



HAL
open science

Utilisation des gîtes et des terrains de chasse par les chiroptères forestiers, propositions de gestion conservatoire

Laurent Tillon

► **To cite this version:**

Laurent Tillon. Utilisation des gîtes et des terrains de chasse par les chiroptères forestiers, propositions de gestion conservatoire. Biodiversité et Ecologie. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2015. Français. NNT : 2015TOU30384 . tel-01772895

HAL Id: tel-01772895

<https://theses.hal.science/tel-01772895>

Submitted on 20 Apr 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Présentée et soutenue par :

M. Laurent TILLON

le 22 septembre 2015 (à Paris)

Titre :

Utilisation des gîtes et des terrains de chasse par les Chiroptères forestiers,
propositions de gestion conservatoire

École doctorale et discipline ou spécialité :

ED SEVAB : Écologie, biodiversité et évolution

Unité de recherche :

Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage - INRA Auzeville

Directeur/trice(s) de Thèse :

M. Stéphane AULAGNIER (Professeur UT3)

Jury :

M. Frédéric ARCHAUX (Ingénieur Chercheur IRSTEA)

M. Simon BENHAMOU (Directeur de recherche CNRS)

M. Eric DUFRENE (Directeur de recherche CNRS)

M. Frédéric GOSELIN (Ingénieur Chercheur IRSTEA)

M. Eric PETIT (Directeur de recherche INRA)

M. Jean-Marc PONS (Maître de conférences MNHN)

Pour Hélène et Sarah, mes muses...

*A Jean Guitet†, qui a su me mettre dans la bonne
voiture un jour de février 2001 : à partir de ce
jour, tout a changé.*

Table des matières

Remerciements.....	16
Préambule : à la naissance de cette thèse... ..	21
Introduction générale.....	23
1. La gestion forestière et la biodiversité	24
1.1. Le contexte, les enjeux	24
1.2. Des sylvicultures.	26
1.3. La biodiversité en forêt.	27
1.4. Quelles mesures en faveur de la biodiversité en forêt publique ?	27
2. Gestion forestière et conservation des Chiroptères : des lacunes de connaissance ?	31
2.1. Les Chiroptères et la forêt : connaissances actuelles.....	31
2.2. Les Chiroptères, de bons indicateurs pour évaluer la qualité de la gestion forestière ?	31
3. « Utilisation des gîtes et des terrains de chasse par les Chiroptères forestiers, propositions de gestion conservatoire ».	32
3.1. Les gîtes comme support indispensable à la vie sociale des colonies : quels enjeux ?.....	33
3.2. Quel rôle du bois mort pour expliquer la sélection d'un habitat de chasse par des Chiroptères forestiers ?	35
3.3. Quelle est la meilleure méthode permettant d'analyser les facteurs de sélection d'habitat à l'échelle locale pour des Chiroptères forestiers ?	36
3.4. Quelle sélection des habitats de chasse par les Chiroptères forestiers ?.....	37
3.5. Entre les gîtes et les terrains de chasse sélectionnés, comment représenter le domaine vital de Chiroptères forestiers ?	38
3.6. Le domaine vital des Chiroptères en forêt dépend-il du statut des individus ?	39
3.7. Quel est la détectabilité des espèces de Chiroptères en forêt à l'aide de la détection ultrasonore ?	40
4. Les deux forêts étudiées.	41
4.1. La forêt de Tronçais (Allier, Auvergne).....	41
4.2. La forêt de Rambouillet (Yvelines, Ile-de-France).....	43
5. Le Murin de Bechstein, <i>Myotis bechsteinii</i> (Kuhl, 1817)	45
5.1. Domaine vital.	45
5.2. Habitats de chasse et comportement alimentaire.....	46
5.3. Gîtes.	46
5.4. Reproduction et comportements.....	47
5.5. Menaces, rôles et impacts de la gestion forestière ?.....	48
6. Le Murin de Natterer, <i>Myotis nattereri</i> (Kuhl, 1817)	49
6.1. Domaine vital.	49
6.2. Habitats de chasse et comportement alimentaire.....	50
6.3. Gîtes.	51
6.4. Reproduction et comportements.....	52
6.5. Menaces, rôles et impacts de la gestion forestière ?.....	52
7. L'Oreillard roux, <i>Plecotus auritus</i> L., 1758.....	53

