*, 2014 ; RANSOME, 2002).

L'activité de vol des chiroptères en forêts tempérées européennes est de mieux en mieux étudiée depuis l'apparition des outils de détection acoustique (AHLÉN & BAAGØE, 1999 ; BARATAUD & GIOSA, 2021 ;

GRANJEAN, 2011 ; JUNG *et al.*, 2012). Ces études sont le plus souvent réalisées durant les périodes printanière et estivale, où l'activité de chasse est maximale. Les activités de vol automnale (combinant la chasse pour accumuler les réserves nécessaires à l'hibernation, et les déplacements en vue des accouplements) et hivernale sont moins étudiées, et le plus souvent concernent des habitats riverains de cours d'eau ou des lisières forestières (ZAHN & KRINER, 2016).

La forêt d'Erlenbusch, dans le centre-ouest de l'Allemagne, fait l'objet depuis 2017 d'une pression intense de suivis acoustiques (CRETU *et al.*, 2022), avec pour originalité la réalisation de nombreux points d'écoute nocturnes permanents, y compris durant l'automne et l'hiver. La présente étude exploite les enregistrements automatiques réalisés sur 23 stations d'écoute en forêt, entre les mois de septembre 2020 et de mars 2021, afin d'évaluer la phénologie et le déterminisme (social, chasse, transit) de l'activité de vol en automne et en hiver, pour chacune des 18 espèces contactées et identifiées avec un haut niveau de confiance.

Méthode et matériel

Description du site d'étude

La forêt d'Erlenbush, également nommée forêt de Buschbell, est située dans la zone atlantique de l'Allemagne occidentale, près de la ville de Frechen à l'ouest de Cologne (**Figure 1**). L'altitude moyenne est de 116 mètres (99 à 133 m) avec un faible relief. Les températures moyennes mensuelles varient de 6°C en janvier à 25°C en juillet. Les précipitations annuelles moyennes sont légèrement

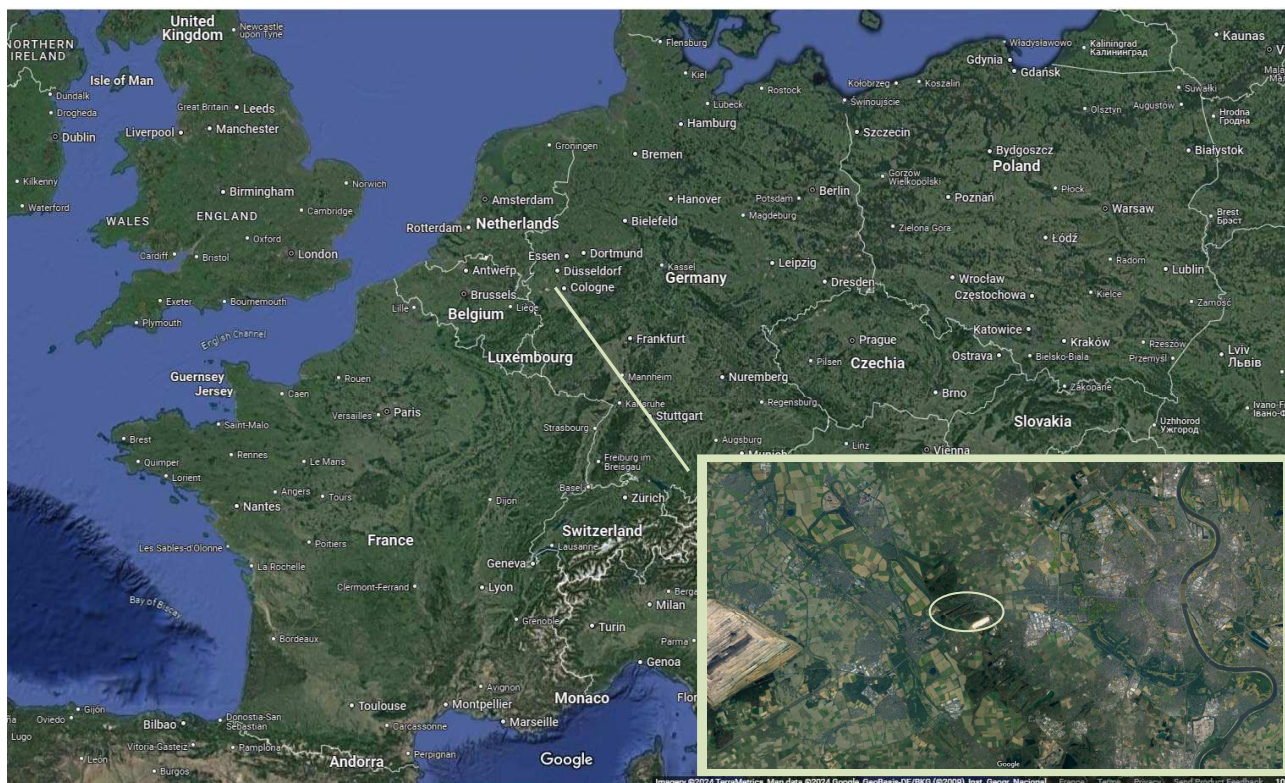


Figure 1.

Image satellite (Google maps) de l'Europe, avec la situation de la forêt d'Erlenbusch à l'ouest de Cologne (Allemagne). L'encadré montre le contexte paysager autour de la forêt (au centre de l'ellipse), avec les zones d'agriculture intensive, et la ville de Cologne à l'est traversée par le Rhin ; la bande claire au sud de la forêt est une carrière de sable, qui s'agrandit régulièrement aux dépens de l'espace forestier.

inférieures à 600 mm, avec un maximum en juillet et en août, mois qui cumulent 25,6 % des précipitations annuelles. Ce massif forestier de 80 hectares est isolée des autres zones forestières : au nord, il est délimité par l'autoroute A4, au sud par une mine à ciel ouvert (comportant quelques plans d'eau artificiels dans sa partie exploitée puis remise en culture) ; à l'ouest, des zones agricoles intensives bordent la zone forestière ; à l'est, outre des zones agricoles plus petites, s'étendent des zones urbanisées commerciales et résidentielles. La forêt d'Erlenbush est menacée au sud par la carrière de sable qui réduit progressivement sa surface. A plus grande échelle, le contexte paysager alentours est celui de grandes parcelles d'agriculture intensive et de zones urbanisées.

La forêt est entièrement désignée comme « zone de réseau de biotopes d'importance

exceptionnelle » (Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz, 2017).

La forêt est composée essentiellement de hêtres *Fagus sylvatica*, accompagnés par endroits de chênes *Quercus* spp., de charmes *Carpinus betulus*, de bouleaux *Betula pendula*, de frênes *Fraxinus excelsior*, de saules *Salix* spp., d'épicéas *Picea abies*, de marronniers *Aesculus hippocastanum*, de tilleuls *Tilia* sp., d'aulnes *Alnus* sp., d'érables *Acer* sp. Plusieurs étangs forestiers sont répartis sur la zone, dans lesquels se reproduisent notamment un écotypique de *Salamandra salamandra terrestris* et un grand nombre d'insectes à cycle aquatique. Le sol de la forêt est occasionnellement (parfois pendant plusieurs mois) inondé pendant les périodes de pluie, ce qui contribue à l'abondance des insectes et par conséquent à la diversité des espèces de chiroptères.

Sites et stations de relevés acoustiques

Nombre et situation : 23 sites d'enregistrements ont été couverts durant tout ou partie de la période ; 6 de ces sites ne contiennent qu'une seule station (volume de perception d'un microphone autour d'un point précis géoréférencé). Les autres sites contiennent 2 à 4 stations, car pour des contraintes diverses liées aux activités humaines en forêt, certains détecteurs ont dû être déplacés, le plus souvent de quelques mètres, parfois plus pour 5 d'entre eux (**Figure 2**). L'identifiant de chaque site correspond à celui de l'enregistreur, assorti d'une lettre différente lorsque ce dernier a couvert plusieurs stations (**Tableau 1**). La majeure partie de la forêt au sud de l'autoroute a été couverte.

Dates et nombre de nuits : les enregistrements s'étendent du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, période totalisant 182 nuits. Sous contrainte de divers aléas météorologiques et techniques

(météo, batteries, maintenance), les 17 enregistreurs ont fourni des données exploitables sur un total de 2627 nuits (37458 heures), avec une variation de 127 à 174 nuits par enregistreur (**Tableau 2**).

Types enregistreurs et microphones : les détecteurs-enregistreurs utilisés en mode automatique sont de type Batlogger (Elekon AG, Lucerne, Switzerland) équipés de microphones à électret FG black étanches (avec un capteur de température intégré), sensibles de 10 à 150 kHz avec une fréquence d'échantillonnage de 312,5 kHz ; 17 appareils (10 Batlogger A ; 1 Batlogger A+ ; 4 Batlogger C ; 2 Batlogger M) ont été utilisés en permanence durant la période considérée. Ces détecteurs, dotés d'une sensibilité jugée actuellement parmi les meilleures (DISCA, 2023), permettent des déclenchements en réaction à des signaux d'intensité faible, avec une rétroaction de 1 seconde et un arrêt automatique de l'enregistrement après les derniers signaux perceptibles ; ainsi le risque de défaut de collecte d'une séquence de chiroptères est très réduit.

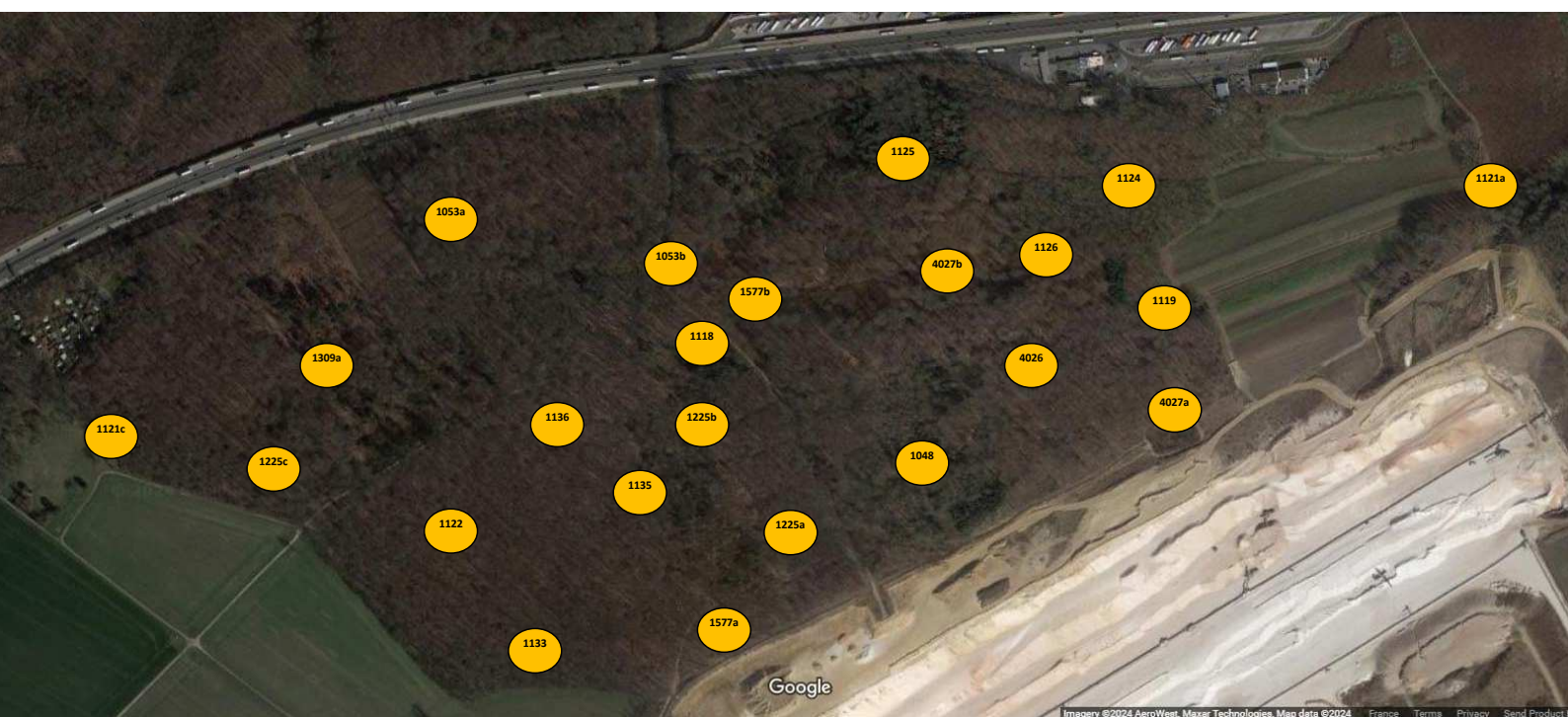


Figure 2. Positionnement des 23 sites d'enregistrements en forêt d'Erlenbusch ; les noms de sites correspondent aux identifiants des enregistreurs. Pour les sites éclatés en deux stations éloignées (1053, 1121, 1225, 1577, 4027), voir **Tableau 1** pour les périodes d'enregistrements.

Tableau 1.

Liste des stations d'enregistrements, avec leurs caractéristiques de dates et lieux de pose (voir **Tableau 3** pour la légende des codes d'habitats).

N. de stations	Identifiant Batlogger	Début d'enregistrement	Fin d'enregistrement	Direction microphone	Typologie habitat	X (WGS 84)	Y (WGS 84)
1	BLA 1118	24/09/2020	18/03/2021	Clairière	VF_lis-t_4	67697	509250
2	BLA 1119-a	24/09/2020	31/10/2020	Sous-bois, sommet	VF_ssb_1	677787	5092547
2	BLA 1119-b	01/11/2020	12/12/2020	Sous-bois, sommet	VF_ssb_1	677758	5092501
2	BLA 1119-c	13/12/2020	18/03/2021	Sous-bois, sommet	VF_ssb_1	677737	5092535
3	BLA 1121-a	24/09/2020	21/10/2020	Sentier forestier	VF_lis-t_0	678333	5092703
3	BLA 1121-b	22/10/2020	27/10/2020	Sous-bois, sommet	VF_ssb_1	677758	5092501
4	BLA 1121-c	29/10/2020	20/03/2021	Sous-bois	VF_ssb_3	675929	5092423
5	BLA 1122	24/09/2020	18/03/2021	Clairière	VF_lis-t_2	67654	509232
6	BLA 1124	24/09/2020	18/03/2021	Sentier forestier	VF_ssb_3	67772	509268
7	BLA 1125	24/09/2020	18/03/2021	Sentier forestier	VF_ssb_3	677301	5092705
8	BLA 1126	24/09/2020	25/07/2021	Sous-bois, sommet	VF_ssb_3	67756	509261
9	BLA 1133-a	24/09/2020	07/10/2020	Lisière sur prairie	VF_lis-t_0	67666	509215
9	BLA 1133-b	08/10/2020	07/11/2021	Sentier forestier	VF_ssb_2	676645	5092174
9	BLA 1133-c	08/11/2020	17/03/2021	Sentier forestier	VF_ssb_2	676607	5092166
10	BLA 1135-a	24/09/2020	15/03/2021	Clairière	VF_lis-t_4	676807	5092339
10	BLA 1135-b	16/03/2021	20/03/2021	Sentier forestier	JF_lis-t_2	676478	5092463
11	BLA 1136	24/09/2020	18/03/2021	Clairière	VF_lis-t_2	6767228	50924106
12	BLA+ 1577-a	24/09/2020	12/12/2020	Lisière sur dépression	VF_lis-t_1	67691	509217
13	BLA+ 1577-b	13/12/2020	10/07/2021	Sous-bois	VF_ssb_2	67710	509255
14	BLC 1048-a	08/10/2020	12/12/2020	Sous-bois	VF_ssb_2	67738638	509238
14	BLC 1048-b	13/12/2020	18/03/2021	Clairière	JF_lis-t_2	6772975	509240389
15	BLC 1053-a	08/10/2020	10/10/2020	Sous-bois	VF_ssb_2	676506	509264278
16	BLC 1053-b	11/10/2020	17/10/2020	Piste forestière sous canopée	VF_lis-t_0	676905	509260528
15	BLC 1053-a	18/10/2020	20/03/2021	Sous-bois	VF_ssb_2	676506	509264278
17	BLC 1309-a	08/10/2020	20/11/2021	Sentier forestier	VF_ssb_2	67632361	509245528
17	BLC 1309-a'	21/11/2020	10/02/2020	Sentier forestier	VF_ssb_2	676305	5092478
17	BLC 1309-a'	21/02/2021	20/03/2021	Sentier forestier	VF_ssb_2	676305	5092478
18	BLC 1225-a	08/10/2020	30/10/2020	Sentier forestier, flaque temporaire	VF_ssb-e_2	677079	5092285
18	BLC 1225-a'	31/10/2020	14/11/2020	Sentier/Clairière	VF_ssb_2	6771150	50922790
18	BLC 1225-a	15/11/2020	12/12/2020	Sentier forestier, flaque temporaire	VF_ssb-e_2	677079	5092285
19	BLC 1225-b	13/12/2020	15/03/2021	Clairière	VF_lis-t-e_4	676956	5092408
20	BLC 1225-c	16/03/2021	20/03/2021	Sous-bois	VF_ssb_2	6762290	50923750
21	BLM 4026-a	01/10/2020	11/12/2020	Sous-bois, sommet	VF_ssb_3	6775543	5092472
21	BLM 4026-b	12/12/2020	17/03/2021	Sous-bois, sommet	VF_ssb_3	677515	5092495
22	BLM 4027-a	01/10/2020	05/12/2020	Lisière sur talweg, mare temporaire	VF_lis-c-e_4	677782	50924600
23	BLM 4027-b	06/12/2020	26/07/2021	Sous-bois, talweg	VF_ssb_3	6773734	50925874

Les microphones sont disposés à l'extrémité d'un câble, sur une branche à une hauteur maximale de 2,5 m, et orientés horizontalement.

Descriptif et typologie des habitats : chaque station a fait l'objet de plusieurs prises de vues photographiques (**Annexe 2**), et d'une description des principales variables de l'habitat (**Tableau 3**) qui influencent généralement l'activité de chasse des chiroptères au printemps et en été (BARATAUD *et al.*, 2016).

Analyse des données sonores

Méthode : l'analyse auditive et informatique (logiciel BatSound version 4.4 ; Pettersson Elektronik AB) des séquences a été réalisée grâce aux critères

de la méthode d'écologie acoustique (BARATAUD, 2020). Cette méthode utilise les mesures classiques effectuées sur les signaux (voir ci-dessous). Mais l'originalité et les performances de la méthode tiennent au fait que les valeurs mesurées s'inscrivent dans un processus qui intègre aussi le comportement de vol de l'individu (distance aux obstacles frontaux et latéraux, degré de curiosité, recherche plus ou moins active de proies et/ou d'obstacles, etc.). Ce comportement est jugé grâce à la combinaison de deux paramètres : la structure des signaux (largeur de bande, durée, courbures, timbre, répartition de l'énergie, fréquence terminale) et leur rythmique (durée et régularité des intervalles), tout en tenant

Tableau 2.

Informations sur la pression d'écoute (en n. de nuits et d'heures) et sur le nombre de fichiers collectés par les 17 enregistreurs (nommés selon leurs numéros) en forêt d'Erlenbusch du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021.

	1118	1119	1121	1122	1124	1125	1126	1133	1135	1136	1157	1048	1053	1309	1225	4026	4027	Total
N. fichiers enregistrés	22044	10435	55441	44494	70247	119672	43844	66188	38608	46784	106994	61767	44226	153090	66879	130256	95779	1176748
N. fichiers avec chiroptères	11133	4462	21743	9355	11522	29716	7032	2579	7236	3958	3944	1292	1246	4858	1297	4074	1643	127090
%	50,5%	42,8%	39,2%	21,0%	16,4%	24,8%	16,0%	3,9%	18,7%	8,5%	3,7%	2,1%	2,8%	3,2%	1,9%	3,1%	1,7%	10,8%
N. nuits	154	157	129	174	155	167	165	162	169	127	162	154	152	144	138	162	156	2627
N. heures	2173,5	2212,5	1820	2472,5	2230	2377	2347	2301,5	2396	1780,5	2308,5	2219	2187	2089,5	1994,5	2319,5	2229,5	37458

Tableau 3.

Variables de l'habitat forestier (avec les codes présents dans le tableau 1) décrites sur chaque station d'enregistrement.

Variable	Code	Descriptif	Définition
Age	VF	Vieille Futaie	diamètre troncs 0,6 à 0,8 m
	JF	Jeune Futaie	diamètre troncs 0,3 à 0,5 m
Ecotone	ssb	sous-bois	pas d'écotone
	lis-t	lisière trouée	trouée canopée 200 à 500 m ²
	lis-c	lisière clairière	bordure clairière > 500 m ²
	e	eau	rivière (> 2 m large) ou mare, distance < 20 m
Couverture arbustive (< 4 haut)	0	0 à 10 %	couverture en projection au sol
	1	10 à 25 %	couverture en projection au sol
	2	25 à 50 %	couverture en projection au sol
	3	50 à 75 %	couverture en projection au sol
	4	75 à 100 %	couverture en projection au sol

compte de leurs variations éventuelles au cours d'une séquence, et de la qualité de restitution des signaux.

Traitement des séquences sonores : les séquences collectées ($n = 1\,176\,748$) ont été analysées manuellement. Chacune est affichée sur le logiciel BatSound ; un examen visuel permet de juger de la présence de signaux de chiroptères parmi les différents bruits de fond (vent, pluie, stridulations d'orthoptères, chants d'oiseaux, cris de micromammifères, bruit de déplacements dans la litière de feuilles, etc.). En cas de présence de signaux de chiroptères, si l'analyse visuelle ne suffit pas à déterminer l'espèce (*Pipistrellus pipistrellus* par exemple, qui représente 80 à 90 % des contacts, est instantanément identifiable avec un peu d'expérience), il est procédé à une écoute de la séquence, puis si besoin à des mesures sur des signaux sélectionnés non aléatoirement, en fonction de leurs caractéristiques (qualité, structure et rythme) ; en effet, l'unité d'échantillonnage dans cette méthode d'identification n'est pas l'individu qui produit une séquence, mais chacun des différents comportements acoustiques qu'adopte un individu dans une même séquence. Le défilement des fichiers

« wave » est assuré de façon très rapide par les touches du clavier « N » (en avant) ou « B » (en arrière), permettant selon le contenu des séquences un rendement de 500 (séries hétérogènes de plusieurs espèces nécessitant chacune une écoute et/ou des mesures) à 5000 (longues séries homogènes de bruit de fond ou de *P. pipistrellus*) fichiers à l'heure, saisie des informations dans la base de données comprise.