7.1.	Domaine vital.....	54
7.2.	Habitats de chasse et comportement alimentaire.....	54
7.3.	Gîtes.....	55
7.4.	Reproduction et comportements.....	55
7.5.	Menaces, rôles et impacts de la gestion forestière ?.....	56
8.	Conseils de lecture.....	57
9.	Bibliographie.....	59
Chapitre 1 :		71
Etude de la sélection des gîtes arboricoles en fonction du statut des individus pour trois espèces de Chiroptères européens		71
<hr/>		
	Résumé.....	72
1.	Introduction.....	72
1.1.	Les cavités arboricoles : premier facteur limitant pour les chiroptères en forêt ?.....	72
1.2.	Les gîtes arboricoles et les Chiroptères.....	73
1.3.	Le statut des individus peut-il expliquer la sélection des gîtes arboricoles par les Chiroptères ?.....	75
2.	Matériel et méthodes.....	76
2.1.	Aires d'étude.....	76
2.2.	Espèces étudiées.....	77
2.3.	Description des cavités, des arbres-gîtes et de leur environnement.....	78
2.4.	Analyse des relations entre la typologie des arbres sélectionnés et le statut des individus.....	79
3.	Résultats.....	80
3.1.	Facteurs influençant la sélection des arbres par <i>M. bechsteinii</i>	81
3.2.	Facteurs influençant la sélection des arbres par <i>M. nattereri</i>	84
3.3.	Facteurs influençant la sélection des arbres pour <i>P. auritus</i>	86
4.	Discussion.....	91
5.	Recommandations de gestion.....	93
	Bibliographie.....	94
Chapitre 2 :		100
Comparaison du comportement de fission-fusion entre trois espèces de Chiroptères européens		100
<hr/>		
	Résumé.....	101
1.	Introduction.....	101
1.1.	Chiroptères et réseaux de gîtes.....	101
1.2.	La fission-fusion : comportement standard des Chiroptères arboricoles ?.....	102
1.2.1.	<i>Le comportement de fission-fusion</i>	102
1.2.2.	<i>Fréquence des changements et de la réutilisation des gîtes</i>	103
1.3.	La fission-fusion, un modèle comportemental nécessitant des mesures de gestion adaptées ?.....	105
2.	Matériel et méthodes.....	106
2.1.	Aires d'étude.....	106
2.2.	Téléométrie.....	106
2.3.	Estimation du nombre de gîtes.....	107

2.4. Fidélité aux gîtes et relations de fission-fusion	107
3. Résultats	109
3.1. Utilisation des gîtes	109
3.1.1. Fréquence des changements de gîtes	109
3.1.2. Nombre de cavités utilisées par groupe d'individus et partage de gîtes	110
3.2. Relations de fission-fusion	114
3.2.1. Résultats sur les groupes d'individus	114
3.2.2. Résultats individuels.....	115
4. Discussion	118
4.1. Fréquence des changements de gîtes, nombre et fidélité aux gîtes	118
4.2. Partage des gîtes.....	120
4.3. Comparaison du comportement de fission-fusion entre les trois espèces	120
4.3.1. Cas de <i>Myotis bechsteinii</i>	120
4.3.2. Cas de <i>Myotis nattereri</i>	121
4.3.3. Cas de <i>Plecotus auritus</i>	122
5. Conclusion, recommandations de gestion	123
6. Bibliographie.....	124

Chapitre 3..... 128

Le bois mort, élément structurant le peuplement de Chiroptères en forêt ? 128

Résumé.....	129
1. Introduction.....	129
1.1. Importance du bois mort pour la biodiversité en forêt	129
1.2. Bois mort et Chiroptères	130
1.2.1. Arbres morts, chandelles et gîtes	130
1.2.2. Bois mort et proies saproxyliques pour les Chiroptères	131
1.3. Le bois mort explique-t-il l'activité de chasse des Chiroptères ?.....	133
2. Matériels et méthodes	133
2.1. Aires d'étude	133
2.2. Description des habitats forestiers, mesures du bois mort.....	134
2.3. Description de l'activité des Chiroptères	135
2.4. Analyse des données	136
3. Résultats	137
3.1. Richesse spécifique et bois mort	138
3.2. Réponse de chaque taxon au bois mort	139
3.2.1. Espèces glaneuses : <i>Plecotus</i> et <i>Myotis</i>	140
3.2.2. Espèces de lisière : <i>Barbastella</i> et <i>Pipistrellus</i>	140
3.2.3. Espèces de haut vol ou grandes espèces de lisière : <i>Eptesicus</i> et <i>Nyctalus</i>	140
3.3. Réponse de chaque taxon aux différentes variables en période de mise bas.....	142
4. Discussion.....	146
4.1. Le bois mort pour expliquer la richesse spécifique et l'activité des chauves-souris	146
4.2. Les espèces sensibles à la présence de bois mort	147

4.2.1. <i>Le bois mort debout et les gîtes arboricoles</i>	147
4.2.2. <i>Le bois mort source de nourriture</i>	147
4.2.3. <i>Bois mort et habitats associés</i>	148
4.3. Les espèces non sensibles à la présence de bois mort	148
4.3.1. <i>Gîtes</i>	148
4.3.2. <i>La végétation, source de nourriture</i>	149
4.3.3. <i>Encombrement végétal</i>	150
4.4. Limites méthodologiques	150
5. Recommandations pour la gestion	151
6. Bibliographie.....	151
Chapitre 4 :	156
Utilisation de la K-select pour l'étude de la sélection d'habitat : Application aux Chiroptères forestiers.....	156
Résumé.....	157
1. Introduction.....	157
2. Matériels et méthodes.	159
2.1. Aire d'étude et espèces étudiées.....	159
2.2. Télémétrie.	160
2.3. Description des habitats.	160
2.4. Analyse des données.	161
3. Résultats.....	162
4. Discussion.	166
5. Bibliographie.....	168
Chapitre 5 :	172
Sélection d'habitats forestiers par trois espèces de Chiroptères en activité de chasse : influence du statut des individus	172
Résumé.....	173
1. Introduction.....	173
2. Matériels et méthodes.	176
2.1. Aires d'étude.	176
2.2. Modalités de capture.	176
2.3. Télémétrie.	177
2.4. Description des habitats.	177
2.5. Analyse des données.	179
3. Résultats.....	182
3.1. Nombre de données acquises.	182
3.2. Intensité de la sélection pour chaque colonie.	184
3.3. Intensité de la sélection individuelle.	185
3.4. Résultats de la sélection individuelle.	186
3.4.1. <i>Cas de M. bechsteinii</i>	187
3.4.2. <i>Cas de M. nattereri</i>	189

3.4.3. Cas de <i>P. auritus</i>	191
4. Discussion.	193
4.1. A propos de l'intensité de la sélection.....	193
4.2. Facteurs de sélection des habitats pour les trois espèces étudiées.....	194
5. Conclusion – Recommandations de gestion.....	197
6. Bibliographie.....	198
Chapitre 6 :	203
Comment définir le domaine vital pour des Chiroptères en forêt tempérée de plaine ?	203
<hr/>	
Résumé.....	204
1. Introduction.....	204
2. Matériels et méthodes.	210
2.1. Aires d'étude.....	210
2.2. Télémétrie.	210
2.3. Analyse des données sur le domaine vital.....	212
3. Résultats.....	215
3.1. Effets de l'autocorrélation sur les domaines vitaux.....	215
3.2. Nombre de localisations et évolution du domaine vital et du centre d'activité pour les espèces glaneuses	215
3.3. Forme théorique du domaine vital.....	220
3.4. Surface des domaines vitaux et facteur de lissage.....	221
4. Discussion.	224
4.1. Définition du domaine vital d'un Chiroptère forestier	224
4.2. Choix de la méthode pour représenter le domaine vital d'un Chiroptère forestier.....	225
4.3. Choix du facteur de lissage	227
4.4. L'autocorrélation, un avantage méthodologique ?	228
4.5. Nombre de localisations	228
4.6. Recommandations méthodologiques.....	229
5. Conclusion	231
6. Bibliographie.....	232
Chapitre 7 :	239
Influence de l'état des individus sur la surface du domaine vital pour trois Chiroptères forestiers	239
<hr/>	
Résumé.....	240
1. Introduction.....	240
2. Matériels et méthodes	243
2.1. Sites d'étude	243
2.2. Télémétrie	243
2.3. Calcul du domaine vital.....	245
2.4. Caractéristiques individuelles.....	245
2.5. Relation domaine vital / centre d'activité et caractéristiques individuelle	245
3. Résultats.....	246

3.1.	Surface des domaines vitaux et des centres d'activité.....	246
3.2.	Surface du domaine vital et des centres d'activité et statut des individus pour <i>M. bechsteinii</i>	246
3.3.	Surface du domaine vital et des centres d'activité et statut des individus pour <i>M. nattereri</i>	247
3.4.	Surface du domaine vital et des centres d'activité et statut des individus pour <i>P. auritus</i>	247
4.	Discussion.....	249
4.1.	Comparaison des surfaces de domaine vital et des centres d'activité entre les trois espèces.....	249
4.2.	Différences de domaine vital intra-spécifiques liées au statut des individus.....	250
5.	Conclusion	252
Chapitre 8 :		257
Quelle est la détectabilité des Chiroptères étudiés à l'aide de la détection ultrasonore en forêt ?		257
<hr/>		
	Résumé.....	258
1.	Introduction.....	258
2.	Matériels et méthodes	260
2.1.	Détectabilité des individus	260
2.2.	Aires d'étude	260
2.3.	Analyse des données sur la détectabilité	261
2.4.	Analyse de la réponse des taxons à l'effort d'écoute	261
3.	Résultats.....	262
3.1.	Détectabilité des espèces.....	262
3.2.	Effort d'écoute nécessaire pour apprécier la richesse spécifique	264
3.3.	Durée d'écoute nécessaire pour atteindre la richesse spécifique.....	264
3.4.	Réponses spécifiques à l'effort d'écoute	265
4.	Discussion.....	266
4.1.	Détectabilité des espèces.....	266
4.2.	Paramètres influençant la détection des espèces	267
4.2.1.	<i>Nombre de points d'écoute</i>	267
4.2.2.	<i>Durée des écoutes</i>	268
4.2.3.	<i>Répétition des relevés et saisonnalité des écoutes</i>	268
4.3.	Doit-on opposer la télémétrie à la détection ultrasonore ?	269
5.	Recommandations méthodologiques pour l'utilisation de la détection ultrasonore.....	270
5.1.	L'écoute passive.....	270
5.2.	L'écoute active	271
6.	Conclusion	272
7.	Bibliographie.....	272
Discussion générale.....		277
<hr/>		
1.	Introduction.....	278
2.	Apports méthodologiques	279
2.1.	Quelle est la détectabilité des espèces de Chiroptères par la détection ultrasonore ?.....	279
2.2.	Comment définir et représenter le domaine vital de Chiroptères forestiers ?.....	280