Mesures des signaux : les critères pris en compte sont : la durée totale du signal (en millisecondes) ; la fréquence initiale (FI) en kHz et la fréquence terminale (FT) du fondamental ; la largeur de la bande de fréquences (LB) ; la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental, et de l'harmonique 1 seulement pour les signaux de *Plecotus*. La FME est définie comme la fréquence concentrant le plus d'énergie d'après l'analyse de densité spectrale. 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). Les mesures de densité spectrale sont également effectuées avec une fenêtre FFT de 512 points, à l'exception de la FI des signaux quasi fréquence constante (QFC) qui est réalisée avec une fenêtre FFT de 256 points (BARATAUD, 2020). L'atténuation atmosphérique agissant surtout sur les hautes fréquences, les signaux les plus intenses sont sélectionnés, afin d'obtenir des mesures plus précises de largeur de bande et de durée. Pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) sont appréciées auditivement, puis précisées si besoin par la mesure informatique de la durée des intervalles (signal compris, en ms).

Quantification et qualification de l'activité : la méthode de mesure de l'activité est dite « précise » : un contact correspond à l'occurrence de signaux d'un individu



Photo de la station I121c prise le 17 janvier 2021. Le microphone du Batlogger est visible en haut au centre.

d'une espèce de chiroptère, par tranches de cinq secondes (BARATAUD, 2020). Avec 3601 niveaux/heure, cette méthode exprime les variations de l'activité avec puissance ; sa forte sensibilité aux biais de la détection a été corrigée ici au niveau de la collecte (uniformisation du matériel et de la méthode de pose) et du traitement des données (analyse des fichiers par un seul observateur, utilisation des coefficients de pondération de la disparité d'intensité d'émission entre espèces). L'intensité des émissions sonar est différente selon les espèces, ce qui empêche la comparaison de leurs indices d'activité bruts (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 4**). Ces coefficients sont appliqués aux contacts bruts pour permettre une comparaison des espèces

ou des groupes d'espèces entre eux. Il est tenu compte du contexte des émissions pour l'attribution du coefficient (par exemple, les signaux d'Oreillards variant en intensité selon leur comportement et l'ouverture du milieu, le coefficient de détectabilité varie par conséquent de 1,25 à 5). Ainsi, les indices d'activité sont toujours exprimés en nombre de contacts pondérés par heure, sauf mention spéciale « contact brut ».

Le type d'activité est apprécié grâce à des critères croisant les variations de rythme (récurrence et de régularité) d'une séquence sonore et les variations de structure (durée et largeur de bande, courbures, répartition de l'énergie...) des signaux. L'activité de chasse peut bien entendu être déduite grâce à la présence d'une phase caractéristique de poursuite d'une proie. Mais cet événement ne se produit généralement que de façon fugace et espacée au cours des périodes nocturnes durant lesquelles un chiroptère est en recherche permanente de proies. La méthode d'écologie acoustique, construite sur la base de suivis auditifs et visuels d'individus marqués sur des longues durées, a pu mettre en évidence des critères de rythmique caractérisant une activité de recherche plus ou moins active de proies ou d'obstacles, avec la possibilité de séparer les deux objectifs dans de nombreux cas ; pour les espèces à structure FM notamment (*Myotis*, *Plecotus*), les successions de types acoustiques permettent de distinguer une approche d'obstacle d'une approche de proie. De plus, la durée d'une séquence individuelle (corrélée à l'intensité d'émission de l'espèce) est un indicateur fiable du temps de vol au sein du volume d'écoute (pondéré par le coefficient d'intensité, en tenant compte de la vitesse de vol), qui peut alors être jugé supérieur à celui d'un passage linéaire unique (ce qui est le

Tableau 4.
Liste des espèces de chiroptères avec leur distance de détection (en mètres) en contexte forestier, avec le coefficient de détectabilité qui en découle (BARATAUD, 2020).

Intensité d'émission	Espèces	distance détection (m)	coefficient détectabilité
très faible à faible	<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>Myotis alcaethoe</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>Myotis oxygnathus</i>	15	1,67
	<i>Myotis myotis</i>	15	1,67
moyenne	<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	25	1,00
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	25	1,00
	<i>Pipistrellus nathusii</i>	25	1,00
	<i>Plecotus</i> spp. (durée > 4 ms)	20	1,25
forte	<i>Eptesicus serotinus</i>	30	0,83
très forte	<i>Nyctalus leisleri</i>	80	0,31
	<i>Nyctalus noctula</i>	100	0,25
	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	150	0,17

cas lors d'un transit), et même témoigner d'un parcours de prospection en va-et-vient (BARATAUD, 2020). Ainsi l'activité de chasse en période hivernale (décembre à mars), durant laquelle les proies sont moins nombreuses et par conséquent les phases de capture plus rares, a pu être dans de nombreux cas distinguée de celle d'un transit. L'activité de transit est caractérisée par une traversée unique et rapide du volume d'écoute, avec des signaux sonar témoignant d'une recherche passive d'obstacles : rythme lent et souvent irrégulier ; largeur de bande plus étroite et durée plus longue, courbures FM caractéristiques. L'activité sociale est déduite de la présence de signaux connus pour faire partie des répertoires vocaux de communication intra-spécifique (PFALZER, 2017 ; RUSS, 2021 ; MIDDLETON et al., 2022 ; Vinet & Bas, 2023 ; DISCA, à paraître). La présence probable d'un gîte à proximité de la station d'écoute est déduite de l'émission de certains types de cris sociaux qui, chez certaines espèces, sont produits surtout ou exclusivement près du gîte diurne.

Exploitation des données brutes

Saisie des données : la base de données comprend 34 champs ; la plupart des variables est renseignée par des formules automatiques, rattachées : au titre de chaque fichier (contenant les informations sur l'identifiant de la station – qui renseigne en cascade les caractéristiques de l'habitat – ainsi que la date et l'heure) ; à l'espèce (--> coefficient de détectabilité) ; à la taille du fichier (--> n. de contacts : 3 Mb = 1 contact de 5 sec). La pression d'écoute est calculée grâce à la date qui induit une durée de la nuit, variant de 12 à 15,5h au cours de la période des relevés. Ainsi, une fois que le nom et la

taille des fichiers d'une nuit complète sont intégrées à la base (listes obtenues via le logiciel libre Free Commander), la saisie des informations liées à l'analyse de chaque séquence est réduite à l'espèce (code simplifié) et au niveau de confiance de l'identification. Les données de température (en degré Celsius) prises grâce à un capteur situé au niveau du microphone déporté, sont contenues dans les fichiers de métadonnées associées aux fichiers sonores (wave).

Statistiques descriptives : l'unité d'échantillonnage spatiale est la station d'enregistrement ; pour tous les calculs de distribution des valeurs par quartiles, l'unité d'échantillonnage temporelle est la nuit complète (de l'heure de coucher à l'heure de lever du soleil).

Résultats

Diversité spécifique

Des critères fiables pour une identification jusqu'à l'espèce avec un haut niveau de confiance ont été trouvés dans 94,7% des cas ; l'identification a été qualifiée de probable (risque faible de confusion avec une autre espèce) pour 3,8 % des contacts ; les 1,5% restants correspondent aux complexes acoustiques *M. myotis-blythii*, *Eptesicus-Nyctalus* spp. et *Plecotus* spp. (absence de critères spécifiques fiables), ou à une faible qualité de séquence (*Myotis* sp.).

Dix-huit espèces au minimum ont fréquenté la forêt d'Erlenbusch durant cette période (**Tableau 5**). Une 19^{ème} espèce, *Eptesicus serotinus*, est incertaine : parmi les nombreuses séquences attribuées au groupe *Eptesicus-Nyctalus*, seules 4 (sur les sites 1119b, 1136 et 1577a) sont attribuables à cette espèce, mais avec un niveau de confiance faible (critères

Tableau 5.

Liste des 19 espèces de chiroptères (lignes blanches ; classées par ordre décroissant de niveaux d'activité) inventoriées en forêt d'Erlenbusch, avec leurs types et niveaux d'activité, leurs statuts écologique et juridique. Les lignes en jaune correspondent aux identifications non spécifiques (complexes acoustiques), et les lignes en orange correspondent à la somme des contacts attribués au groupe *Myotis myotis* et/ou *blythii* et au genre *Plecotus*.

Espèces	Chasse	Transit	Social	Cite prob. alentours	N. contacts (bruts)	N. contacts (pondérés)	Indice activité (N. c/h)	Annexe II Directive Habitats	Forêt strictes	Forêt partielles
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	X	X	X		175279	172986,51	4,6181			X
<i>Myotis daubentonii</i>	X	X	X		3857	9640,03	0,2574			X
<i>Myotis myotis/blythii</i>					2842	4968,35	0,1326			
<i>Plecotus</i> spp.					1756	4340,58	0,1159			
<i>Pipistrellus nathusii</i>	X	X	X		4314	4313,83	0,1152			X
<i>Myotis myotis</i> ou <i>blythii</i>					1315	2357,45	0,0629			
<i>Plecotus</i> sp.					1206	2258,33	0,0603			
<i>Myotis mystacinus</i>	X	X			902	2255	0,0602		X	
<i>Myotis nattereri</i>	X	X			727	2184,1	0,0583		X	
<i>Myotis myotis</i>	X	X			1270	2162,8	0,0577	X		
<i>Nyctalus leisleri</i>	X	X	X	X	4489	1335,28	0,0356			X
<i>Plecotus auritus</i>	X	X	X	X	287	1225	0,0327		X	
<i>Plecotus austriacus</i>	X	X	X	X	228	802,25	0,0214			X
<i>Myotis blythii</i>	X	X			257	448,1	0,0120	X		X
<i>Eptesicus/Nyctalus</i> sp.					474	397,7	0,0106			
<i>Myotis bechsteinii</i>	X	X			112	276,8	0,0074	X	X	
<i>Myotis alcathoe</i>	X	X			97	242,5	0,0065		X	
<i>Myotis emarginatus</i>	X				77	226,7	0,0061	X	X	
<i>Myotis</i> sp.					72	180	0,0048			
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	X	X	X		154	154	0,0041			X
<i>Plecotus macrobullaris</i>	X	X			35	55	0,0015			X
<i>Myotis brandtii</i>	X				15	37,5	0,0010		X	
<i>Nyctalus noctula</i>	X	X	X		45	11,95	0,0003			X
<i>Eptesicus serotinus</i> (poss)		X			4	3,32	0,0001			X
<i>Nyctalus lasiopterus</i>		X			2	2,5	0,0001			X
Total	17	17	8	3	195218	203556,65	5,43	4	7	11

faiblement discriminants, risque de confusion avec *N. leisleri*). *N. leisleri* étant très active dans la forêt, il est hautement probable qu'une grande majorité des contacts attribués au complexe *Eptesicus-Nyctalus* provienne de cette espèce.

Plusieurs espèces identifiées de façon certaine à Erlenbusch sont actuellement

considérées comme rare ou absente de cette partie de l'Allemagne (*Myotis alcathoe*, *M. emarginatus*, *Nyctalus lasiopterus*). Deux autres espèces sont loin de leur répartition connue : *M. blythii* a été identifié sur la base d'un critère fiable dans sa zone de sympatrie avec *M. myotis* (durée des signaux > 9 ms pour le type «absence de pic moyenne fréquence

terminale») ; *Plecotus macrobullaris* a été identifié sur la base de critères fréquentiels fiables dans sa zone de sympatrie avec *P. auritus* et *P. austriacus* (FI x FT ; FME fondamental x FME harmonique 1).

Activité par espèces et par stations

Une fois l'activité pondérée en fonction des différences d'intensité d'émission de chaque espèce, la comparaison de leurs indices d'activité est possible. La **Figure 3** présente les espèces ou taxons classés par ordre décroissant d'activité. *P. pipistrellus* est largement dominante, avec 172 987 contacts (85 %) ; la 2^e espèce, avec 9 640 contacts (0,05 %), est *M. daubentonii*, ce qui est inattendu en milieu forestier non riverain ; *M. myotis-blythii* (4968,3 contacts), le genre *Plecotus* (4340,6 contacts) et *P. nathusii* (4313,8 contacts) sont à des niveaux encore élevés, de même que 2 autres espèces de Murins : *M. mystacinus* (2255 contacts) et *M. nattereri* (2184,1 contacts).

Les séquences identifiées comme *N. leisleri* sont issues d'individus en vol au-dessus de la canopée (contexte optimisant l'identification de cette espèce). Les séquences légendées *Eptesicus-Nyctalus* spp. sont toutes émises dans un contexte de vol en sous-bois (signaux FM aplanie tronquée, ou FM), qui engendre un fort recouvrement entre les grandes espèces à composante QFC. *N. leisleri* en est probablement l'auteur majoritaire, car ces séquences sonar de structure FM apparaissent souvent dans un contexte d'activité sociale de

cette espèce sur la même station au même moment ; le chant produit par un mâle de *N. leisleri* en vue de former un harem, est susceptible d'engendrer en sous-bois une circulation de congénères dont les signaux sonar ne pourront être distingués d'autres espèces acoustiquement proches dans ce type de contexte, comme *E. serotinus* et *N. noctula*.

Toutes les espèces ont été contactées en activité de chasse, sauf *N. lasiopterus* et *E. serotinus*, pour lesquelles le nombre de contacts (respectivement 2 et 4 contacts bruts) et leur qualité (durées courtes) sont trop faibles pour caractériser avec confiance une activité de chasse.

Plusieurs espèces ont fourni, en plus

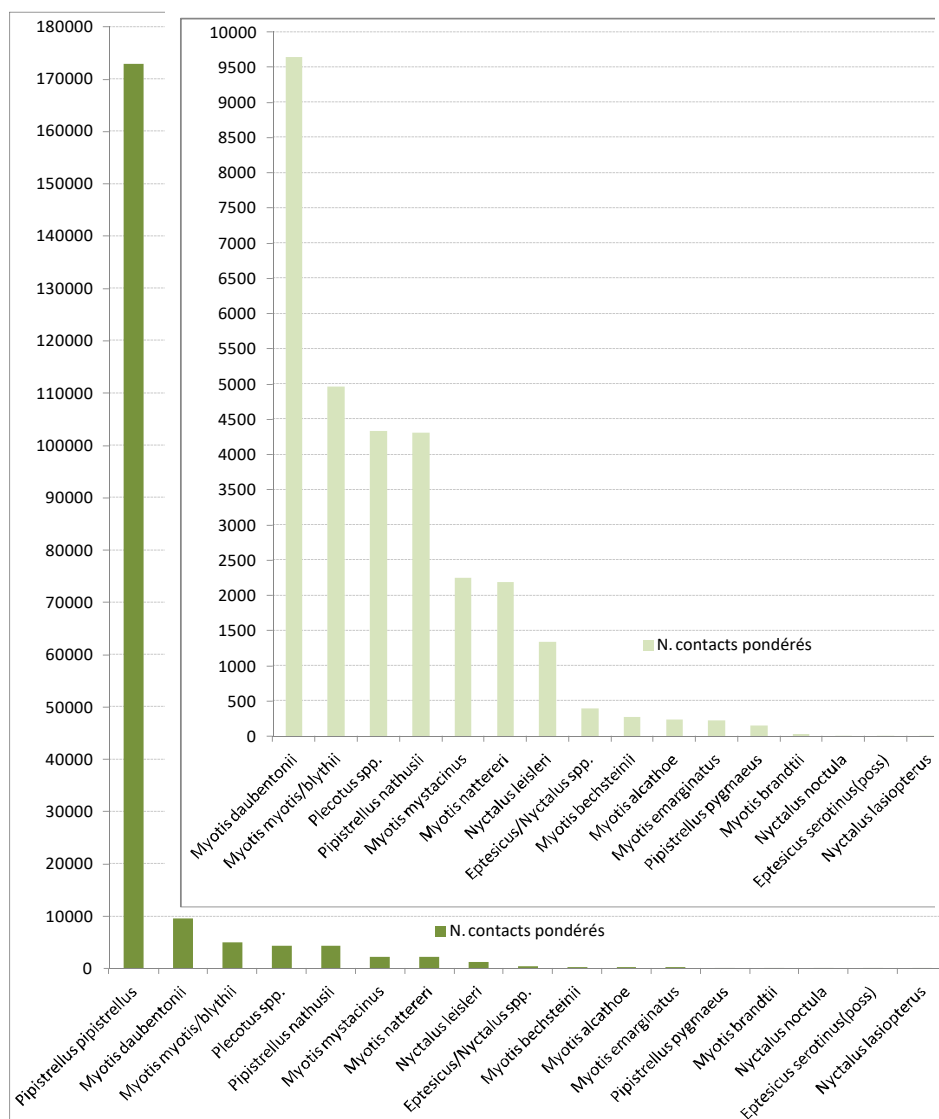


Figure 3.

Niveaux d'activité acoustique pour chacune des espèces identifiées en forêt d'Erlenbusch, classées par ordre décroissant du nombre de contacts pondérés. Le graphique superposé décline à nouveau les espèces mais sans *P. pipistrellus*, car sa très forte activité masque le détail des autres distributions.

des signaux sonar, des signaux de communication sociale (**Tableau 5**). Chez *P. pipistrellus* (24 stations ; 26818 trilles sociaux), *P. pygmaeus* (station 1121a ; 69 trilles sociaux) et *P. nathusii* (station 1122 ; 24 trilles sociaux), les cris sociaux collectés correspondent à des interactions sur les terrains de chasse ou à un balisage territorial en période d'accouplements. Le faible nombre de contacts sociaux enregistrés pour *N. noctula* (stations 1121a et 1577a ; 0,75 contacts) et *M. daubentonii* (stations 1119a et 1122 ; 7,5 contacts) ne permettent aucune interprétation. Pour *N. leisleri* et le genre *Plecotus*, qui n'émettent généralement pas de cris sociaux sur leurs terrains de chasse, le nombre et le type de signaux collectés indiquent la présence très probable d'au moins un gîte à proximité immédiate de chaque station. Au total 28 stations sont concernées : 1048a, 1118, 1119b, 1121a, 1122, 1126, 1133a+b, 1135a, 1225a, 1577a, 4026a, 4027a pour *N. leisleri* (13 stations ; 522 contacts sociaux indiquant des gîtes d'accouplements) ; 1048a+b, 1053a+b, 1118, 1119a+b+c, 1121a+c, 1122, 1124, 1125, 1126, 1133b, 1135a+b, 1136, 1225b, 1309, 1577b, 4026a+b, 4027a+b pour *P. auritus* et *P. austriacus* (25 stations ; 1590 contacts sociaux).

Les figures de l'**Annexe 1** permettent de visualiser la répartition de chaque espèce, et sa densité d'utilisation de chaque site sur l'ensemble de la zone inventoriée.

M. alcaethoe est présent dans la moitié sud de la forêt, alors que *M. mystacinus* est souvent plus actif au centre. Les rares sites fréquentés par *M. brandtii* sont dans des zones de boisements mixtes avec feuillus et résineux. *M. daubentonii* est présent partout, avec des zones de très forte activité au centre et à l'est ; idem pour *M. nattereri* et *M. myotis-blythii*, mais avec une plus forte abondance respectivement

à l'est (boisements mixtes) et au sud-ouest (feuillus dominants). *M. blythii* a pu être distingué du complexe *M. myotis-blythii* sur 13 stations, dont 2 (1122 et 1577a) représentent respectivement 68,5 % et 11,1 % du total des contacts. *M. emarginatus* a fourni peu de contacts mais ils sont en revanche bien dispersés spatialement : toute la forêt semble utilisée, sans qu'il soit possible d'identifier des sites plus fréquentés que d'autres.

P. auritus, identifiée sur 17 stations, a été particulièrement active sur les stations 1577a 1118, 1122 et 4026a. *P. austriacus*, identifiée sur 17 stations, était plus active sur la 1122 (47,3 % des contacts) et la 1118 (17 % des contacts). *P. macrobullaris* a été identifiée avec un niveau certain sur 3 stations (1225b, 1577a, 4026b), et un niveau probable sur 2 autres stations (1118, 4026a) ; la station 4026b a recueilli 30 contacts sur un total de 55 contacts. Parmi les 4340,6 contacts attribués au genre *Plecotus*, 52 % n'ont pu être attribués à une espèce en particulier, à cause de valeurs fréquentielles mettant 2 voire 3 taxons en recouvrement, ou de la seule présence de cris sociaux jugés à l'heure actuelle non discriminants.

P. pipistrellus, *P. nathusii* et *N. leisleri* sont actives partout, avec plusieurs sites de forte abondance. *P. pygmaeus* a fourni l'essentiel des contacts (97,4 %) sur le site 1121a à l'est de la forêt, sur une période limitée allant du 24 septembre au 19 octobre. Les quelques contacts de *N. noctula* sont bien répartis spatialement et temporellement (absence uniquement durant les mois de janvier et mars, qui sont les plus faibles en activité générale). *N. lasiopterus* a été identifiée sur 2 stations (1121a le 27/09/2020 ; 1121c le 05/11/2020), avec un contact brut unique à chaque fois : cette espèce n'était qu'en transit ponctuel durant la période d'étude.

Phénologie automnale et hivernale des activités de chasse et sociale

Selon les espèces, les contacts acoustiques toutes activités confondues déclinent drastiquement, voire disparaissent complètement, à partir de la 3^e décade de novembre (Figure 4).