2.3.	Comment réaliser des analyses de sélection d’habitats forestiers à partir de données télémétriques ?	
	281	
3.	Les gîtes sylvestres utilisés par les Chiroptères	281
4.	Les terrains de chasse des Chiroptères forestiers	283
4.1.	Quels rôles le bois mort en forêt joue-t-il pour les Chiroptères ?.....	283
4.2.	Quels sont les facteurs de sélection des habitats de chasse forestiers des Chiroptères ?.....	284
5.	L’utilisation de l’espace par les Chiroptères forestiers : liens entre les gîtes et les terrains de chasse...	285
6.	Apports pour la gestion – des préconisations à l’accompagnement sur le terrain.....	286
6.1.	Impacts de la gestion forestière sur les Chiroptères : des préconisations pour la forêt	288
6.2.	Les grands principes de gestion.....	291
6.3.	Stratégies de gestion directement issues de la thèse : exemple de la forêt de Rambouillet	292
6.4.	Expertise scientifique directement issue de la thèse : exemple de la forêt de Tronçais	295
7.	Perspectives – axes de recherche	295
8.	Conclusion	297
9.	Bibliographie.....	297
	Résumé.....	3029
	Abstract.....	300

Table des tableaux

Chapitre 1 : Sélection des arbres-gîtes selon le statut des individus

Tableau 1 : Nombre d'individus suivis par radiolocalisation pour chaque espèce	78
Tableau 2 : Occurrences des individus de chacune des trois espèces de Chiroptères dans les arbres-gîtes identifiés sur les différents sites d'étude dans les forêts de Rambouillet et de Tronçais pour quatre statuts reproducteurs	80
Tableau 3 : Résultats des modélisations réalisées sur chaque variable descriptive des cavités, des arbres et des peuplements environnants les arbres gîtes pour <i>Myotis bechsteinii</i> , pour les différents statuts reproducteurs suivis : femelle gestante, femelle allaitante, femelle non reproductrice et mâle	88
Tableau 4 : Résultats des modélisations réalisées sur chaque variable descriptive des cavités, des arbres et des peuplements environnants les arbres gîtes pour <i>Myotis nattereri</i> , pour les différents statuts reproducteurs suivis : femelle allaitante et femelle non reproductrice	89
Tableau 5 : Résultats des modélisations réalisées sur chaque variable descriptive des cavités, des arbres et des peuplements environnants les arbres gîtes pour <i>Plecotus auritus</i> , pour les différents statuts reproducteurs suivis : femelle gestante, femelle allaitante, femelle non reproductrice et mâle	90

Chapitre 2 : Comparaison du comportement de fission-fusion entre trois espèces de Chiroptères européens

Tableau 1 : Fréquence des changements de gîtes mesurée pour plusieurs espèces forestières pratiquant la fission-fusion, en Nouvelle-Zélande, en Amérique du Nord et en Europe	104
Tableau 2 : Effectifs suivis par site, dans les deux forêts étudiées	106
Tableau 3 : Relations liant les colonies de Chiroptères suivies et l'estimation du nombre de cavités utilisées	110
Tableau 4 : Scores de l'indice de partage de gîtes par paires d'individus d'un même groupe (PSI) obtenus pour <i>Myotis bechsteinii</i> sur le site de Pecqueuse en forêt de Rambouillet, à des périodes et pour des durées moyennes de suivi différentes	114
Tableau 5 : Valeurs de PSI moyenne (PSI moy) obtenues pour différents groupes d'individus, pour les 3 espèces étudiées (selon le site et la période)	115
Tableau 6 : Résultats des régressions réalisées sur les différents indices mesurant la familiarité individuelle et la réutilisation des gîtes	116

Chapitre 3 : Les bois mort, élément structurant le peuplement de Chiroptères en forêt ?

Tableau 1 : Comportement alimentaire des espèces de Chiroptères inventoriées pendant notre étude, entre les espèces glaneuses chassant leurs proies dans le feuillage (voire sur les feuilles), celles qui évoluent sur les lisières, et celles qui chassent dans le ciel, au-dessus de la végétation	132
Tableau 2 : Résultats obtenus pour la modélisation de la richesse spécifique en Chiroptères et du nombre total de contacts ultrasonores, toutes périodes confondues et en juin, dans six massifs forestiers	139
Tableau 3 : Résultats des modélisations obtenues par régression pour le nombre de contacts par espèce, pour toutes les périodes et en isolant la période de juin	143

Tableau 4 : Résultats des modélisations obtenues par régression pour le nombre de contacts par espèce, pour toutes les périodes et en isolant la période de juin, après l'utilisation du coefficient de détectabilité	144
Tableau 5 : Résultats des modélisations obtenues par régression pour les occurrences par espèce, pour toutes les périodes et en isolant la période de juin	145

Chapitre 4 : Utilisation de la K-select pour l'étude de la sélection d'habitats :

Application aux Chiroptères forestiers

Tableau 1 : Sélection de l'habitat par trois espèces de Chiroptères forestiers en forêt de Rambouillet. Variables utilisées pour décrire chaque cellule (ou pixel de 50 x 50m) du site d'étude dans un rayon de 25m	161
Tableau 2 : Nombre de nuits de suivi et de localisations obtenues pour chaque individu des trois espèces (<i>Myotis bechsteinii</i> , <i>M. nattereri</i> et <i>Plecotus auritus</i>) localisés par télémétrie	163
Tableau 3 : Résultats des tests de marginalité observée (Obs) et de leur signification (P-value) pour les cinq méthodes de représentation du domaine vital de cinq femelles allaitantes de <i>Myotis bechsteinii</i> , de <i>M. nattereri</i> et de <i>Plecotus auritus</i>	164
Tableau 4 : Nombre d'individus (sur les cinq individus suivis par espèce) dont le vecteur de marginalité est significatif au seuil de 1%. Cette analyse a été mise en œuvre pour les cinq méthodes de représentation du domaine vital des individus	165

Chapitre 5 : Sélection d'habitats forestiers par trois espèces de Chiroptères en activité de chasse : influence du statut des individus

Tableau 1 : Nombre de Chiroptères de trois espèces suivis dans deux forêts de plaine françaises (forêts de Rambouillet (R) et de Tronçais (T), selon leur statut	177
Tableau 2 : Variables utilisées pour décrire chaque cellule (ou pixel) dans un rayon de 25 m	181
Tableau 3 : Nombre de cellules décrites pour chacun des sites étudiés en forêts de Rambouillet (R) et de Tronçais (T)	182
Tableau 4 : Nombre d'individus (Nb) et de localisations totales obtenues (Loc) par site et par espèce en forêt de Rambouillet (R) et ceux de la forêt de Tronçais (T), et surfaces moyennes (en ha) du MCP, puis pour la sélection d'habitat mise en œuvre avec le MCP sur lequel une zone tampon avec le facteur de lissage h_{moy} a été appliqué (MCPb) et avec une zone tampon de 1 000 m (MCPb 1000)	183
Tableau 5 : Valeurs propres observées (Valeur observée) et significativité (Probabilité) de chaque analyse menée sur les onze colonies de Chiroptères réparties entre les trois espèces étudiées (<i>Myotis bechsteinii</i> , <i>M. nattereri</i> et <i>Plecotus auritus</i>).	184
Tableau 6 : Marginalité moyenne et significativité (probabilité) des analyses réalisées par K-select à l'échelle individuelle pour les trois espèces étudiées (<i>M. bechsteinii</i> , <i>M. nattereri</i> et <i>P. auritus</i>)	186
Tableau 7 : Résultats de la K-select réalisée à partir des 28 variables descriptives des habitats (tableau 2), sur les individus de <i>M. bechsteinii</i> , à partir d'une représentation de l'espace disponible par polygone convexe minimum, avec une zone tampon dont la distance équivaut à h_{moy} (MCPb) puis avec une zone tampon plus large de 1 000 m (MCPb 1000)	188
Tableau 8 : Résultats de la K-select réalisée à partir des 28 variables descriptives des habitats, sur les individus de <i>M. nattereri</i> , à partir d'une représentation de l'espace disponible par polygone convexe minimum, d'abord avec une zone tampon dont la distance équivaut à h_{moy} (MCPb) puis avec une zone tampon plus large de 1 000 m (MCPb 1000)	190

Tableau 9 : Résultats de la K-select réalisée à partir des 28 variables descriptives des habitats, sur les individus de <i>P. auritus</i> , à partir d'une représentation de l'espace disponible par polygone convexe minimum, d'abord avec une zone tampon dont la distance équivaut à h_{moy} (MCPb) puis avec une zone tampon plus large de 1 000 m (MCPb 1000)	192
--	-----

Chapitre 6 : Comment définir le domaine vital pour des Chiroptères en forêt tempérée de plaine ?