Puis l'activité reprend beaucoup plus tard lors de la 3^e décade de février, pour à nouveau devenir très faible jusqu'au 20 mars. Les Figures 5 et 5a à 5f présentent les variations mensuelles de l'activité pondérée pour 7 taxons. *P. pipistrellus* a été mise en regard de l'activité totale pour indiquer à quel point cette dernière est influencée par cette seule espèce (Figure 5). *M. daubentonii* (Figure 5a) et *M. myotis-blythii* (Figure 5b) sont inactives de décembre à février. *M. nattereri* (Figure 5e) chasse plus tardivement jusque vers le

10 décembre puis stoppe complètement jusqu'au 20 mars. *P. nathusii* reste active durant toute la période, avec une baisse plus marquée en janvier et en mars (Figure 5d) ; la situation est la même pour *N. leisleri* et le groupe *Eptesicus-Nyctalus* (Figure 5f). Le genre *Plecotus* (Figure 5c) montre une baisse en décembre et janvier. *P. pipistrellus* offre, en moyenne sur toute la période d'étude, 40 fois plus de contacts que *P. nathusii* ; mais ce rapport global masque une forte disparité mensuelle (Figure 5g). La différence la plus marquée est en septembre où *P. pipistrellus* (24576,6 contacts) est 223 fois plus active que *P. nathusii* (110 contacts) ; puis une brusque décroissance est observée en octobre, qui s'accroît jusqu'en janvier où leurs activités deviennent presque identiques (respectivement 137 et 114 contacts).

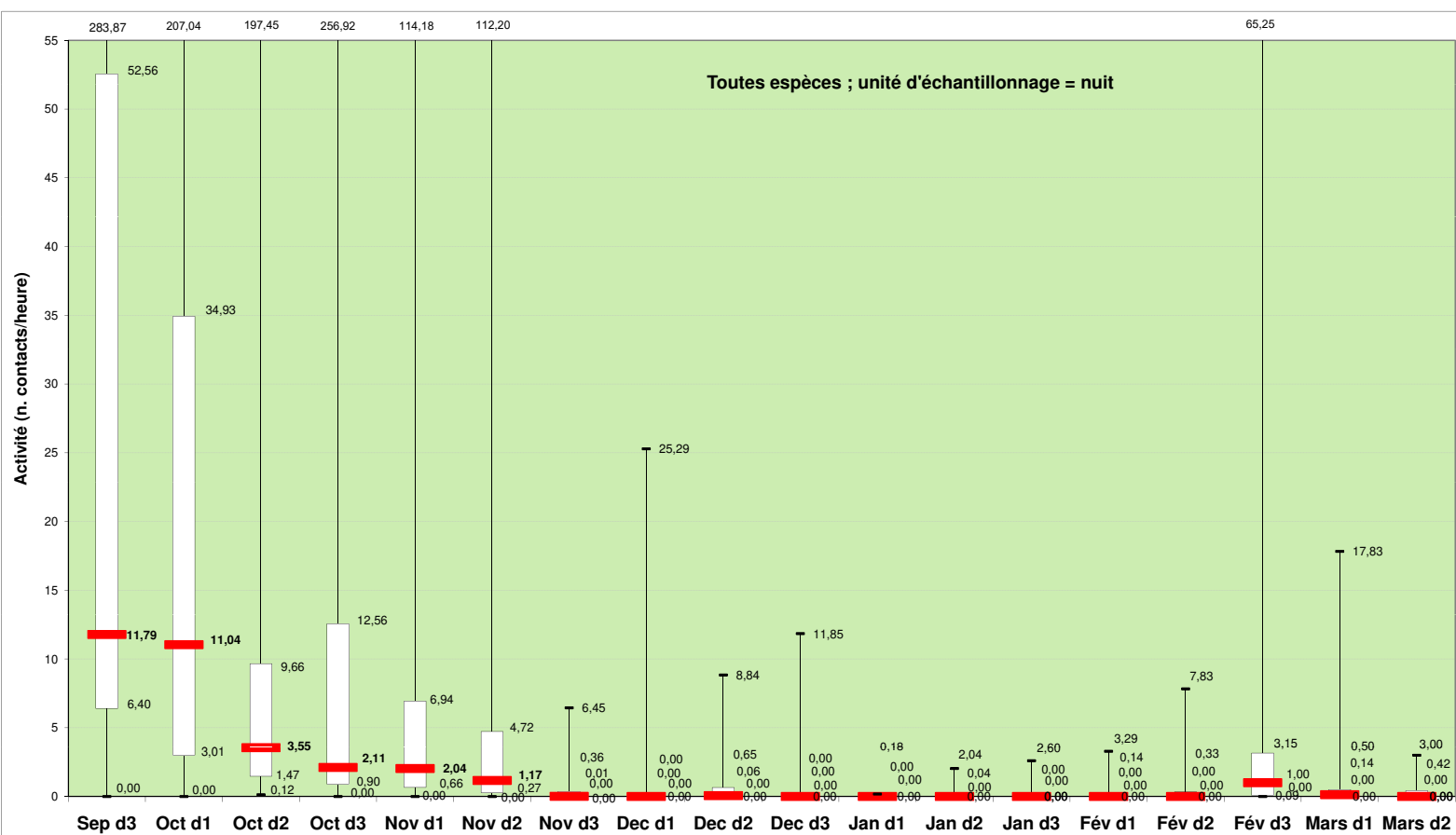


Figure 4. Médianes des indices d'activité (n. contacts pondérés/heure) avec les variations (1^{er} et 3^e quartiles, extrêmes), toutes espèces confondues, tout au long de la période automne-hiver découpée en décades.

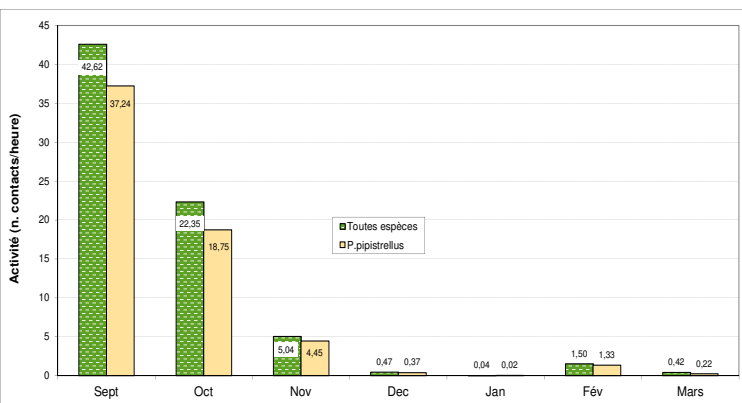


Figure 5.
Activité (contacts pondérés/heure) mensuelle tous types et toutes espèces confondues, comparée à celle de *P. pipistrellus* afin de juger de l'influence de cette espèce.

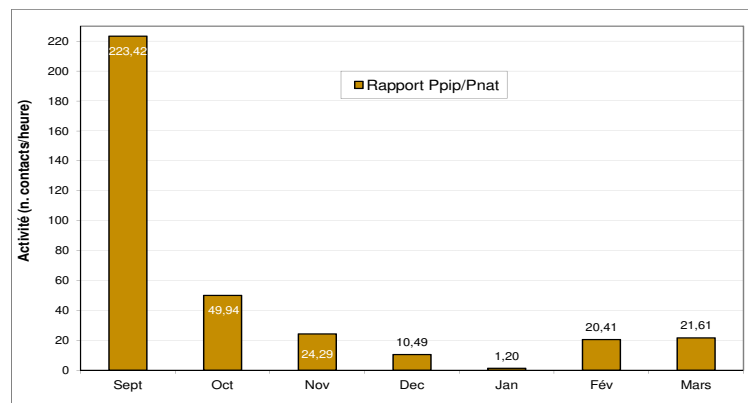


Figure 5g.
Rapport de l'activité entre *P. pipistrellus* et *P. nathusii* entre septembre et mars. La valeur associée à chaque plot de l'histogramme indique un facteur de multiplication : en septembre *P. pipistrellus* est 223,43 fois plus active que *P. nathusii*, etc.

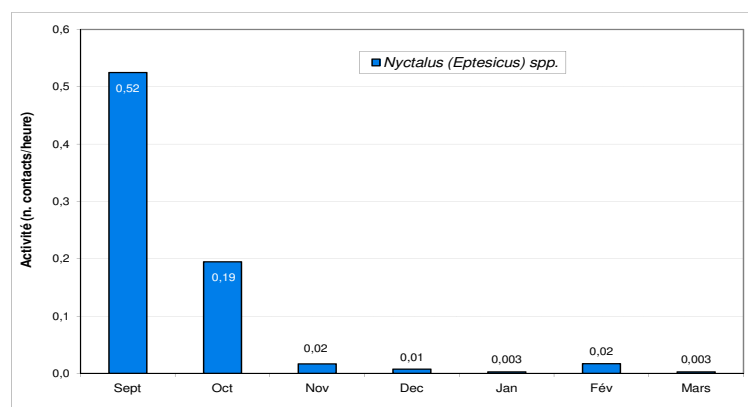
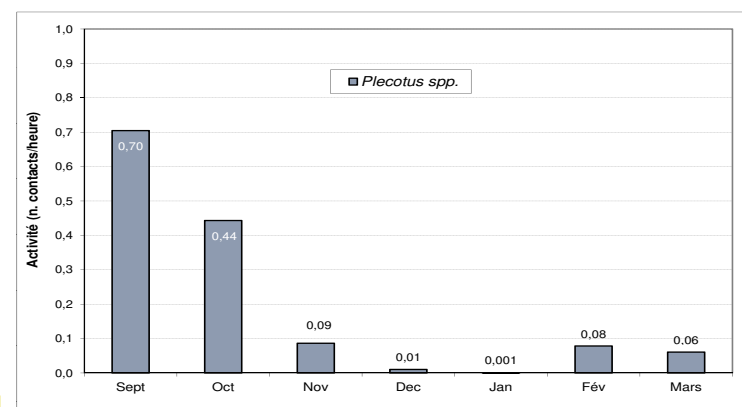
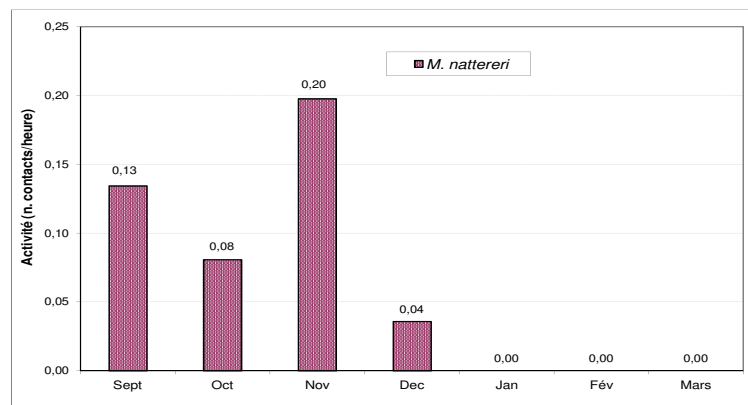
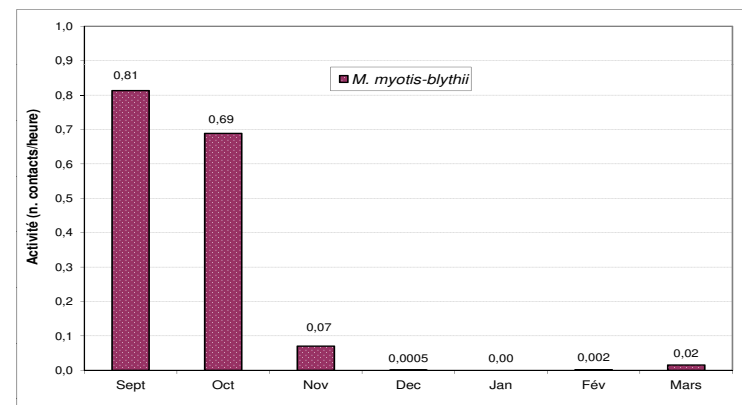
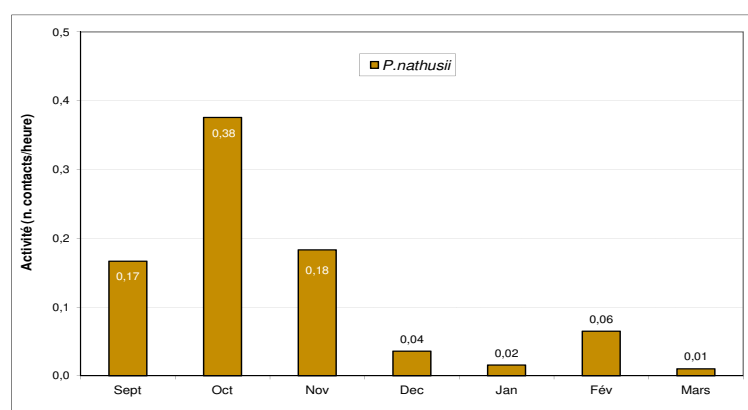
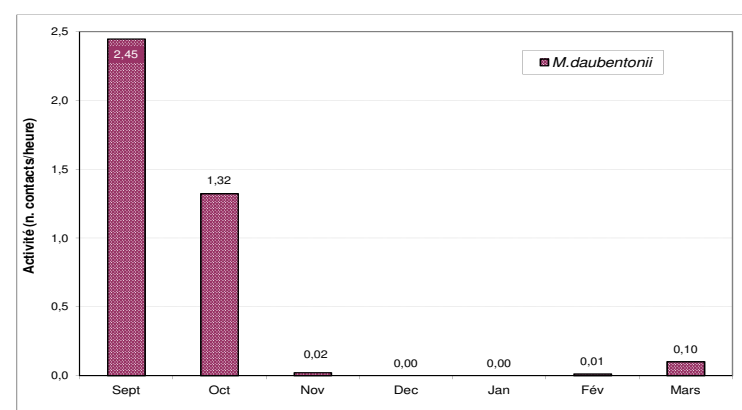


Figure 5a à 5f.
Activité (contacts pondérés/heure) mensuelle tous types des 6 taxons parmi les plus contactés après *P. pipistrellus*.

Il est intéressant de pouvoir séparer les deux principaux types d'activité de cette période : chasse vs sociale.

Pour chaque espèce en fonction de son comportement de chasse (en poursuite ou glanage), il est possible de distinguer l'activité de chasse grâce aux critères de rythme (recherche active avec phases d'approche voire de capture) et de durée (supérieure à un simple passage linéaire indicateur d'un transit) d'une séquence de signaux sonar. La chasse est bien entendu intensive durant la période automnale, en lien avec les besoins d'accumulation de réserves de graisse pour la léthargie hivernale. A partir de décembre, avec la chute des températures, il pourrait sembler logique que la plupart des déplacements en vol soient motivés par des transits entre gîtes. Au contraire, il est possible d'observer sur la **Figure 6** une proportion dominante (70 à 94 %) de l'activité de chasse entre décembre et

mars. En décembre, les seules espèces en chasse sont *P. pipistrellus* (2451 contacts), *P. nathusii* (227 contacts), *M. nattereri* (211,2 contacts), *N. leisleri* (39,47 contacts), le genre *Plecotus* (35 contacts) et *N. noctula* (1,25 contacts). En janvier l'activité de chasse se réduit considérablement, avec seulement 3 espèces : *P. pipistrellus* (124 contacts), *P. nathusii* (98 contacts) et *N. leisleri* (14,81 contacts).

L'activité de chasse baisse proportionnellement beaucoup moins en hiver pour *P. nathusii* que pour *P. pipistrellus*. Ce phénomène se confirme durant les 2 premières décades de février, avec même une inversion durant la première décade, seul moment où *P. nathusii* (168 contacts) est plus active (1,2 fois) que *P. pipistrellus* (137 contacts) ; lors de la 3^e décade *P. pipistrellus* (7301 contacts) redevient plus active en chasse que *P. nathusii* (126 contacts).

Pour les autres espèces durant les 2 premières décades de février, seuls le genre *Plecotus* (respectivement 36,25 et 16,25 contacts) et *N. leisleri* (respectivement 8,09 et 8,5 contacts) sont en chasse. La 3^e décade de février voit l'activité augmenter pour ces deux taxons (*Plecotus* : 106,25 contacts ; *N. leisleri* : 70,21 contacts), avec un retour de *M. daubentonii* (37,5 contacts), de *M. myotis-blythii* (8,5 contacts) et *N. noctula* (2,25 contacts).

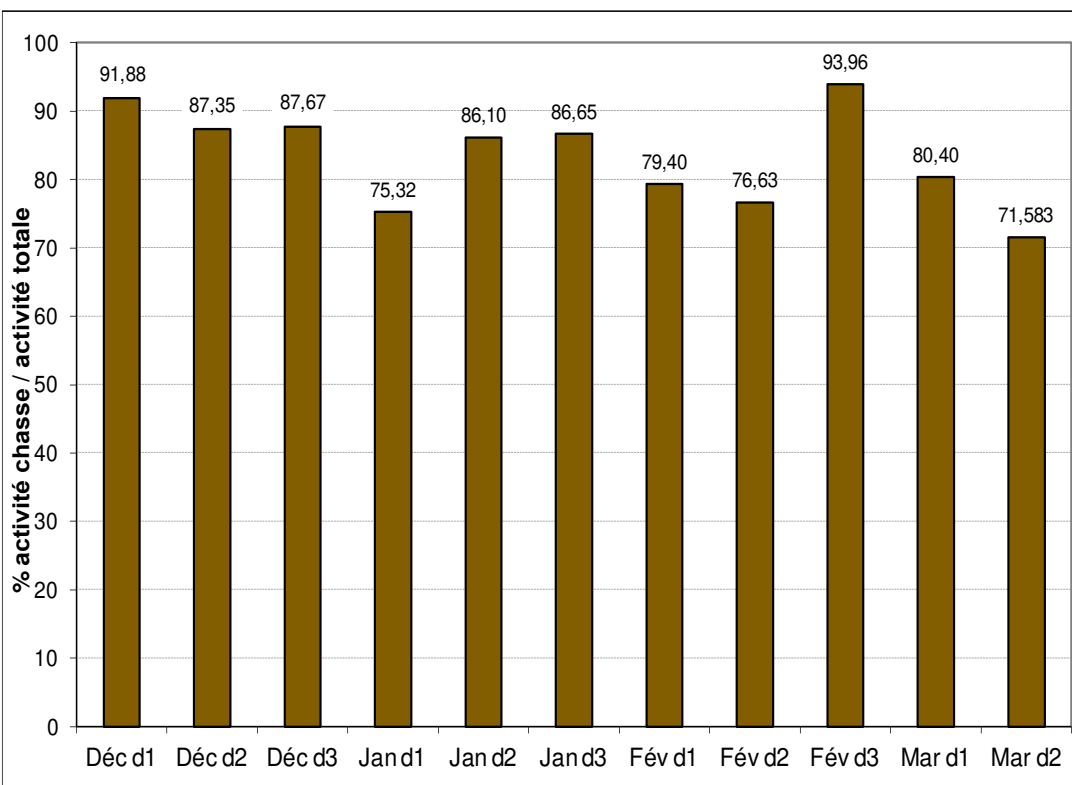


Figure 6. Proportion de l'activité de chasse sur l'activité totale, par décades entre le 1^{er} décembre et le 20 mars.

L'activité sociale (balisage territorial, chant d'appariements, proximité probable d'un gîte...) est majoritaire en septembre et octobre (**Figure 7**) pour toutes les espèces chez lesquelles elle s'est exprimée. Elle concerne principalement le genre *Plecotus* et *P. pipistrellus*, taxons qui deviennent exclusifs en novembre ; un regain est observable chez *P. pipistrellus* en décembre uniquement sur 4 sites (1119, 1126, 4026, 4027, tous concentrés au sud-est de la forêt, voir **Figure 1, Annexe 1**). Les cris sociaux reprennent à nouveau faiblement en février-mars, uniquement pour le genre *Plecotus* et *P. pipistrellus*.

Activité selon les conditions météo

Le brouillard nocturne (dédit sur les séquences à partir des bruits réguliers mais peu nombreux, de gouttes d'eau tombant des branchages) neutralise aussitôt l'activité de vol des chiroptères, parfois durant des nuits complètes.

La pluie (détectable sur les fichiers sons d'après la nature du bruit de fond) est intervenue fréquemment (5939 h, soit 15,8 % du temps total) durant la période, sur tout ou partie d'une nuit. Lorsqu'elle se déclenche alors que des chiroptères sont en chasse, ces derniers maintiennent leur activité durant plusieurs minutes (jusqu'à plus de 30 minutes parfois) ; puis l'activité cesse, souvent lorsque la pluie s'intensifie et s'accompagne de vent (également déductible du bruit de fond). L'activité peut reprendre après la pluie, parfois assez rapidement, si la température est supérieure à 9-10 °C ; si elle est inférieure, l'activité cesse jusqu'à l'aube (où quelques contacts peuvent à nouveau apparaître lorsque la température se situe entre 5 et 10 °C).