Tableau 1 : Exemples de surfaces des domaines vitaux obtenues pour quelques espèces de Chiroptères européens de petite taille en fonction des types de localisations récoltées (localisations en activité de chasse)	207
Tableau 2 : Nombre d'individus suivis pour chaque espèce de Chiroptères par classe de sexe et d'âge en forêts de Rambouillet et de Tronçais entre 2006 et 2009 (<i>Myotis nattereri</i> et <i>Pipistrellus pipistrellus</i> n'ont été suivis qu'en forêt de Rambouillet)	211
Tableau 3: Détails du suivi télémétrique réalisé sur les chauves-souris forestières distribuées par âge et par sexe des individus, toutes saisons confondues entre 2006 et 2009, dans les forêts de Rambouillet et de Tronçais	216
Tableau 4 : Autocorrélation spatiale et temporelle (exprimée en minutes décimales) à partir des tests de Schoener effectués pour chaque individu de quatre espèces de Chiroptères suivis par radiolocalisation en forêts de Rambouillet et de Tronçais	217
Tableau 5 : Forme théorique du domaine vital des individus pour chaque espèce, obtenu après avoir sélectionné la plus faible valeur d'AICc avec le logiciel Animal Space Use 1.3 Beta	220
Tableau 6 : Nombre de fois que chaque facteur de lissage a été sélectionné pour représenter le DV de chaque individu de quatre espèces de Chiroptères suivis par télémétrie par la méthode du Kernel, pour h_{ref} , h_{LSCV} et h_{CV}	222
Tableau 7 : Pourcentage des formes attendues (à partir des AICc obtenues avec ASU) et observées (à l'aide des représentations graphiques) des domaines vitaux générées avec la méthode du Kernel, entre des domaines vitaux unimodaux, bimodaux et multimodaux, pour les quatre Chiroptères suivis par télémétrie en forêts de Rambouillet et de Tronçais entre 2006 et 2009 et à partir des quatre facteurs de lissage étudiés h_{ref} , h_{LSCV} , h_{CV} et h_{moy}	222
Tableau 8 : Comparaison de la surface (en ha) des centres d'activité et des DV calculés respectivement pour les quatre Chiroptères étudiés, à l'aide de : le Polygone Incrémenté par Grappes pour 50% (ICP50), le Kernel à 50% de la distribution (à partir des modèles de h validés avec ASU : K50) et le Kernel à 50% calculé à l'aide de h_{moy} (K50m et K95m), puis le Polygone Incrémenté par Grappes pour 95% (ICP95), le Polygone Convexe Minimum (MCP), le Kernel à 95% de la distribution (à partir des modèles de h validés avec ASU : K95) et le Kernel à 95% calculés à l'aide de h_{moy} (K95m)	224
Tableau 9 : Comparaison des différentes méthodes de représentation et de calcul du domaine vital selon différents paramètres (de la structure du DV aux contraintes méthodologiques), et sélection de la méthode appropriée pour les Chiroptères forestiers	230

Chapitre 7 : Influence de l'état des individus sur la surface du domaine vital pour trois Chiroptères forestiers

Tableau 1 : Surface des domaines vitaux et des centres d'activité (utilisation de 50% des localisations) pour trois espèces de chauves-souris forestières	242
Tableau 2: Chauves-souris suivies par télémétrie distribuées par âge et par sexe, selon trois périodes entre 2006 et 2009, dans les forêts de Rambouillet (78) et de Tronçais (03).	244

Tableau 3 : Surface des domaines vitaux (K95m) et centres d'activité (K50m) pour les trois espèces de Chiroptères forestiers en fonction de leur sexe (femelle ou mâle), de leur âge (adulte ou juvénile) et de leur statut reproducteur (individu gestant, allaitant ou non reproducteur)	246
Tableau 4 : Influence de chaque variable descriptive du statut des individus puis de toutes les variables associées les unes aux autres : l'indice de masse corporelle (IMC), le sexe (Sex : mâle M et femelle F), l'âge (Age : adulte A, post-juvénile PJ et juvénile J) et le statut reproducteur (Repro : pour les femelles : gestante GES, allaitante ALL et pour l'ensemble des individus non reproducteur NR) pour expliquer la surface des domaines vitaux et des centres d'activité de <i>M. bechsteinii</i> , de <i>M. nattereri</i> et de <i>P. auritus</i>	248

Chapitre 8 : Quelle est la détectabilité des Chiroptères étudiés à l'aie de la détection ultrasonore en forêt ?

Tableau 1 : Nombre de contacts de chaque espèce sur chaque point d'écoute réalisé sur un site de Homing-in d'un individu de <i>Myotis bechsteinii</i> ou <i>Plecotus auritus</i> en forêt de Tronçais (03). 25 points d'écoute ont été réalisés pour <i>Myotis bechsteinii</i> (à gauche) et 35 points d'écoute pour <i>Plecotus auritus</i> (à droite)	263
Tableau 2 : Résultats des modélisations mises en œuvre pour observer l'effet de chaque variable explicative des points d'écoute (protocole, période d'écoute Numper, nombre de répétitions Nbper, durée après laquelle une nouvelle espèce a été entendue lors du point d'écoute Minute, durée après laquelle une nouvelle espèce a été entendue tous passages confondus sur le point d'écoute D) sur la richesse spécifique	264

Table des figures

Introduction générale

Figure 1 : Schéma représentant le cycle sylvigénétique théorique des arbres et le cycle sylvicole	25
Figure 2 : Schéma représentant les éléments complémentaires composant la trame des vieux bois favorables au maintien de la biodiversité saproxylique	29
Figure 3 : Diverses photos représentant quelques habitats typiques de nos forêts de plaine	30
Figure 4 : Localisation des deux forêts principalement étudiées	41
Figure 5 : Répartition des classes d'âges des différents peuplements feuillus (essentiellement du chêne) en 2001 en forêt de Tronçais (Allier, Auvergne, tiré de Jarret & Macaire 2012)	42
Figure 6 : Carte de distribution mondiale du Murin de Bechstein (d'après Aulagnier <i>et al.</i> 2013)	45
Figure 7 : Carte de distribution mondiale du Murin de Natterer et formes génétiquement apparentées (d'après Aulagnier <i>et al.</i> 2013)	49
Figure 8 : Carte de distribution européenne de l'Oreillard roux (d'après Aulagnier <i>et al.</i> 2013)	53
Figure 9 : Pylône de surveillance incendie en forêt de Rambouillet, vigie idéale pour la coordination des opérations de télémétrie nocturne sur les chauves-souris en forêt	58
Figure 10 : Poste fixe de coordination des opérations de télémétrie, avec une antenne fixe 4 éléments, une carte de la zone d'étude, et tous les outils indispensables à la télémétrie	70

Chapitre 1 : Sélection des arbres-gîtes selon le statut des individus

Figure 1 : Distribution des arbres-gîtes de trois espèces de Chiroptères forestiers en forêt de Rambouillet (sites : Charmoie, Etang Rompu, Pecqueuse, Plainvaux) et de Tronçais (sites : Plaix, Saloup et Vernigeole) réalisée à l'aide d'une ACP sur les variables quantitatives (représentation des axes 1 et 2) selon les sites et le statut des individus	81
Figure 2 : Estimation du seuil calculé par partitionnement récursif (Hothorn <i>et al.</i> 2006) pour les variables auxquelles répondent les femelles gestantes de <i>M. bechsteinii</i>	83
Figure 3 : Estimation du seuil calculé par partitionnement récursif (Hothorn <i>et al.</i> 2006) pour les variables auxquelles répondent les femelles allaitantes de <i>M. bechsteinii</i> (a à e) ainsi que pour les femelles non reproductrices (f).	84
Figure 4 : Estimation du seuil calculé par partitionnement récursif (Hothorn <i>et al.</i> 2006) uniquement pour les variables explicatives avec un seuil détectable auxquelles les femelles allaitantes (a) et les femelles non reproductrices (b à e) de <i>M. nattereri</i> répondent. Dans les mêmes conditions, une seule valeur de seuil a été trouvée pour les mâles de <i>P. auritus</i> pour le volume de la cavité (f).	86

Chapitre 2 : Comparaison du comportement de fission-fusion entre trois espèces de Chiroptères européens

Figure 1 : Estimation de l'évolution du nombre de cavités utilisées par 19 individus de <i>Myotis bechsteinii</i> en forêt de Rambouillet (site de Pecqueuse)	111
Figure 2 : Estimation de l'évolution du nombre de cavités utilisées par 66 individus de Chiroptères en forêt de Rambouillet, répartis entre 19 <i>Myotis bechsteinii</i> , 17 <i>Myotis nattereri</i> et 25 <i>Plecotus auritus</i>	111
Figure 3 : Nombre de cavités utilisées par les 19 <i>Myotis bechsteinii</i> , 17 <i>Myotis nattereri</i> et 25 <i>Plecotus auritus</i> estimé par CMR sur le site de Pecqueuse (forêt de Rambouillet)	112