Séparer les influences respectives de la pluie et de la température n'est pas aisé. Lorsque la pluie intervient par une température de plus de 10°C et qu'aucune activité n'est détectée, il est possible

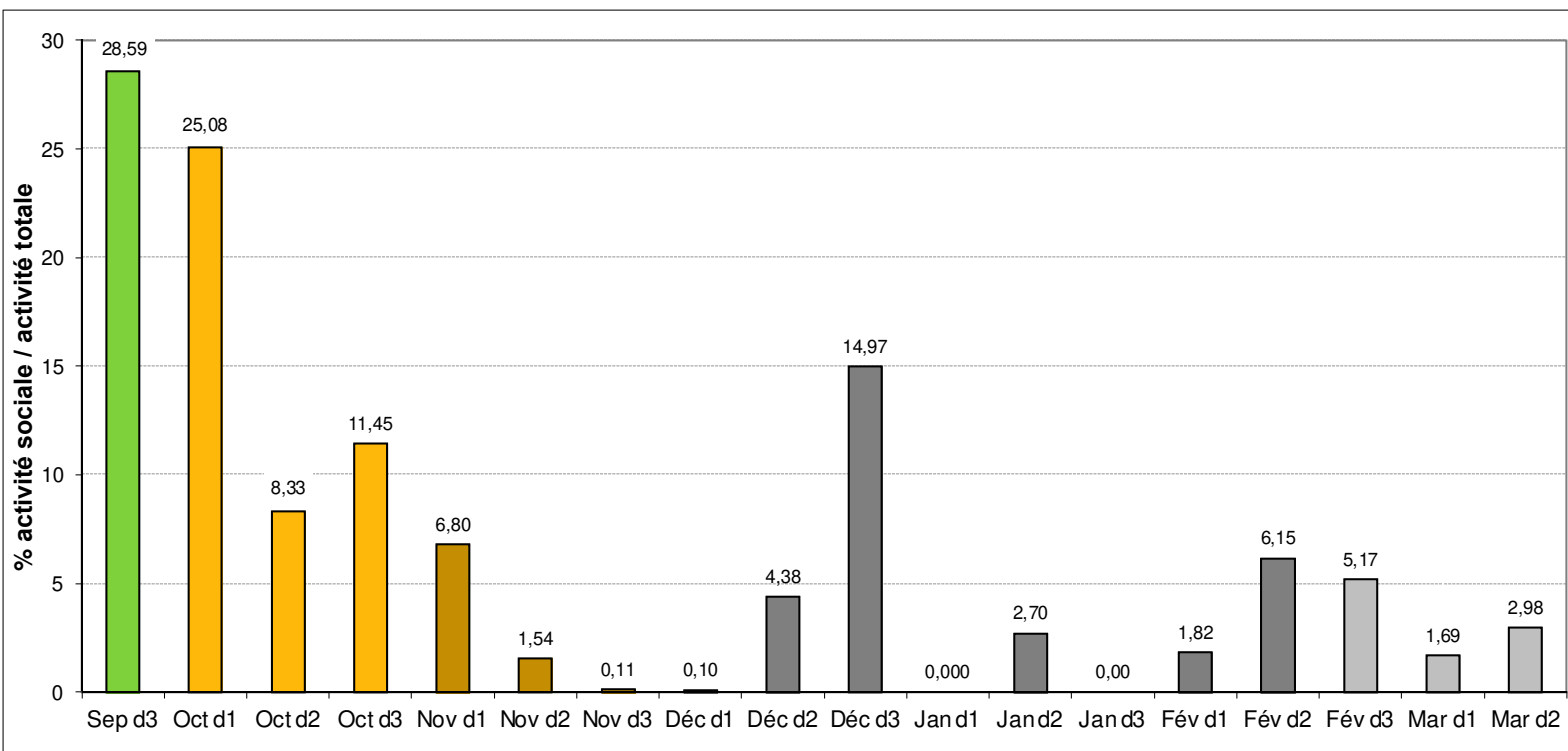


Figure 7.
Proportion des émissions à caractère social sur l'activité acoustique totale, par décades entre le 20 septembre et le 20 mars.

d'en conclure que ce sont probablement les précipitations qui interviennent. Mais 91,9 % des heures pluvieuses se sont déroulées par des températures entre 0 et 10°C (dont 68 % entre 0 et 5°C), qui sont également susceptibles de réduire l'activité. La **Figure 8** représente les médianes de températures et leurs écarts tout au long de la période d'étude, qui sont intéressantes à comparer à la phénologie de l'activité toutes espèces confondues (**Figure 4**) : une corrélation existe dans la chute des valeurs de la 3^e décade de novembre, la légère remontée de la 2^e décade de décembre et la remontée plus marquée de la 3^e décade de février suivie d'une nouvelle chute début mars. Ceci plaide pour une influence forte de la température, confortée par la tendance affichée dans la **Figure 9** : 88 % des contacts sont recueillis par des températures supérieures ou égales à 10°C. Cette figure permet d'observer aussi une légère hausse de l'activité de vol des chiroptères entre -6 et -8°C ; elle ne concerne que 3 taxons : *P. nathusii* (76,5 %

des 34 contacts enregistrés à cette tranche de températures), *N.leisleri* (*Ept-Nyc. sp.*) et *P. pipistrellus* ; 82,3 % de ces contacts correspondent à une activité de chasse par les deux espèces de Pipistrelles. La sensibilité des différents taxons aux basses températures est esquissée dans le **Tableau 6**, qui présente *P. nathusii* comme l'espèce la plus active par des températures négatives. Les heures sans contacts de chiroptères représentent moins de 10 % du temps total au-dessus de 13°C, 44 % entre 7 et 9°C, puis varient entre 72 et 87 % en dessous de 6°C.

Activité selon le type d'habitat forestier

Le taux d'activité toutes espèces confondues, a été calculé pour chaque variable descriptive de l'habitat forestier et mis en regard de la pression d'écoute durant les mois de septembre, octobre et novembre, période avant l'entrée en hibernation de la plupart des individus (**Tableau 7**). La classe d'âge de jeune futaie

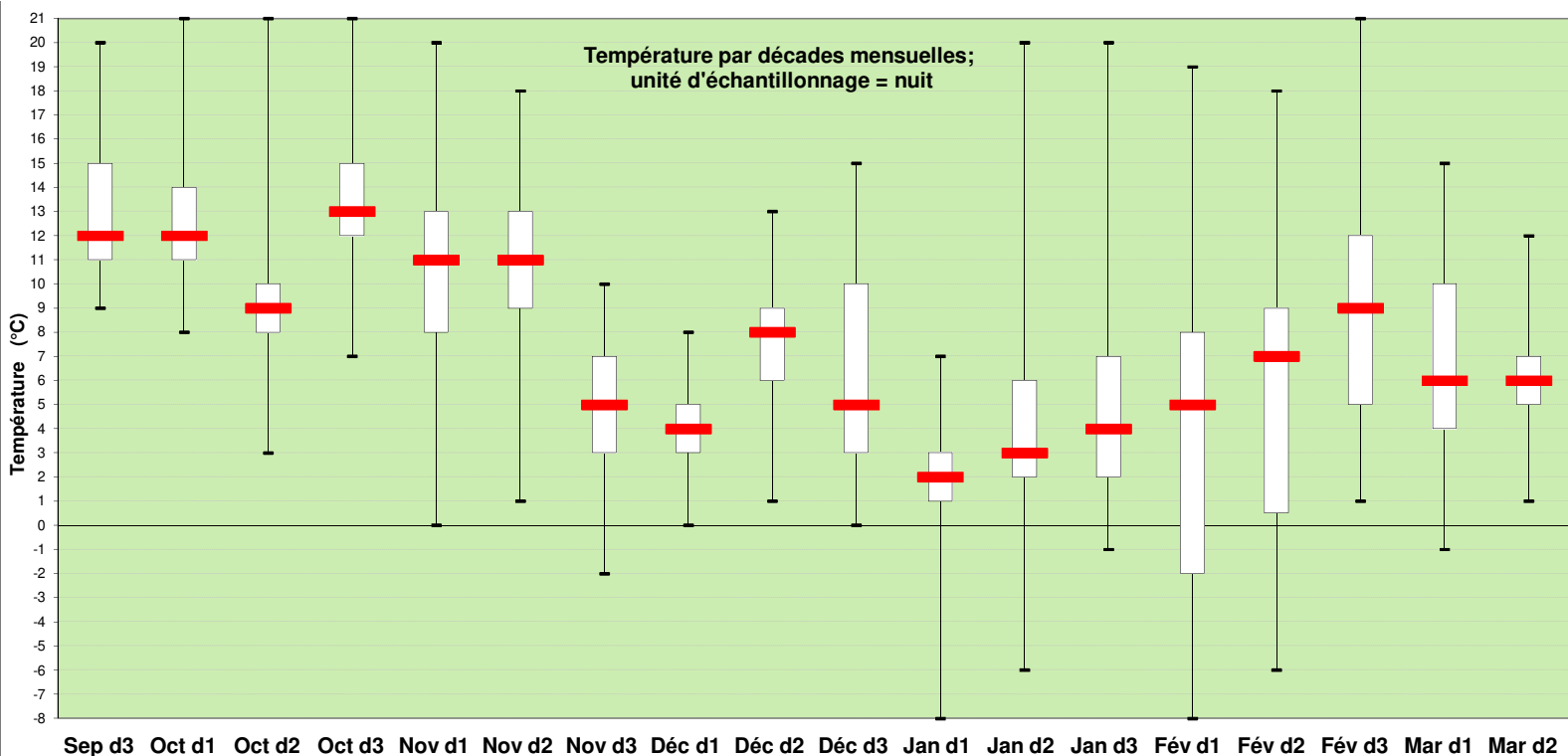


Figure 8. Médianes des températures (en degrés Celsius) avec les variations (1^{er} et 3^e quartiles, extrêmes), enregistrées lors de chaque contact sur l'ensemble des stations d'écoute, tout au long de la période automne-hiver découpée en décades.

n'a pu être exploitée : elle ne concerne que 2 stations (1048b et 1135b) qui ne cumulent que 13 semaines. Les valeurs présentées ne concernent donc que des futaies matures avec des diamètres de troncs supérieurs à 0,60 m.

Les variables recueillant un niveau d'activité élevé en regard du temps d'écoute qui leur est consacré, sont la lisière sur trouée (20,8 contacts /heure) et les couvertures arbustives de 0 à 10 % (59,47 c/h) et de 50 à 75 % (18,73 c/h). La lisière sur clairière (2,45 c/h) et les couvertures arbustives de 10 à 25 % (6,04 c/h) et de 25 à 50 % (8,54 c/h) semblent au contraire moins prisées. Les autres variables ont une utilisation en proportion du temps d'écoute qui leur est consacré.

La lisière sur clairière recueille pour *N. leisleri* une activité plus forte que le sous-bois (0,075 c/h contre 0,007 c/h). Pour *M. bechsteinii* et *M. nattereri* c'est le sous-bois (respectivement 0,01 et 0,09 c/h) qui est le plus fréquenté, les lisières étant peu (10 fois moins environ) ou pas utilisées. La lisière sur trouée est l'écotone

recueillant le plus d'activité pour toutes les autres espèces.

M. myotis-blythii est plus actif lorsque la couverture arbustive est entre 25 et 50 % (0,26 c/h contre des indices inférieurs à 0,08 c/h pour les autres tranches de couverture). *M. bechsteinii* est plus actif lorsqu'elle est entre 0 à 10 % et 50 à 75 % (respectivement 0,013 et 0,016 c/h ; inférieur à 0,004 c/h ailleurs) ; idem pour *M. nattereri* (respectivement 0,115 et 0,163 c/h ; inférieur à 0,008 c/h ailleurs). Pour toutes les autres espèces, c'est la couverture entre 0 et 10 % qui recueille le plus d'activité.

La présence d'eau ne semble pas attirer les chiroptères durant cette période ; seule *P. pipistrellus* a fourni de nombreux contacts en bordure de l'eau, mais très majoritairement en octobre (65,5 % des contacts de cette espèce en bordure de l'eau ; n = 2146), notamment dans la première décade (46,6 %), puis jusqu'à fin novembre (22,3 % des contacts durant ce mois).

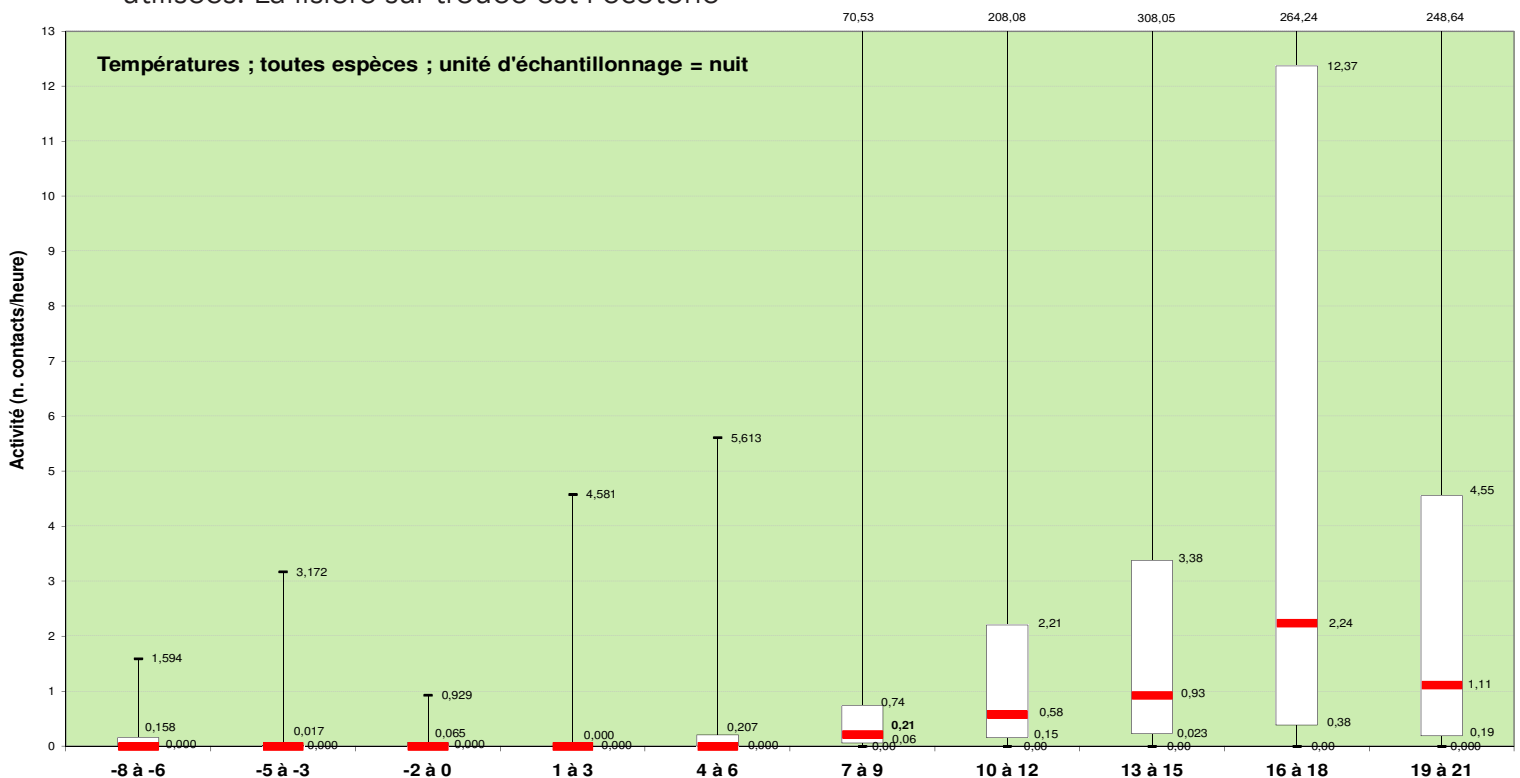


Figure 9. Médianes des indices d'activité de tous types (n. contacts pondérés/heure) avec les variations (1^{er} et 3^e quartiles, extrêmes), toutes espèces confondues, en regard des températures (en degrés Celsius) enregistrées lors de chaque contact.

Tableau 6.

Activité (n. contacts pondérés/heure) de vol des taxons de chiroptères en fonction des gammes de température extérieure (en degrés Celsius) ; les valeurs en gras sont celles qui dépassent un seuil minimal pour chacun des taxons.

Taxons	-8° à -6°	-5° à -3°	-2° à 0°	1° à 3°	4° à 6°	7° à 9°	10° à 12°	13° à 15°	16° à 18°	19° à 21°
<i>P.nathusii</i>	0,16	0,18	0,02	0,01	0,02	0,08	0,11	0,23	0,75	6,00
<i>P.pipistrellus</i>	0,02	0,02	0,02	0,02	0,15	2,58	7,35	11,18	26,39	21,01
<i>Ept-Nyc spp.</i>	0,03	0,01	0,003	0,001	0,004	0,01	0,01	0,03	0,03	0,01
<i>N.leisleri</i>	0	0	0,002	0,002	0,001	0,03	0,06	0,10	0,62	0,13
<i>Plecotus spp.</i>	0	0	0,02	0,005	0,03	0,16	0,25	0,21	2,27	0,09
<i>M.nattereri</i>	0	0	0	0,04	0,04	0,06	0,12	0,08	0,05	0,004
<i>M.daubentonii</i>	0	0	0	0,01	0,03	0,19	0,75	0,53	0,34	0,12
<i>M.alcathoe</i>	0	0	0	0,001	0	0,001	0,02	0,03	0,001	0
<i>M.bechsteinii</i>	0	0	0	0,001	0,001	0,002	0,01	0,02	0,04	0,004
<i>M.emarginatus</i>	0	0	0	0,002	0,001	0,01	0,02	0,003	0,002	0
<i>M.mystacinus</i>	0	0	0	0,003	0,0003	0,05	0,15	0,17	0,08	0,03
<i>M.myotis-blythii</i>	0	0	0	0,0004	0,0050	0,07	0,25	0,48	0,38	0,11
<i>N.noctula</i>	0	0	0	0,0001	0,0002	0,00004	0,001	0,001	0,0004	0,0004
<i>P.pygmaeus</i>	0	0	0	0	0	0,003	0,01	0,01	0,01	0,002
<i>M.brandtii</i>	0	0	0	0	0	0	0,004	0	0,001	0,01
N. h. sans cont.	119,00	516,00	1530,00	5936,50	5637,00	2899,50	1147,50	388,00	97,50	59,00
Total heures	161,50	645,00	1991,50	6824,50	7814,50	6602,50	7011,00	4129,50	1695,50	582,00

Tableau 7.

Pression d'écoute et pourcentage de l'activité toutes espèces, en regard des variables d'habitats relevées sur chaque station d'écoute.

Ecotone	N. heures	% h. total	% contacts
sous-bois	7737	58,2%	46,0%
lisière trouée	4825,5	36,3%	53,1%
lisière clairière	725	5,5%	0,9%
Couv. arbustive	N. heures	% h. total	% contacts
0 à 10 %	592,5	4,5%	18,6%
10 à 25 %	1739	13,1%	5,6%
25 à 50 %	4644,5	35,0%	21,0%
50 à 75 %	3785	28,5%	37,5%
75 à 100 %	2526,5	19,0%	17,3%
Eau	N. heures	% h. total	% contacts
non	12197,5	91,8%	98,7%
oui	1090	8,2%	1,3%
Total	13288		189073,89

Discussion

Diversité spécifique

Le fait qu'*E. serotinus* n'ait fait l'objet que de 4 contacts bruts, seulement qualifiés de « probable », semble indiquer une activité ponctuelle (voire une absence ?) de cette espèce à Erlenbusch. Une étude acoustique très succincte (BUND NRW, 2013 ; p. 29-31) réalisée en 2013 en forêt d'Erlenbusch ne mentionne *E. serotinus* que sous la forme de courts et indistincts contacts, non identifiés avec certitude. Or, dans les secteurs géographiques où cette espèce est bien présente, sa mise en évidence acoustique se produit de manière rapide et sans aucune ambiguïté en milieu forestier (BARATAUD et al., 2016 ; BARATAUD & GIOSA, 2021). Il se pourrait que la Sérotine commune soit rare dans cette partie de l'Allemagne d'après les données du Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org/fr/species/2432359>).

Nyctalus lasiopterus présente une répartition fragmentée en Europe (IBÁÑEZ & JUSTE, 2023) et n'est observée que sporadiquement en Allemagne où son statut est inconnu (DIETZ & KIEFER, 2016). Les deux seuls contacts collectés à Erlenbusch ne coïncident pas avec une présence régulière ; les dates (fin septembre et début novembre) correspondent à la période de migration et les horaires précoces (respectivement 19h et 19h30) indiquent un envol peu après la sortie du gîte diurne, qui se situait probablement dans la forêt étant donné le contexte paysager peu favorable aux alentours.

M. alcathoe, morphologiquement proche de *M. mystacinus* et *M. brandtii*, a été suspecté comme taxon différent dès 1996 dans le Massif Central de la France (JOURDE, 2000 ; ROUÉ, comm. pers.), décrit en Grèce comme nouvelle espèce quelques années plus tard (HELVERSEN et al.,

2001), confirmé aussitôt en France (RUEDI et al., 2002) ; il est désormais considéré comme présent dans une bonne partie de l'Europe (NIEMANN et al., 2007 ; TILLON et al., 2010). Ses signaux sonar, décrits dès le début comme concentrés sur des hautes fréquences (HELVERSEN et al., 2001), sont aisément identifiables dans de nombreuses circonstances (BARATAUD, 2020). Sa présence, découverte à Erlenbusch lors de relevés acoustiques en 2017 et qualifiée de première mention pour la Rhénanie du Nord-Westphalie (CRETU et al., 2022), est confortée ici par 242,5 contacts pondérés malgré sa faible détectabilité (signaux hautes fréquences de faible intensité).

M. emarginatus est une espèce relativement commune dans le sud de l'Europe, et même en expansion vers le nord-ouest (DIETZ & PIR, 2023). Sa réputation d'entrée en hibernation précoce et de réveil tardif (DIETZ et al., 2009 ; SPITZENBERGER et al., 2023) correspond bien aux données collectées à Erlenbusch, avec les contacts les plus tardifs le 11 novembre et aucune mention certaine jusqu'à la fin des relevés au 20 mars. Le faible nombre de contacts est habituel chez cette espèce à très faible intensité d'émission, mais il peut aussi être révélateur d'une population à faible densité.

M. blythii a été identifié de façon non anecdotique (448,1 contacts pondérés sur un total de 4968,4 c. pour le groupe *M. myotis-blythii*, = 9 %), sur 13 stations dont 11 avec un niveau de confiance « certain » selon des critères acoustiques qui ont fait leurs preuves dans les zones de sympatrie avec *M. myotis* (BARATAUD, 2020 ; DISCA, à paraître). Ces mentions bien au nord et à l'est de la répartition connue ont déjà été commentées par CRETU et al. (2022). Deux hypothèses plausibles restent posées : 1) une présence effective de l'espèce (peut-être en progression

vers le nord sous l'effet du réchauffement climatique actuel ?) dans cette zone de l'Allemagne où des populations de *M. myotis* sont connues et sans doute suivies par des chiroptérologues ; mais plusieurs exemples, rapportés par des observateurs dans le centre de la France, montrent que leur image de recherche lors des comptages dans les colonies de *M. myotis* exclut les critères morphologiques distinctifs de *M. blythii* (tache claire sur le front, oreilles et museau plus étroits) ; ainsi, lorsque quelques individus de *M. blythii* pionniers ou erratiques, sont présents dans un groupe de *M. myotis*, il passent inaperçus ; 2) dans les zones géographiques où *M. myotis* n'est jamais en contact avec *M. blythii*, il est possible que le répertoire de signaux sonar de *M. myotis* s'étende et déborde sur celui de *M. blythii* : un phénomène de compétition de niche acoustique déjà constaté chez les Pipistrelles européennes (BARATAUD, 2020). Chacune de ces deux hypothèses présente un enjeu fort de connaissance.

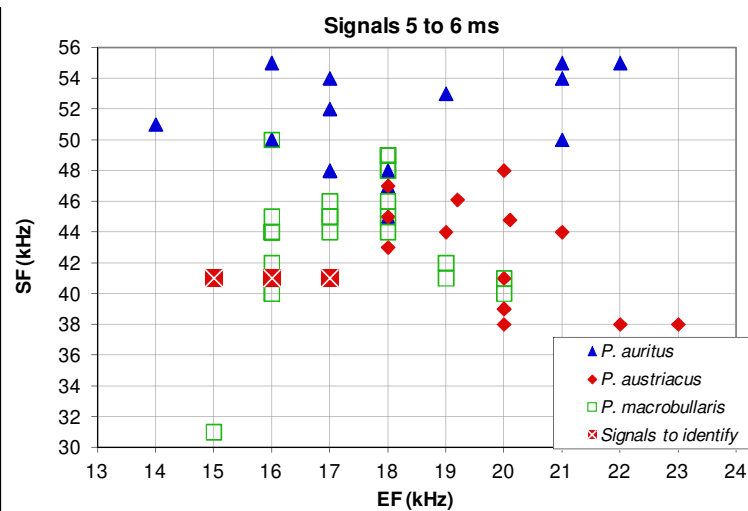


Figure 10. Graphique de distribution des valeurs fréquentielles (SF = fréquence initiale ; EF = fréquence terminale) mesurées sur des signaux appartenant de façon certaine aux 3 espèces de *Plecotus* (BARATAUD, 2020) ; les symboles carrés rouges à croix blanche indiquent des mesures faites sur des signaux d'une séquence (station 1577a, 06/10/2020 ; 21h18'08") de la forêt d'Erlenbusch : ils tombent dans la distribution exclusive de *P. macrobullaris*.

La distinction entre *P. auritus* et *P. austriacus* est aisée dans de nombreuses circonstances, dans les secteurs géographiques où *P. macrobullaris* est absent. Par contre, les signaux sonar de *P. macrobullaris* sont en recouvrement acoustique partiel avec les deux autres espèces (BARATAUD, 2020) ; cette espèce est donc identifiable acoustiquement uniquement dans quelques circonstances précises (critères fréquentiels exclusifs dans certaines tranches de durée, comportement en milieu ouvert avec signaux de chasse de longue durée, courbure convexe initiale parfois présente). La forêt d'Erlenbusch est en dehors de la répartition publiée de *P. macrobullaris*, espèce encore peu connue car décrite récemment (KIEFER & VEITH, 2001). Or, lors de nos analyses de séquences du genre *Plecotus*, nous avons rencontré à plusieurs reprises des signaux sonar dont les mesures de fréquences correspondaient à des distributions exclusives, sans recouvrement avec *P. auritus* et *P. austriacus* (voir exemple dans **Figure 10**) ; des identifications acoustiques similaires ont déjà été attribuées de façon certaine à *P. macrobullaris* dans les Pyrénées ou les Alpes, où elles ont pu localement être confirmées par des captures ou des découvertes de gîtes. Mais Erlenbusch se situe à plus de 400 km au nord des secteurs de présence de cette espèce dans les Alpes et le Jura. ALBERDI *et al.* (2014) ont modélisé la distribution européenne potentielle de *P. macrobullaris* à partir des données existantes ; le secteur géographique de la forêt d'Erlenbusch coïncide avec une zone de présence possible, bien qu'à faible probabilité (**Figure 11**). La présence réelle de cette espèce sur notre site d'étude demande donc une confirmation par des captures d'individus. Une autre option, comme pour le cas de *M. blythii*, serait celle d'un

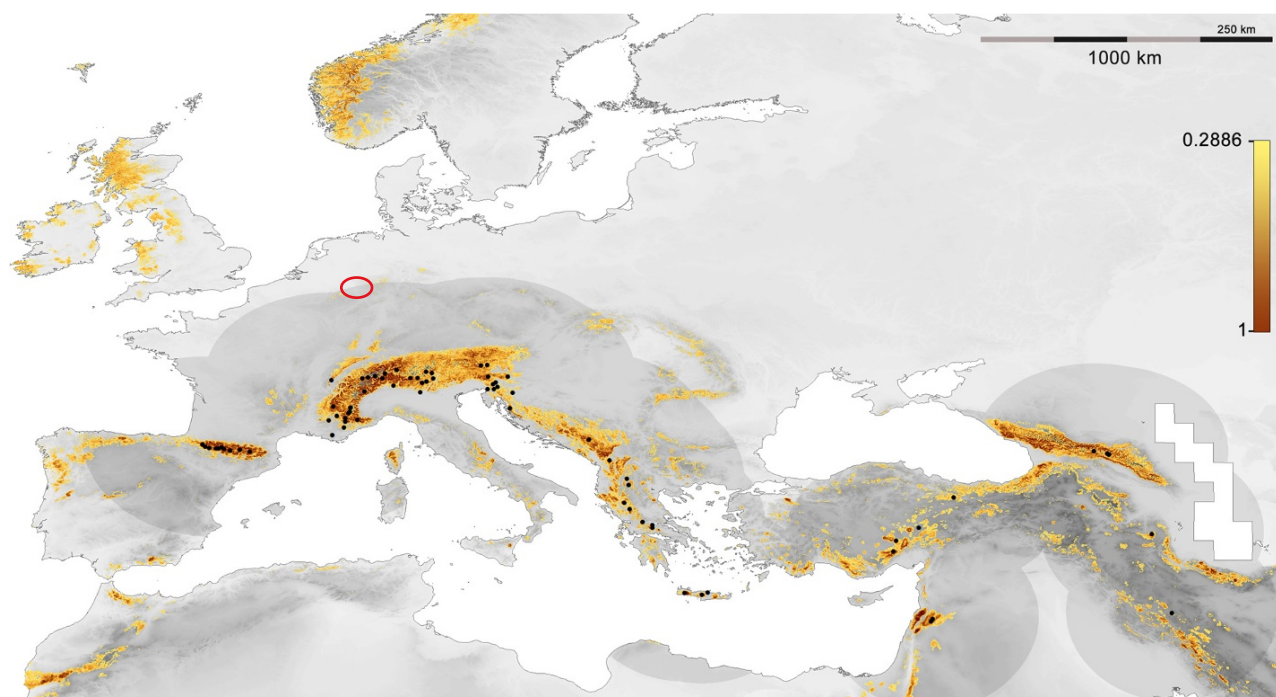


Figure 11.

Carte montrant la répartition potentielle de *P. macrobullaris* en Europe (en fonction des caractéristiques d'habitats), selon les résultats d'une modélisation de ALBERDI *et al.* (2014) avec l'aimable autorisation des auteurs. Les points noirs désignent les lieux de présence avérée de l'espèce utilisés pour construire le modèle, la zone grisée a servi de référence pour calibrer le modèle, et le gradient de couleur désigne les habitats plus (marron) ou moins (jaune) favorables à une présence potentielle. L'ellipse rouge désigne l'emplacement de la forêt d'Erlenbusch, qui se situe dans la plaine fluviale du Rhin entre deux secteurs de relief colorés en jaune pâle (zone de présence possible de *P. macrobullaris* mais avec une faible probabilité).

débordement des niches acoustiques de *P. auritus* et/ou *P. austriacus* en l'absence historique de *P. macrobullaris* ; cependant, nos nombreux relevés acoustiques dans des secteurs de plaine du sud-ouest de la France, où la probabilité de présence historique de *P. macrobullaris* est proche de zéro, n'ont jamais mis en évidence de telles mesures fréquentielles, ce qui ne soutient pas cette hypothèse de débordement de niches fréquentielles en situation allopatrique.

Activité par stations

La distribution spatiale comparée entre *M. alcathoe* et *M. mystacinus* dans notre étude (**Figures 6 et 10, Annexe 1**) présente un recouvrement faible qui pourrait conforter l'hypothèse d'une compétition de niche écologique chez ces deux espèces, qui peut dans certains cas être résolue par une différence de strate :

M. alcathoe étant plus souvent en canopée et *M. mystacinus* plus souvent près du sol (BARATAUD & GIOSA, 2021). Elles fréquentent toutes deux des boisements riverains de cours d'eau, soit en lisière soit en sous-bois (BERGE, 2007 ; LUČAN *et al.*, 2009) ; or une bonne partie de la forêt d'Erlenbusch est humide, voire parfois inondée en automne et en hiver, mais ces moments ne correspondent pas à la pleine période de développement et d'émergence des insectes au stade larvaire aquatique, ce qui réduit l'abondance des ressources trophiques en automne ; ceci pourrait favoriser un comportement de territorialité interspécifique.

L'activité très élevée de *M. daubentonii* en forêt d'Erlenbusch durant la période d'étude est particulièrement intéressante, car elle est inhabituelle dans les contextes forestiers que nous avons étudiés jusque-là (BARATAUD *et al.*, 2016 ; BARATAUD & GIOSA,

2021). Cette espèce est spécialiste de la chasse au ras des surfaces aquatiques calmes (rivières de plaine, fleuves, plans d'eau). Une région riche en étangs, ou une vallée alluviale, est susceptible d'héberger des populations importantes (KALKO & BRAUN, 1991). Or la vallée du Rhin ne se trouve qu'à 13 km de la forêt d'Erlenbusch, distance bien inférieure à celles mises en évidence chez cette espèce lors de ses déplacements entre les sites d'été et les sites d'accouplements ou d'hivernage (ENCARNAÇÃO & BECKER, 2023). Si d'importantes populations existent grâce à ce contexte, à l'automne où les émergences d'insectes se ralentissent les Murins de Daubenton peuvent se disperser dans des habitats forestiers favorables (rares dans cette région fortement urbanisée), pour trouver la disponibilité alimentaire suffisante avant l'entrée en hibernation. La forêt d'Erlenbusch pourrait ainsi être une zone refuge pour l'accomplissement de cette partie de leur cycle vital. Par ailleurs, un long et vaste aqueduc souterrain existe sous la forêt et ses abords, dont les entrées sont grillagées pour éviter les intrusions humaines : ce site est un gîte d'hivernage potentiel avec une grande capacité d'accueil.

La recrudescence de l'activité sociale de *P. pipistrellus* en décembre sur 4 des 5 stations qu'elle fréquente durant ce mois, pourrait être liée à la faible disponibilité des ressources alimentaires à cette période pour une espèce non glaneuse, car les trilles sociaux enregistrés sont connus pour indiquer une compétition entre individus sur les terrains de chasse en lien avec la densité de proies (BARLOW & JONES, 1997 ; RACEY & SWIFT, 1985).

Une majorité des espèces recensées fréquente assidûment la partie sud de la forêt (**Annexe 1**), dont la lisière est régulièrement repoussée par l'extension de la carrière vers le nord-ouest. Ceci

expose dangereusement les populations locales à une réduction, voire une disparition à terme de leur terrains de chasse.

Phénologie de l'activité automnale et hivernale ; influence des conditions externes

Plusieurs études faisant état d'une activité de chasse des chiroptères européens durant la période automnale et hivernale concernent la zone méditerranéenne (AUGUSTO, 2008 ; BARROS *et al.*, 2017 ; BARROS *et al.*, 2021 ; MAS *et al.*, 2022), qui ne connaît pas les mêmes conditions climatiques que l'ouest de l'Allemagne.

En zone tempérée, AVERY (1983 ; 1985 ; 1986) a montré que *P. pipistrellus* chasse fréquemment en hiver, et *N. noctula* occasionnellement. BLOMBERG *et al.* (2021) dans le sud de la Finlande avancent l'hypothèse que *P. auritus* pourrait utiliser les variations de pression barométrique pour déclencher des réveils et des sorties de chasse lors des nuits favorables ; CICHOCKI *et al.* (2015) dans le sud-ouest de la Pologne, proposent que les variations de champ magnétique lors des différentes phases de la lune soient détectées par *N. noctula*, et qu'une hausse sensible de la température, perceptible à l'intérieur de leur gîte, soit corrélée aux phases d'éclairement à 70 % de la surface lunaire, ce qui facilite un réveil et éventuellement une activité de chasse en hiver. HOPE *et al.* (2014) dans le sud de l'Angleterre, montrent par une étude de régime alimentaire que *M. nattereri* chasse régulièrement en hiver des proies diversifiées mais essentiellement aptères donc glanées sur un substrat, aptitude qui favorise la chasse par des météo peu favorables ; les dates tardives (06 décembre) de chasse notées dans cette

étude pour cette espèce concordent avec les résultats de SPITZENBERGER *et al.* (2023) qui indiquent un début d'hibernation le 8 décembre. RANSOME (2002) a montré dans le sud de l'Angleterre que *R. ferrumequinum* pouvait, grâce à la chasse hivernale, maintenir son poids corporel jusqu'au printemps et ainsi optimiser ses capacités de reproduction et de survie. REBER (2022) au pied du Jura vaudois (Suisse) a enregistré des séquences sonores de 8 espèces durant des transects hivernaux ; l'activité cesse en dessous de 0°C, et devient systématique au-dessus de 7°C. WINKLER & RÁKOS (2023) dans le nord-ouest de la Hongrie, ont mis en évidence par l'acoustique une activité hivernale chez 4 espèces (*N. noctula*, *P. austriacus*, *H. savii*, *P. kuhlii*) positivement corrélée avec la hausse des températures et l'absence de pluie. ZAHN & KRINER (2016), toujours grâce à l'acoustique, ont régulièrement enregistré entre octobre et mars en Bavière (sud de l'Allemagne), des signaux sonar sur terrains de chasse provenant principalement de *N. noctula*, *P. pipistrellus*, *P. nathusii* et *Vespertilio murinus* (aucune séquence de *Myotis*), lorsque les températures étaient supérieures à 6°C (la température en dessous de laquelle plus aucune activité n'est notée était 3°C).

Cependant, des études récentes ont également montré que les chauves-souris volent et chassent à des températures inférieures à zéro en Europe et en Amérique du Nord.

FRAEFJORD (2021) a réalisé des suivis hivernaux sur *Pipistrellus pygmaeus* dans le sud-ouest de la Norvège du 21 décembre 2019 au 4 janvier 2020, enregistrant une activité de vol jusqu'à -2,2°C. CELUCH & KANUCH (2005) ont contrôlé l'activité de noctules communes dans une colonie d'hibernation située dans des bâtiments de la ville de Zvolen, en Slovaquie, au cours de la saison

octobre 2003 - avril 2004. Ils ont observé que les noctules volaient souvent à des températures comprises entre 0 et -5 °C, et devenaient inactives les jours les plus froids lorsque la température moyenne journalière était inférieure à -10 °C. Les signaux d'écholocation des individus comprenaient des phases de capture. ZAHN *et al.* (2003) ont observé que les noctules de la ville de Waldkraiburg, dans le sud-est de la Bavière, quittent le gîte la plupart des soirs où la température est supérieure au point de congélation. Le plus grand nombre de noctules émergentes a été observé lors du premier crépuscule chaud suivant une période où les températures étaient inférieures au point de congélation. De nombreux soirs, l'activité de vol a été enregistrée pendant plusieurs heures, les premières chauves-souris revenant 15 à 20 minutes après leur première apparition. Cela indique que les noctules effectuent des vols courts, peut-être pour s'abreuver. Des relevés acoustiques et des captures au filet à haute altitude en Autriche montrent que les chauves-souris volent également à des températures inférieures à zéro degré pendant la période d'activité normale : jusqu'à -5,8°C à 2315 m d'altitude (WIDERIN & REITER, 2017), jusqu'à -5°C sur le Grossglockner (REITER *et al.*, 2016) et jusqu'à -2,2°C à 3106 m d'altitude (WIDERIN & REITER, 2018). Des études menées sur trois hivers (2012 à 2015) dans la province canadienne de l'Alberta ont même révélé chez *Eptesicus fuscus* une activité hivernale jusqu'à -10,4°C ; cette espèce, apparaissant comme la moins sensible aux températures froides, était active 34,1 % des nuits lorsque les températures enregistrées au coucher du soleil étaient de +0,9 à -15,5°C (KLÜG-BAERWALD *et al.*, 2016).

P. nathusii semble être selon nos résultats l'espèce la plus encline à chasser au cœur de l'hiver ; en effet, c'est elle qui

présente les variations les plus faibles tout au long de la période automne-hiver. Le différentiel d'activité entre cette espèce et *P. pipistrellus*, de même que sa variation mensuelle (**Figure 5g**) fait émerger plusieurs hypothèses. *P. pipistrellus* montre presque partout en Europe occidentale et centrale les niveaux d'activités les plus élevés dans divers habitats (BARATAUD et al., 2013, 2019 ; BAS & BAS, 2011 ; EDO et al., en cours de publication ; HINTZE et al., 2016), probablement en lien avec des populations nombreuses. *P. nathusii*, plus abondante en Europe du Nord (KALDA et al., 2014), est une espèce migratrice, avec un schéma général montrant une aire de mise-bas dans le nord de l'Europe principalement occupée par les femelles, qui se déplacent vers le sud-ouest à partir du mois de septembre pour rejoindre les mâles sur leurs zones d'hivernage (Russ, 2023). Ainsi, le nombre d'individus de *P. nathusii* pourrait augmenter à Erlenbusch à partir d'octobre (**Figure 5d**) grâce à l'afflux des femelles et des jeunes de l'année durant la période de migration. Mais la chute d'activité en décembre ne montre pas la même amplitude entre les deux espèces : chez *P. pipistrellus* elle est d'un facteur 12 alors que chez *P. nathusii* elle n'est que d'un facteur 4,5 ; idem entre décembre et janvier avec respectivement 18,5 et 2. Il semble donc bien que *P. nathusii* maintienne plus intensément son activité de chasse en hiver, peut-être pour des raisons de besoins énergétiques plus élevés dus aux vols migratoires et/ou une plus grande tolérance aux basses températures ; cela suppose une rentabilité minimale de l'activité de chasse à cette période.

Le déterminisme de l'activité de chasse hivernale chez certains individus de chiroptères pourrait être lié à un état sanitaire déficient, notamment des réserves de graisse insuffisantes pour

passer l'hiver en léthargie. Les juvéniles de moins d'un an pourraient être particulièrement concernés, notamment lorsqu'une météo printanière fraîche et pluvieuse occasionne un retard des naissances, décalant le cycle normal de développement (RANSOME, 1990). Ainsi, la chasse hivernale pourrait réduire la mortalité des immatures, assurant un rôle important dans les dynamiques des populations.

L'activité plus ou moins régulière des insectes en hiver concerne plusieurs ordres : lépidoptères (HIKISZ & SOSZYNSKA, 2015) ; diptères (ANDERSON et al., 2022 ; GROSCHUPP et al., 2024 ; SOSZYNSKA et al., 2015 ; SOSZYNSKA & WOŹNICA, 2016) ; coléoptères (JASKUŁA & SOSZYNSKA, 2011) ; dermaptères (SOSZYNSKA & JASKUŁA, 2013) ; mécoptères (DVOŘÁK et al., 2022).

Les diptères représentent plus de la moitié des insectes observés en hiver en Pologne sur les sols enneigés ; 83 espèces appartenant à 27 familles (les deux tiers étant des Mycetophilidae et des Trichoceridae) montrent un pic d'activité début décembre par des températures entre -1 et 5°C (SOSZYNSKA, 2004). Des Chironomidae comme *Chaetocladius insolitus* et *Brillia bifida* ont été observés en émergence, en Crimée, par des températures de -5°C (BARANOV & FERRINGTON, 2013).

Plus de cent espèces d'araignées, des insectes mécoptères du genre *Boreus*, deux espèces de plécoptères, de nombreuses espèces de diptères dont plusieurs dizaines d'espèces de nématocères et 44 espèces de brachycères, sont connus en Scandinavie pour être actifs alors que les sols sont enneigés, par des températures entre -4 et -16°C selon les espèces, un système antigel leur permettant de supporter de telles températures négatives (HAVGAR, 2010).

Certaines espèces de lépidoptères, notamment dans la famille des Geometridae, ont un cycle de reproduction décalé vers l'automne, stratégie qui leur permet d'éviter une forte pression de prédation par les chiroptères (SVENSSON *et al.*, 1999) ; *Operophtera brumata* est l'espèce la plus commune par températures négatives jusqu'à -6°C (SOSZYNSKA & BUSZKO, 2011) ; bien que tympanée donc capable de défense anti-prédation (JACOBS & BASTIAN, 2016), elle peut constituer une ressource alimentaire possible. Ce papillon est observé de nuit à Erlenbusch durant cette période, de même que des essaimages de diptères nématocères lors des soirées où la température est positive. Ainsi les activités de chasse hivernales constatées dans notre étude sont légitimées par l'existence d'une ressource trophique non anecdotique.

Les analyses de guano menées par KAŇUCH *et al.* (2005) au cours de deux hivers (2001 à 2003) en Slovaquie et en République tchèque sur *Nyctalus noctula*, montrent que certains ordres d'araignées et d'insectes sont également actifs à des températures inférieures à zéro degré et sont chassés par les chauves-souris : Araneida, Acarina, Homoptera, Heteroptera, Psocoptera, Neuroptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera et Siphonaptera, les taxons les plus consommés appartenant aux ordres des Lépidoptères, Diptères et Coléoptères.

Merckx *et al.* (2021) ont montré que la phénologie d'activité du lépidoptère nocturne *Chiasmia clathrata* (Geometridae) est rallongée en automne de plus de deux semaines par les effets des grandes zones urbanisées (où les températures sont plus élevées et l'éclairage artificiel augmente la durée circadienne de l'éclairement) ; l'éclairage artificiel peut, même en contexte rural en



Lépidoptères (probablement *Operophtera brumata* ; Geometridae) en décembre à Erlenbusch.

Europe centrale, empêcher la diapause hivernale chez cette espèce (MERCKX *et al.*, 2023). La même constatation a été faite chez le moustique *Culex pipiens* (FYIE, 2023). Une activité hivernale inhabituelle a été détectée dans l'ouest de la France chez plusieurs espèces d'hyménoptères parasitoïdes du genre *Aphidius*, en lien avec le réchauffement récent du climat qui provoque une réduction voir un arrêt de la diapause hivernale (VAN BAAREN, 2019). Toutes ces études insistent sur l'impact négatif de ces modifications sur les espèces d'insectes concernés, car de tels décalages affectent la survie des individus même en l'absence de prédation.

Le contexte climatique actuel entraîne un adoucissement des températures hivernales depuis plusieurs décennies ; de plus, la forte urbanisation tout autour de la forêt d'Erlenbusch augmente localement la température et génère la nuit un halo

de lumière qui baigne toute la zone. Ces deux artefacts cumulés sont susceptibles de générer en automne et en hiver une abondance anormale d'arthropodes actifs, entraînant un possible effet positif sur l'activité de chasse des chiroptères durant la période consacrée à l'hibernation. Ainsi, nos résultats peuvent potentiellement être influencés par des perturbations récentes, notamment locales, ce qui pourrait les rendre difficilement transposables dans un contexte paysager plus naturel. A Erlenbusch, l'absence d'inventaires acoustiques historiques comparables annule toute possibilité de tracer une tendance.

Activité selon le type d'habitat forestier

La mise en évidence d'une préférence d'habitat de chasse chez les chiroptères utilise le plus souvent un temps d'utilisation en regard des surfaces disponibles (KUNZ, 1988). Ce thème n'est pas l'objectif principal de cette étude, mais il s'est avéré intéressant de juger des indices d'activité obtenus en automne pour quelques variables influençant généralement l'activité de chasse au printemps et en été. Les pressions d'écoute consacrées à chaque variable descriptive de l'habitat forestier sur nos stations sont disparates ; mais les valeurs minimales cumulent entre 690 et 725 heures, ce qui est largement suffisant pour l'interprétation de niveaux d'activité, ces derniers n'étant pas corrélés positivement au temps d'écoute, au contraire de la diversité spécifique (BARATAUD, 2020). Une pression d'écoute de plusieurs centaines d'heures tend cependant à lisser les variations d'activité acoustique, donnant plus de robustesse à l'esquisse d'une préférence d'habitat chez les chiroptères à partir de cet indicateur. La structuration verticale et horizontale de

l'espace forestier joue un rôle important dans la diversité spécifique et le niveau d'activité des chiroptères (JUNG *et al.*, 2012 ; RIEGER & NAGEL, 2007). Les quelques paramètres décrits sur les stations d'enregistrement à Erlenbusch ne permettent pas une analyse fine des préférences, mais il est intéressant de noter que les petites trouées dans la canopée, générant un effet de lisière au cœur d'un massif, et facilitant généralement la circulation verticale dans l'espace forestier (BARATAUD & GIOSA, 2021), sont également l'écotone le plus utilisé sur notre secteur d'étude pour la plupart des espèces, à l'exception de *N. leisleri*, plus active en lisière de clairière sans doute à cause de son type de vol rapide et peu manœuvrable.

La densité de la couverture arbustive est généralement corrélée positivement à l'activité des chiroptères durant la période printemps-été (BARATAUD *et al.*, 2016). Mais les conditions de chasse en automne sont différentes, avec un feuillage qui devient dépérissant ou absent, perdant son attractivité pour de nombreuses proies. Les chiroptères chassant en poursuite ont sans doute plus de facilité à repérer le peu de proies disponibles dans un sous-bois relativement dégagé, ce qui correspond bien à nos résultats d'activité qui sont plus élevés (59,5 % de l'activité totale) lorsque la couverture arbustive est inférieure à 10 %. Les deux espèces qui semblent plus actives en sous-bois, *M. bechsteinii* et *M. nattereri*, sont également les seules à fréquenter activement les couvertures arbustives entre 50 et 75 % ; ce sont toutes deux des petites espèces glaneuses qui pourraient continuer à être favorisées, jusqu'à la chute des feuilles, par un maximum de surface foliaire. *M. myotis-blythii* est plus actif lorsque la couverture arbustive est entre 25 et 50 %, ce qui correspond bien au compromis recherché par cette espèce glaneuse spécialisée sur les Coléoptères

Carabidae de grande taille circulant au sol, qui sont plus nombreux en forêt bien structurée verticalement, mais uniquement accessibles à ce prédateur sur les taches de sol nu (ARLETTAZ & PERRIN, 1995).

La présence d'eau est habituellement un facteur favorable à la chasse des nombreux insectes s'y développant, notamment au printemps (MARTEAU et al., 2023). Mais ce facteur ne semble pas attractif sur notre site d'étude en automne. Durant cette période, l'effet thermique négatif au creux des dépressions accueillant de l'eau, par un double effet d'évaporation et de stagnation de l'air froid plus lourd, accentue la baisse des températures défavorable à l'activité des insectes qui, de plus, ont terminé leur cycle annuel d'émergences ou de ponte pour ceux dont le développement larvaire est aquatique.

Conclusion

Le besoin de recherche complémentaire sur les chiroptères reste élevé en forêt d'Erlenbusch, notamment pour vérifier la présence effective de *M. blythii* et *P. macrobullaris*, et le statut d'*E. serotinus* ; des campagnes de capture au filet et de recherches de gîtes seraient nécessaires.

L'activité de chasse de chiroptères à une température de -6°C semble constituer, selon la bibliographie existante, un record en Europe hors contexte alpin. Elle indique une disponibilité de proies en hiver dans la zone forestière étudiée.

Il est difficile d'établir une comparaison entre les résultats d'activité obtenus en forêt d'Erlenbusch et ceux d'autres études en forêts tempérées, car il manque une harmonisation des méthodes de comptabilité des contacts acoustiques, et les travaux portant sur l'activité automnale et hivernale sont peu nombreux. Si l'on retient

uniquement l'indice d'activité (chasse et social) toutes espèces confondues durant la 3e décade de septembre (la plus proche de la pleine saison de chasse estivale, où les indices varient de 20 à 115 c/h selon les contextes ; BARATAUD, 2020), il semble que 42,6 c/h soit un excellent résultat. La diversité spécifique y paraît également excellente.

Ce bilan peut engendrer deux visions différentes. La première est de considérer que la faune chiroptérologique d'Erlenbusch est représentative de ce que tout espace forestier subnaturel dans cette zone géographique peut accueillir : une situation normale donc. La seconde envisage la possibilité qu'étant donné le contexte paysager qui entoure Erlenbusch, cet espace sert de refuge ultime, où viennent se concentrer, selon la saison, les populations de chiroptères dont les habitats naturels ont été réduits par la déforestation et l'artificialisation des sols.

Erlenbusch elle-même n'est pas à l'abri d'une disparition : la carrière de sable grignote peu à peu la forêt, condamnant l'un des derniers bastions de la biodiversité locale.

Remerciements

Merci à Ignazio Garin pour l'autorisation de reproduire pour la Figure 11 dans cet article la carte européenne de modélisation de la distribution potentielle de *P. macrobullaris*. Merci à Gabriel Métégnier pour sa relecture du manuscrit et ses conseils. Merci à Elekon AG pour la qualité de leurs détecteurs, et leur esprit de partage pour l'amélioration des connaissances. Merci à Ximo Mengual et à ses collègues qui nous ont fourni des informations sur l'activité des arthropodes à des températures négatives.

Bibliographie

- AHLÉN, I. & J. BAAGØE. 1999.** Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1(2): 137-150.
- ALBERDI, A., O. AIZPURUA, J. AIHARTZA & I. GARIN. 2014.** Unveiling the factors shaping the distribution of widely distributed alpine vertebrates, using multiscale ecological niche modelling of the bat *Plecotus macrobullaris*. *Frontiers in Zoology*, 11: 77.
- ANDERSON, A., C. FRIEDGES, L. LOZINSKI, C. NYQUIST, T. DURNIN & L. C. FERRINGTON JR. 2022.** Longevity and oviposition of winter-emerging Chironomidae (Insecta: Diptera) at varying low temperatures. *Aquatic Insects* 44(1): 1-12.
- 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.
- AUGUSTO, A. M. 2008.** Actividade de *Myotis myotis* (Chiroptera) durante o Inverno: influência da abundância alimentar. Thesis. 52 p. https://www.researchgate.net/publication/376835590_Actividade_de_Myotis_myotis_Chiroptera_durante_o_Inverno_influencia_da_abundancia_alimentar
- AVERY, M. I. 1983.** Winter activity of Pipistrelle bats. Thesis. 202 p.
- AVERY M. I. 1985.** The winter activity of pipistrelle bats. *J. Anim. Ecol.*, 54: 721-738.
- AVERY M. I. 1986.** The winter activity of noctule bats (*Nyctalus noctula*). *J. Zool., Lond.*, 209: 296-299.
- BARANOV, V. & L. C. FERRINGTON JR. 2013.** Hibernar Emergence of Chironomidae in Crimea (Ukraine). *CHIRONOMUS Journal of Chironomidae Research* 26. <https://doi.org/10.5324/cjcr.v0i26.1616>
- 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.
- BARATAUD, M., D. DEMONToux, P. FAVRE, S. GIOSA & J. GRANDADAM. 2013.** Bio évaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 19: 59-86.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2021.** Activité de chasse des chiroptères forestiers, comparée entre sol et canopée. *Plume de naturalistes* 5: 1-38.
- 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., 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.
- BARLOW, K. E. & G. JONES. 1997.** Function of pipistrelle social calls: field data and a

playback experiment. *Animal Behaviour* 53(5): 991-999.

BARROS, P. A., C. RIBEIRO & J. A. CABRAL. 2017. Winter activity of bats in Mediterranean peri-urban deciduous forests. *Acta Chiropterologica*, 19(2): 367-377.

BARROS, P., S. FARIA, M. PEREIRA, J. A. SANTOS, J. A. CABRAL. 2021. How winter prevailing weather conditions influence the bat activity patterns? Hints from a Mediterranean region. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 32(1): 27-36.

BAS, E. & E. BAS. 2011. Chiroptères et naturalité des peuplements forestiers. Les chauves-souris pour inspirer un plan de restauration des forêts. Rapport 50 pp.

BERGE, L. 2007. Resource partitioning between the cryptic species Brandt's bat (*Myotis brandtii*) and the whiskered bat (*M. mystacinus*) in the UK. Thesis. Bristol. 163 p.

BLOMBERG, A. S., V. VASKO, M. B. MEIERHOFER, J. S. JOHNSON, T. EEVA & T. M. LILLEY. 2021. Winter activity of boreal bats. *Mammalian Biology* 101: 609-618.

BUND NRW, 2013. Stellungnahme des BUND, Landesverband Nordrhein-Westfalen, vom 31. Juli 2013 zum Fachbeitrag Artenschutzprüfung Hauptbetriebsplan 2013-2017 Tagebau Frechen der Quarzwerke GmbH. Report 32 p. <https://buschbellerwald.wordpress.com/wp-content/uploads/2015/07/anlage-9a-20130731-bund-stellungnahme-qw-frechen-hbp-2013-2017.pdf>

CELUCH, M. & P. KAŇUCH. 2005. Winter activity and roosts of the noctule (*Nyctalus noctula*) in an urban area (Central Slovakia). *Lynx (Praha)*, n. s., 36(1): 39-45.

CICHOCKI, J., D. ŁUPICKI, J. BOJARSKI & A. WAŻNA. 2015. The impact of the moon phases on winter activity of the noctule bats *Nyctalus noctula*. *Polish Journal of*

Ecology 63: 616-622.

CREȚU G., M. BARATAUD, T. KESSELS, R. GÜTZ & T. METZ. 2022. The bat fauna of the Erlenbusch (Frechen, North Rhine- Westphalia, Germany); preliminary results. *Plume de Naturalistes* 6: 67-86.

DIETZ, C., HELVERSEN, O. V. & NILL, D. 2009. *Bats of Britain, Europe and Northwest Africa*. A. & C. Black. 40 p.

DIETZ, C. & A. KIEFER. 2016. *Bats of Britain and Europe*. Bloomsbury Publishing, London.

DIETZ, M. & J. B. PIR. 2023. Geoffroy's Bat *Myotis emarginatus* (Geoffroy, 1806). In: Russo (ed), *Chiroptera – Handbook of the Mammals of Europe*, K. Hackländer, F. E. Zachos (eds.). Springer Nature Switzerland AG.

DISCA, T. à paraître. *Cahier d'identification des chiroptères par la bioacoustique*; Biotope. Mèze.

DISCA, T. 2023. Analyse comparée de quatre enregistreurs passifs d'ultrasons. Quelles conséquences pour l'analyse et l'interprétation des données d'activité de chiroptères? Documents techniques de la Fondation Biotope, n°2. 41 p. http://ecologieacoustique.fr/wp-content/uploads/Disca_2023_Analyse-enregistreurs_chiropteres.pdf

DVOŘÁK, L., K. DVOŘÁKOVÁ, J. ROHÁČEK, J. STARY & J. OBOŇA. 2022. Records of winter-active insects (Coleoptera, Diptera, Mecoptera) on snow in westernmost Bohemia (Czech Republic). *Klapalekiana*, 58: 25-42.

EDO, M., M. H. ENTILING, F. HERZOG, K. NOE, J. H. N. PALMA, A. SEITHE, W. SIMONSON, J. SMITH, A. WEILER & V. RÖSCH. en cours de publication. Agroforestry systems favor bat conservation but only when old and grazed.

ENCARNAÇÃO, J. A. & N. I. BECKER. 2023. Daubenton's Bat *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817). In : Russo (ed), Chiroptera – *Handbook of the Mammals of Europe*, K. Hackländer, F. E. Zachos (eds.). Springer Nature Switzerland AG.

FRAFJORD, K. 2021. Activity patterns of the soprano pipistrelle *Pipistrellus pygmaeus* throughout the year in southern Norway. *BMC Zoology* 6:1. 8 p.

FURMANKIEWICZ, J. & J. GORNIK. 2002. Seasonal changes in number and diversity of bat species (Chiroptera) in the Stolec mine (SW Poland). *Przr. Sud. Zach.*, Suppl. 2: 49-70.

FYIE, L. R., M. GARDINER, M. E. MEUTI & H. TRONETTI. 2023. Potential for urban warming to postpone overwintering dormancy of temperate mosquitoes. *Journal of Thermal Biology* 115: 103594.

GIESE, C. 2024. Winter activity of common and soprano pipistrelles. <https://www.fledermausschutz.de/fledermausschutz/winter-activity-of-common-and-soprano-pipistrelles/>

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. Rapport 35 pp.

GROSCUPP, S., H. KAMPEN & D. WERNER. 2024. Winter activity of Culicoides (Diptera: Ceratopogonidae) inside and outside stables in Germany. *Medical and Veterinary Entomology* 38: 552-565. <https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/mve.12756>

HAVGAR, S. 2010. A review of Fennoscandian arthropods living on and in snow. *Eur. J. Entomol.* 107: 281-298.

HELVERSEN, O. V., K-G. HELLER, F. MAYER & A. NEMETH. 2001. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcathoe* n. sp.) in Europe. *Naturwissenschaften* 88: 217-223.

HIKISZ, J. & A. SOSZYNSKA. 2015. What Moths Fly in Winter? The Assemblage of Moths Active in a Temperate Deciduous Forest During the Cold Season in Central Poland. *Journal of the Entomological Research Society* 17(2): 59-71.

HINTZE, F., V. DURO, J. C. CARVALHO, C. EIRA, P. C. RODRIGUES & J. VINGADA. 2016. Influence of reservoirs created by small dams on the activity of bats. *Acta Chiropterologica*, 18(2): 395-408.

HOPE, P. R., K. BOHMANN, M. T. P. GILBERT, M. L. ZEPEDA-MENDOZA, O. RAZGOUR & G. JONES. 2014. Second generation sequencing and morphological faecal analysis reveal unexpected foraging behaviour by *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) in winter. *Frontiers in Zoology* 11: 39. <http://www.frontiersinzoology.com/content/11/1/39>

HOPE, P. R. & JONES, G., 2012. Warming up for dinner: torpor and arousal in hibernating Natterer's bats (*Myotis nattereri*) studied by radio telemetry. *Journal of Comparative Physiology B* 182: 569-578.

IBÁÑEZ, C. & J. JUSTE. 2023. Greater Noctule Bat *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780). In: Russo (ed), Chiroptera – *Handbook of the Mammals of Europe*, K. Hackländer, F. E. Zachos (eds.). Springer Nature Switzerland AG.

JACOBS, D. S. & A. BASTIAN. 2016. Predator-prey interactions: Co-evolution between bats and their prey. Springer, Switzerland. 141 p.

JASKUŁA, R. & A. SOSZYNSKA. 2011. What do we know about winter active ground

beetles (Coleoptera, Carabidae) in Central and Northern Europe? *ZooKeys* 100: 517-532.

JOURDE, P. 2000. Louche est le «Cantalou». *L'Envol des chiros* 2: 6.

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.

KALDA, O., R. KALDA & J. LIIRA. 2014. Multi-scale ecology of insectivorous bats in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 199: 105-113.

KALKO, E. & BRAUN, M. 1991. Foraging areas as an important factor in bat conservation: estimated capture attempts and success rate of *Myotis daubentonii*. *Myotis* 29: 55-60.

KAŇUCH P., K. JANEČKOVÁ & A. KŘÍSTÍN. 2005. Winter diet of the noctule bat *Nyctalus noctula*. *Folia Zoologica* 54(1-2): 53-60.

KIEFER, A. & M. VEITH. 2001. A new species of long-eared bat from Europe (Chiroptera: Vespertilionidae). *Myotis* 39: 5-16.

KLÜG-BAERWALD, B. J., L. E. GOWER, C. L. LAUSEN & R. M. BRIGHAM. 2016. Environmental correlates and energetics of winter flight by bats in southern Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 94(12), 8 p. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0055>.

KUNZ, T. H. 1988. *Ecological and Behavioural Methods for the Study of Bats*. Smithsonian Institution Press Washington, D.C. London. 533 p.

LANDESAMT FÜR NATUR, UMWELT UND VERBRAUCHERSCHUTZ. 2017. INSPIRE Dataset Biotopverbundflächen, GIS-Dataset, data status: 02.08.2016.

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. Alcathe Bat (*Myotis alcathoe*) in the Czech Republic: Distributional Status, Roosting and Feeding Ecology. *Acta Chiropterologica* 11(1): 61-69.

MARTEAU B., P. NUMMI , T. M. LILLEY & J. SUNDELL. 2023. Role of vernal pools in activity and diversity of bats and birds linked with the emergence of flying insects. *Global Ecology and Conservation* 48, e02722. 12 p. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02722>.

MAS, M., C. FLAQUER, X. PUIG-MONTSERRAT, X. PORRES, H. REBELO & A. LÓPEZ-BAUCELLS. 2022. Winter bat activity: The role of wetlands as food and drinking reservoirs under climate change. *Science of the Total Environment* 828. 154403.

MERCKX, T., M. E. NIELSEN, J. HELIÖLÄ, M. KUUSSAARI, L. B. PETTERSSON, J. PÖYRY, J. TIINEN, K. GOTTHARD & S. M. KIVELÄ. 2021. Urbanization extends flight phenology and leads to local adaptation of seasonal plasticity in Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(40): e2106006118. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.2106006118>.

MERCKX, T., M. E. NIELSEN, T. KANKAANPÄÄ, T. KADLEC, M. YAZDANIAN & S. M. KIVELÄ. 2023. Dim light pollution prevents diapause induction in urban and rural moths. *Journal of Applied Ecology* 60(6): 1022-1031. DOI: [10.1111/1365-2664.14373](https://doi.org/10.1111/1365-2664.14373)

MIDDLETON, N., A. FROUD & K. FRENCH. 2022. *Social calls of the bats of Britain and Ireland*. Pelagic, London. 285 p.

NIERMANN, I., M. BIEDERMANN, W. BOGDANOWICZ, R. BRINKMANN, Y. LE BRIS, M. CIECHANOWSKI, C. DIETZ, I. DIETZ, P. ESTÓK, O. V. HELVERSEN, A. LE HOUÉDEC, S. PAKSUZ, B. P. PETROV, B. ÖZKAN, K. PIKSA, A. RACHWALD,

- S. Y. ROUE, K. SACHANOWICZ, W. SCHORCHT, A. TEREBA, & F. MAYER. 2007.** Biogeography of the recently described *Myotis alcathoe* von Helversen and Heller, 2001. *Acta Chiropterologica* 9(2): 361-378.
- PFALZER, G. 2017.** Inter- and intra-specific variability of social calls from native bat species. An English translation of the results from the thesis of Dr Guido Pfalzer (translated by Dr Y. Gagar). <http://www.researchgate.net/publication/316620790>.
- RACEY, P. A. & S. M. SWIFT. 1985.** Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. 1. Foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 54: 205-215.
- RANSOME, R. 1990.** *The natural history of hibernating bats*. Christopher Helm. London. 235 p.
- RANSOME, R. D., 2002.** Winter feeding studies on greater horseshoe bats. In: English Nature Research Reports No. 449. English Nature, Peterborough, p. 1-47.
- REBER, B. 2022.** Etude préliminaire sur l'activité hivernale des chauves-souris dans le Jura Vaudois (Suisse). *Plume de Naturalistes* 6: 59-66.
- REITER, G., K. BÜRGER, M. JERABEK, H. MIXANIG, D. WIESER & K. WIDERIN. 2016.** Migration von Fledermäusen in den Alpen. Unpub. rep. Großglockner Hochalpenstraßen AG, 52 p.
- 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.
- RODRIGUES, L., A. ZAHN, A. RAINHO & J. PALMEIRIM. 2003.** Contrasting the roosting behaviour and phenology of an insectivorous bat (*Myotis myotis*) in its southern and northern distribution ranges. *Mammalia* 67(3): 321-335.
- RUEDI, M., P. JOURDE, P. GIOSA, M. BARATAUD & S. ROUÉ. 2002.** DNA reveals the existence of *Myotis alcathoe* in France (Chiroptera: Vespertilionidae). *Revue Suisse de Zoologie* 109(3): 643-652.
- Russ, J. 2021.** *Bat calls of Britain and Europe: A guide to species identification*. Pelagic Publishing, Exeter. 462 p.
- Russ, J. 2023.** Nathusius's Pipistrelle *Pipistrellus nathusii* (Keyserling and Blasius, 1839). In : Russo (ed), *Chiroptera - Handbook of the Mammals of Europe*, K. Hackländer, F. E. Zachos (eds.). Springer Nature Switzerland AG.
- SIMON, M. & K. KUGELSCHAFTER. 1999.** Die Ansprüche der Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*) an ihr Winterquartier. *Nyctalus* (N.F.) 7(1): 102-111.
- SOSZYNSKA, A. 2004.** The influence of environmental factors on the supranivean activity of flies (Diptera) in Central Poland. *Eur. J. Entomol.* 101: 481-489.
- SOSZYNSKA, A. & J. BUSZKO. 2011.** Lepidoptera recorded on snow in Central Poland. *Entomologica Fennica* 22: 21-28.
- SOSZYNSKA, A. & R. JASKUŁA. 2013.** Winter activity of earwigs with special focus on the phenology of *Chelidura guentheri* (Galvagni, 1994) (Dermaptera: Forficulidae). *North-Western Journal of Zoology* 9(2): 239-244.
- SOSZYNSKA, A., L. PAASIVIRTA & W. GILKA. 2015.** Why on the snow? Winter emergence strategies of snow-active Chironomidae (Diptera) in Poland. *Insect Science* 23(5): 754-770.
- SOSZYNSKA, A. & A. J. WOŹNICA. 2016.** A case study of Heleomyzidae (Diptera) recorded on snow in Poland with a review of their winter activity in Europe. *Journal*

of *Entomology* 113(2): 279-294.

SPITZENBERGER, F., K. KUGELSCHAFER & E. WEISS. 2023. Hibernation phenologies and winter activities of four congeneric bat species hibernating simultaneously in an Eastern Alpine cave studied by phototrapping (Chiroptera: Vespertilionidae). *Lynx (Praha)*, n. s. 54(1): 155-172.

SVENSSON, M. G. E., J. RYDELL & R. BROWN. 1999. Bat predation and flight timing of Winter Moths, *Epirrita* and *Operophtera* Species (Lepidoptera, Geometridae). *Oikos* 84(2): 193-198.

THOMAS, D. W., 1995. The physiological ecology of hibernation in vespertilionid bats. In: P. A. Racey and S. M. Swift (eds). *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats.* Symp. Zool. Soc. Lond. 67: 233-244.

TILLON, L., Q. ROUY, S. VIALLE & L. DUFRÊNE. 2010. Bilan des connaissances françaises sur le Murin d'Alcathoe *Myotis alcathoe* (von Helversen & Heller, 2001). *Arvicola* 19(2): 45-50.

VAN BAAREN, J. 2019. The impact of climate on the winter strategies of insects. *Comptes Rendus. Biologies* 342(7-8): 277-278.

VINET, O. & Y. BAS. 2023. Base de référence des cris sociaux de chauves-souris européennes. Rapport 49 pp. http://ecologieacoustique.fr/wp-content/uploads/VINETBAS_2023_Base-Reference_cris-sociaux-chiropteres_V1.pdf

WERMUNDSEN, T. & Y. SIIVONEN. 2010. Seasonal variation in use of winterroosts by five bat species in south-east Finland. *Cent. Eur. J. Biol.* 5: 262-273.

WIDERIN, K. & G. REITER. 2017. Bat Activity at High Altitudes in the Central Alps, Europe. *Acta Chiropterologica* 19: 379-387.

WIDERIN, K. & G. REITER. 2018. Bat activity

and bat migration at the elevation above 3,000 m at Hoher Sonnblick massif in the Central Alps, Austria (Chiroptera). *Lynx (Praha)*, n. s., 49(1): 223-242.

WINKLER, D. & L. RÁKOS. 2023. Winter activity of bat species in urban environment, Sopron. *Hungarian Small Game Bulletin* 15: 197-206. DOI: <http://dx.doi.org/10.17243/mavk.2023.197>

ZAHN A. & CLAUSS B. 2003. Winteraktivität des Abendseglers (*Nyctalus noctula*) in Südbayern. *Nyctalus (N. F.)*, 9(2): 99-104.

ZAHN, A. & E. KRINER. 2016. Winter foraging activity of Central European Vespertilionid bats. *Mammalian Biology* 81: 40-45.

Annexe : fichiers sons en téléchargement libre

Espèces de chiroptères contactés en forêt d'Erlenbusch, 25 séquences en expansion x10 (.wav) avec commentaires (.pdf) : http://www.plume-de-naturalistes.fr/wp-content/uploads/2024/12/BARATAUD-et-al_2025_Bat-activity-Erlenbusch-forest_sound-files.zip

Pour citer cet article :

BARATAUD, M., T. METZ, G. CREȚU, R. GÜTZ & T. KESSELS. 2025. Activité nocturne automnale et hivernale des chiroptères en forêt d'Erlenbusch (Allemagne). *Plume de Naturalistes* 9 : 1-52.

ISSN 2607-0510

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

Répartition et intensité de l'activité nocturne automne et hivernale des espèces de chiroptères en forêt d'Erlenbusch

(listées par ordre décroissant de niveau global d'activité)

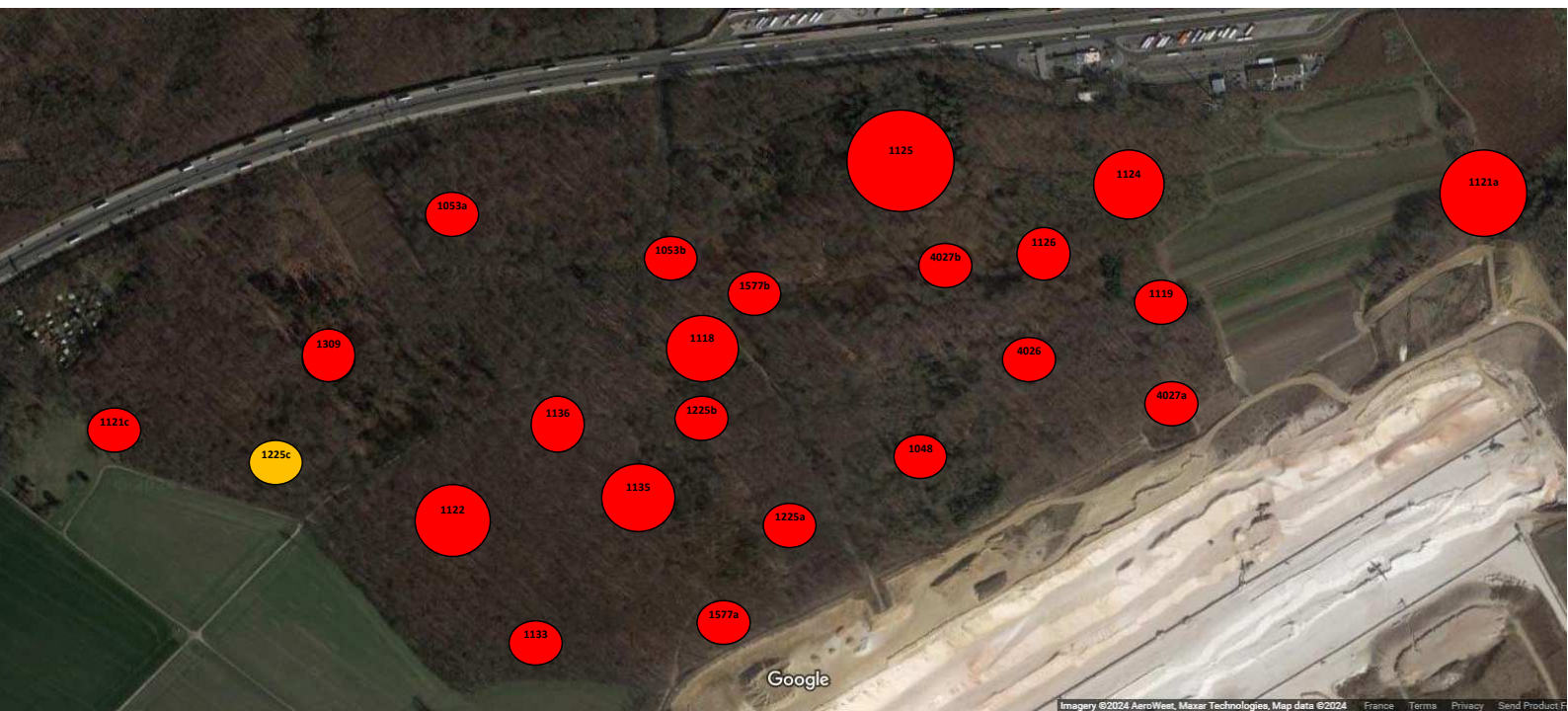


Figure 1 (annexe 1).

Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Pipistrellus pipistrellus*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand ; la 1225c n'a fait l'objet que de 4 nuits d'écoute en mars).

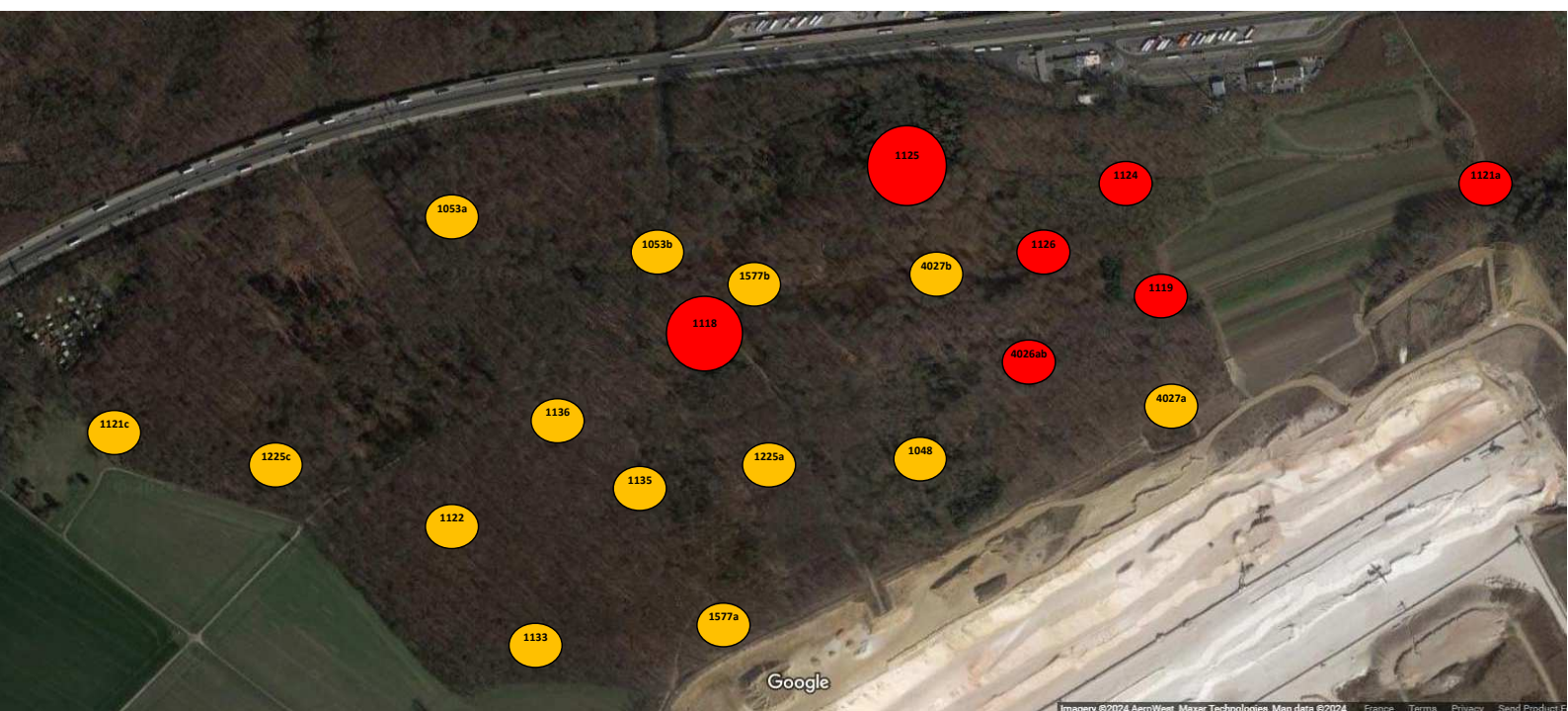


Figure 2 (annexe 1).

Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis daubentonii*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

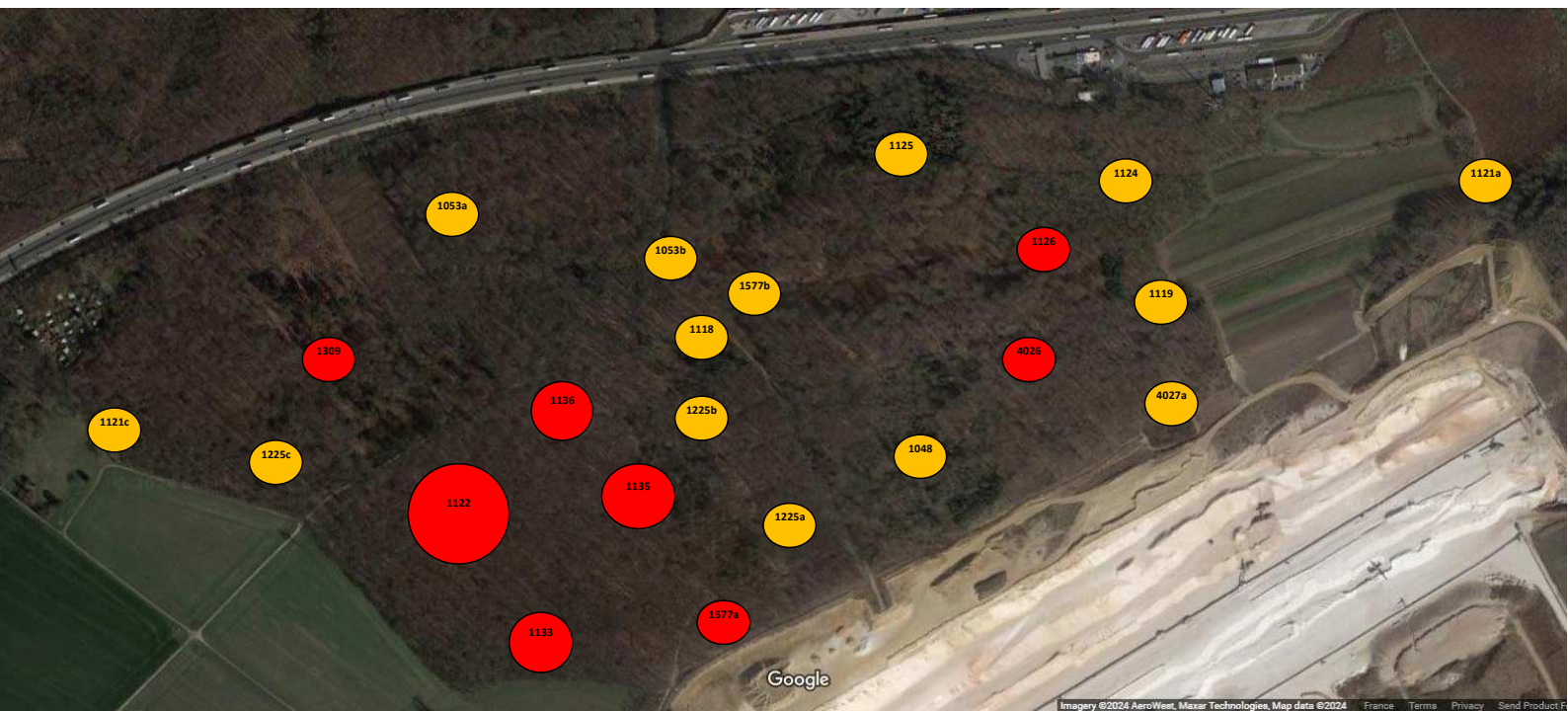


Figure 3 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis myotis-blythii*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

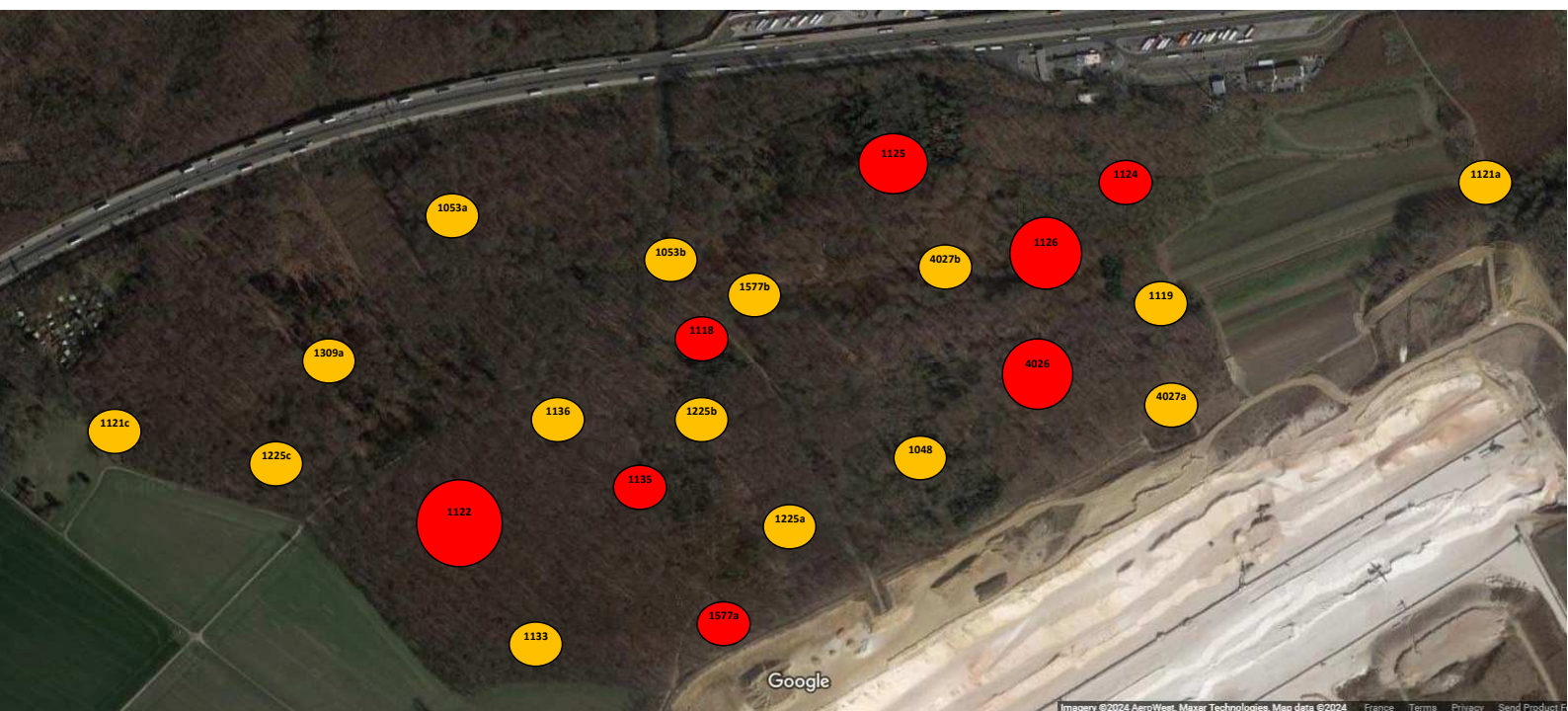


Figure 4 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne du genre *Plecotus*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

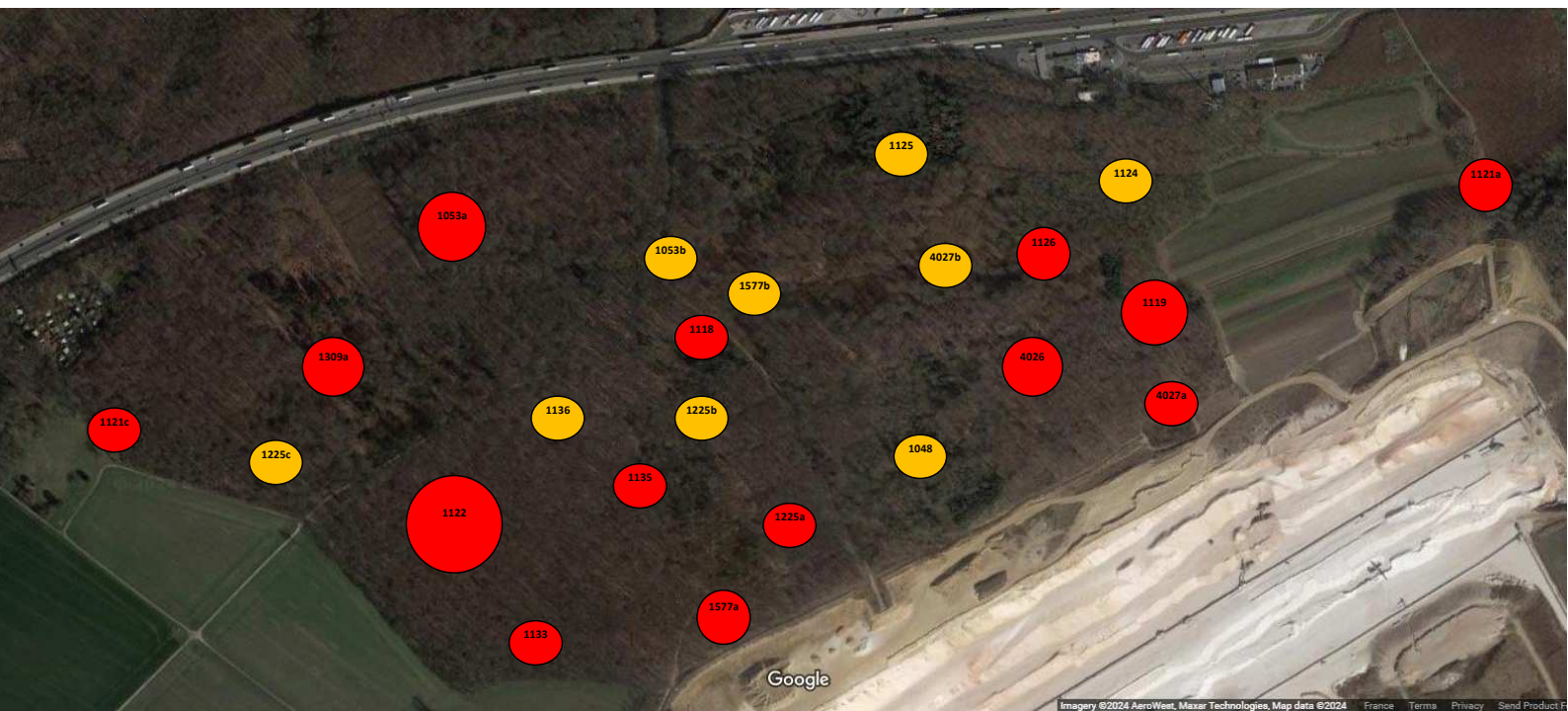


Figure 5 (annexe 1).

Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Pipistrellus nathusii*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

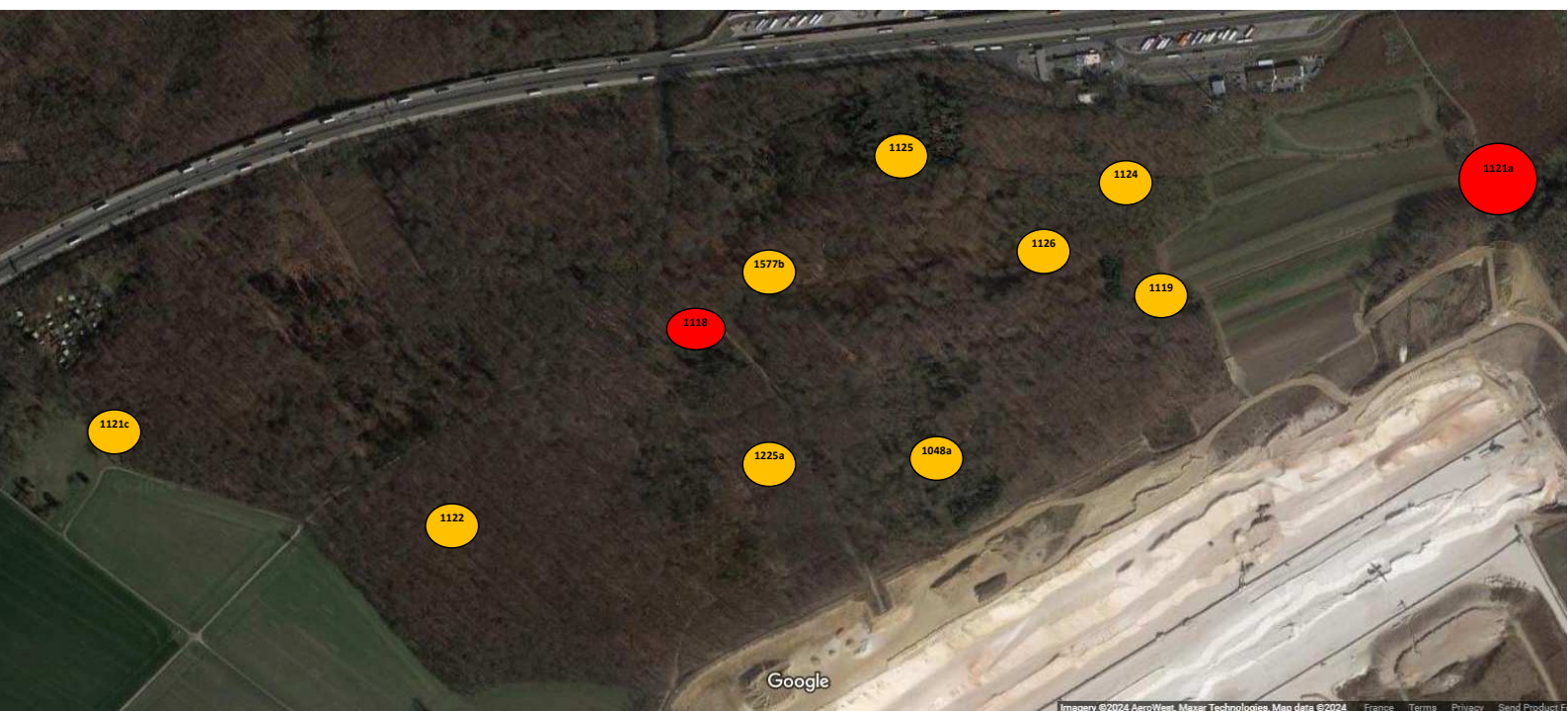


Figure 6 (annexe 1).

Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis mystacinus*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

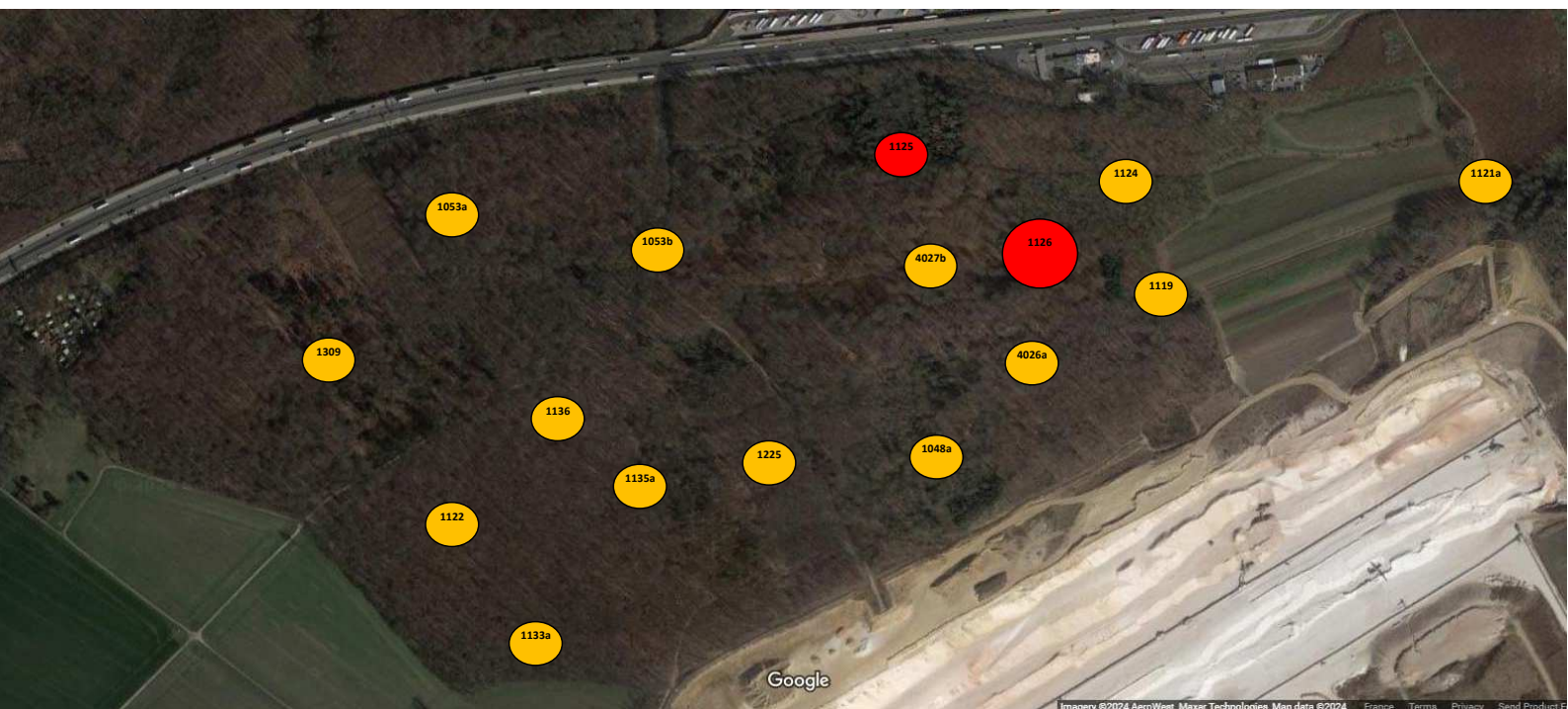


Figure 7 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis nattereri*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlengbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

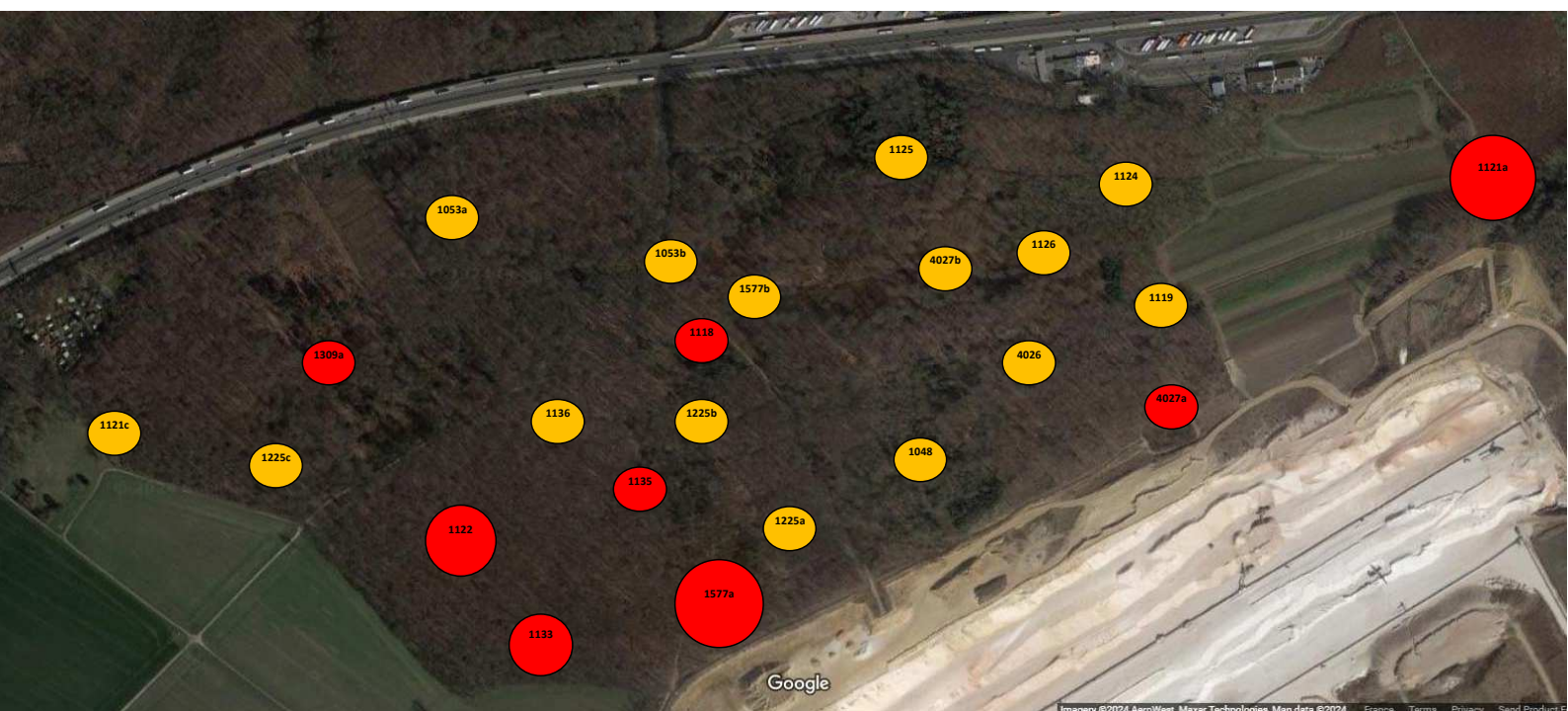


Figure 8 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Nyctalus leisleri* (+ *Eptesicus-Nyctalus* spp.), du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlengbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

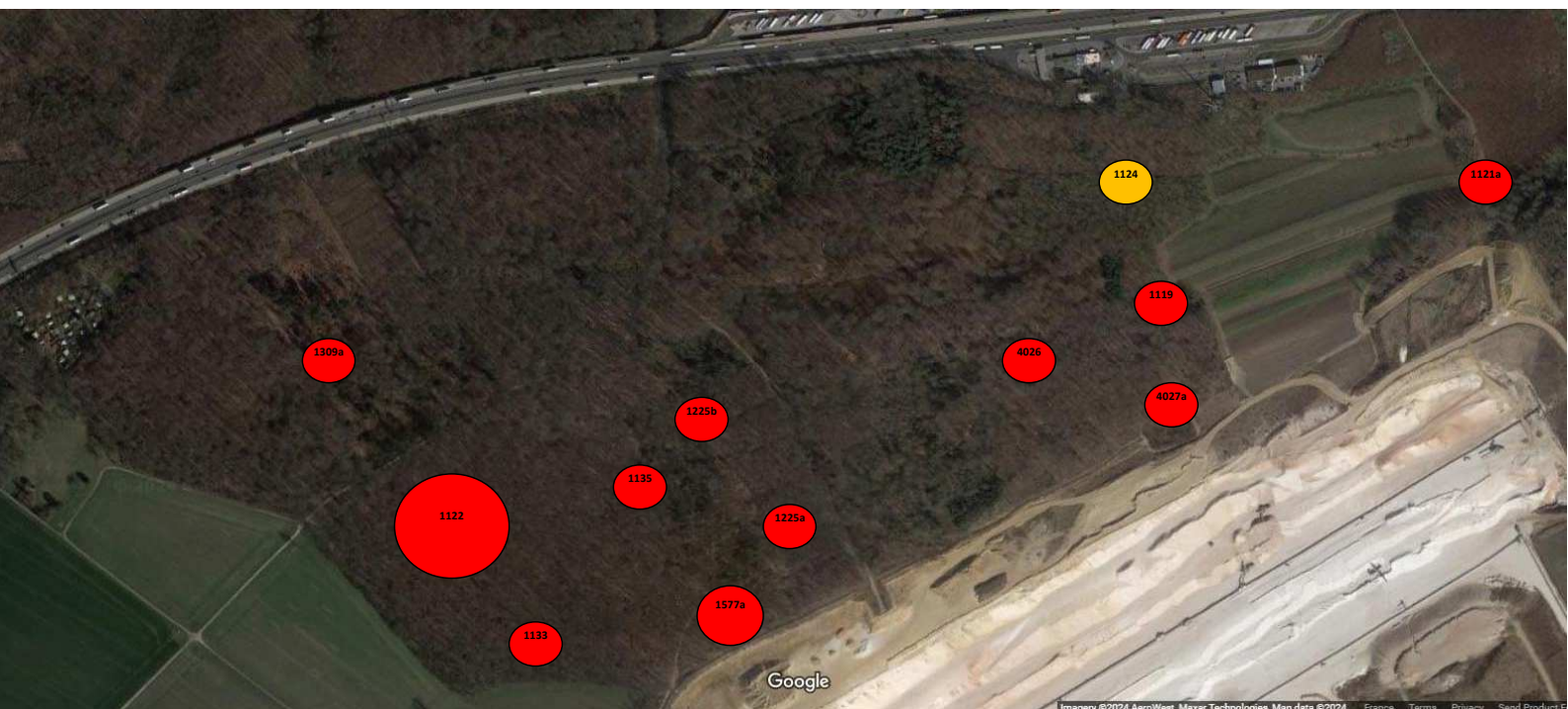


Figure 9 (annexe 1).

Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis blythii*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).



Figure 10 (annexe 1).

Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis alcathoe*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

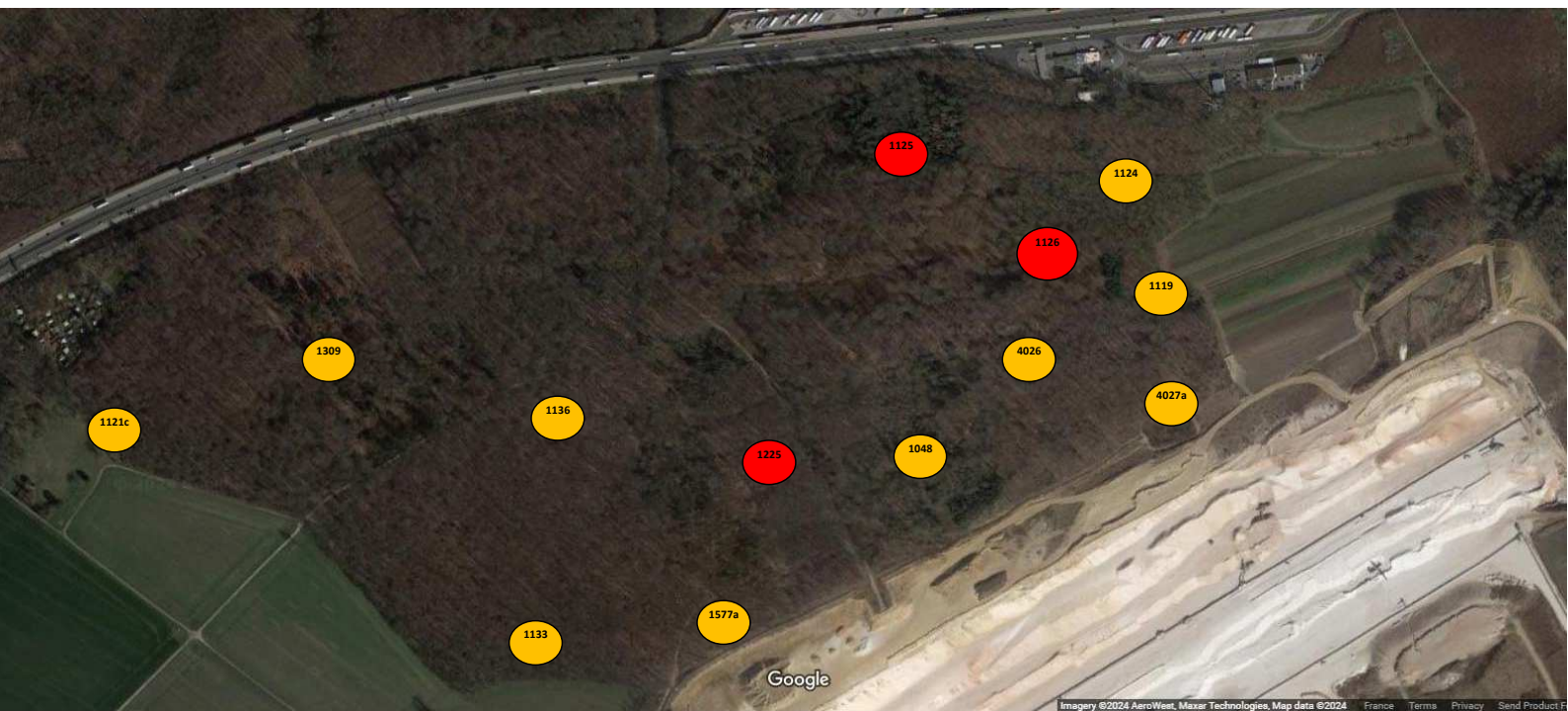


Figure 11 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis bechsteinii*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).



Figure 12 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis emarginatus*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).



Figure 13 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Pipistrellus pygmaeus*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).



Figure 14 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Myotis brandtii*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).

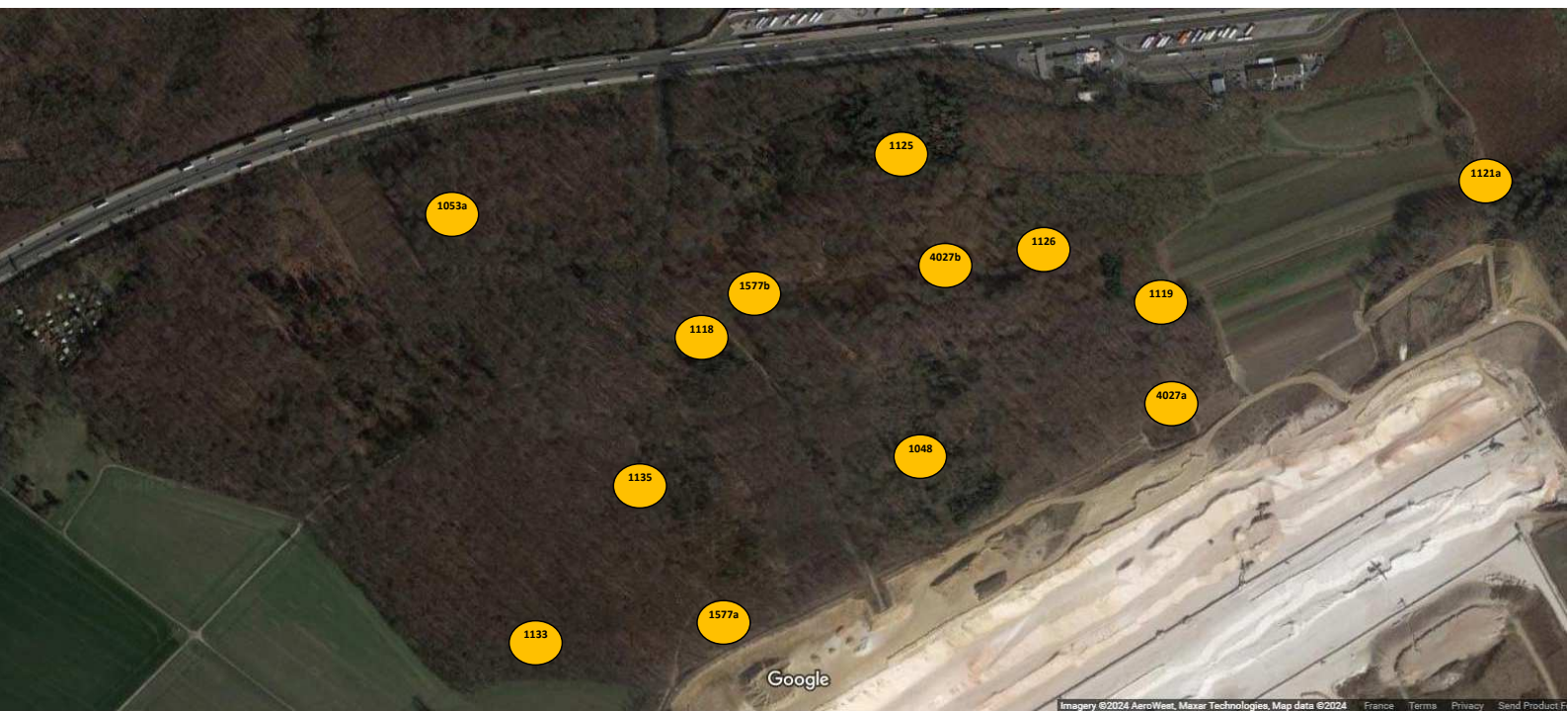


Figure 15 (annexe 1).
Répartition et intensité de l'activité nocturne de *Nyctalus noctula*, du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021, en forêt d'Erlenbusch ; (la couleur rouge indique une activité d'autant plus forte que le diamètre est grand).



Myotis daubentonii

© Erwann Thépaut

ANNEXE 2

Photographies des stations d'enregistrements de l'activité des chiroptères inventoriés en forêt d'Erlenbusch du 20 septembre 2020 au 20 mars 2021



