Figure 4 : Distributions spatiales de gîtes utilisés conjointement ou exclusivement par différentes espèces (a. : site de Pecqueuse (Forêt de Rambouillet) et b. : site de Saloup (Forêt de Tronçais)	113
Figure 5 : Distributions des valeurs de réutilisation des gîtes IRG pour <i>M. bechsteinii</i> (a), <i>M. nattereri</i> (b) et <i>P. auritus</i> (c) ($p = 0,17$), ainsi que celles du nombre de jours par gîte pour <i>M. bechsteinii</i> (d), <i>M. nattereri</i> (e) et <i>P. auritus</i> (f) ($p < 0,01$) en fonction du statut reproducteur des individus	117
Figure 6 : Relation entre l'indice de sociabilité ou de familiarité (IS) et le taux de partage de gîte pour chaque individu (ISI) ($p < 0,001$), pour les 3 espèces étudiées (33 <i>Myotis bechsteinii</i> Mbe, 17 <i>M. nattereri</i> Mna et 39 <i>Plecotus auritus</i> Paur)	118
Figure 7 : Distribution des valeurs de l'ISI pour les 3 espèces étudiées (a- <i>M. bechsteinii</i> , b- <i>M. nattereri</i> et c- <i>P. auritus</i>), en fonction de leur statut reproducteur	117

Chapitre 3 : Les bois mort, élément structurant le peuplement de Chiroptères en forêt ?

Figure 1 : Localisation en France des massifs forestiers échantillonnés pour l'étude de la relation entre Chiroptères et bois mort	134
Figure 2 : Volume total de bois mort mesuré à l'hectare (en m ³), dans 73 placettes en forêt exploitée et 59 placettes en réserve forestière sans aucune intervention sylvicole depuis au moins 30 ans, voire plus de 150 ans	134
Figure 3 : Volume total de bois mort en m ³ /ha (VTBM) pour chaque massif forestier (a) et richesse spécifique en Chiroptères dans les placettes (b) (n = 132 placettes)	135
Figure 4 : Protocole descriptif de l'encombrement horizontal (Htot) et vertical (Vtot) de la végétation	135
Figure 5 : Distribution de la richesse spécifique en Chiroptères sur les 132 placettes de suivi dans six massifs forestiers selon le volume (en m ³ /ha) de bois mort total (V.BMD+V.BMS) (a), le bois mort debout V.BMD (b) et le bois mort au sol V.BMS (c), de la surface terrière des bois vivants G.BV (d), de l'encombrement horizontal Htot (e) et vertical Vtot (f) de la végétation	138
Figure 6 : Estimation du seuil calculé par partitionnement récursif (Hothorn <i>et al.</i> 2006) pour la relation entre la richesse spécifique et V.BMD (en m ³ /ha) ($p = 0,002$)	139
Figure 7 : Estimation du seuil obtenu pour la surface terrière G.BV, le volume de bois mort debout V.BMD et au sol V.BMS pour certains taxons, calculé par partitionnement récursif (Hothorn <i>et al.</i> 2006)	141

Chapitre 5 : Sélection d'habitats forestiers par trois espèces de Chiroptères en activité de chasse : influence du statut des individus

Figure 1 : Exemple de distribution des valeurs obtenues pour chaque variable dans chaque cellule pour le site de Pecqueuse (forêt de Rambouillet)	183
Figure 2 : Exemple de résultats graphiques de la K-select réalisée sur la colonie de <i>M. nattereri</i> , à l'aide du MCPb	185

Chapitre 6 : Comment définir le domaine vital pour des Chiroptères en forêt tempérée de plaine ?

Figure 1 : Variation dans le temps du taux moyen d'autocorrélation au regard du pas de temps entre deux localisations consécutives (en noir) de Chiroptères suivis par radiolocalisation en forêts de Rambouillet et de Tronçais, et moyenne en pourcentage du nombre de localisations récoltées pour l'ensemble des individus sur le total des localisations récoltées au cours du	217
---	-----

suiwi (en blanc), le nombre indiquant le nombre d'individus concernés par les couples de localisations sur le pas de temps décrit, pour les *Myotis* (n total = 60 individus) et pour *Plecotus auritus* (n total = 67 individus). Seuls les individus comptant au moins 20 localisations sont représentés

- Figure 2 : Evolution de la surface des centres d'activité estimée par le Kernel à 50% (en ha) en 1, et des domaines vitaux estimés par le Kernel à 95% (en ha) en 2, à l'aide du facteur de lissage h_{moy} , en fonction d'un nombre de localisations tirés aléatoirement parmi des positions réelles obtenues pour les individus de *Myotis bechsteinii* (a), de *M. nattereri* (b) et de *Plecotus auritus* (c) comptant au moins 70 localisations (jusqu'à 120) 218
- Figure 3 : Evolution de la surface des centres d'activité (en 1) et des domaines vitaux (en 2) estimée respectivement à partir du Kernel à 50% (en ha) et du Kernel à 95% (en ha), à l'aide du facteur de lissage h_{ref} , en fonction d'un nombre de localisations tirés aléatoirement parmi des positions réelles obtenues pour les individus de *Myotis bechsteinii* (a), de *M. nattereri* (b) et de *Plecotus auritus* (c) comptant au moins 70 localisations (jusqu'à 120) 219
- Figure 4 : Représentation possible du domaine vital des chauves-souris forestières, à l'aide de la méthode probabiliste du kernel avec différents facteurs de lissage (h_{ref} , h_{LSCV} et h_{CV} , a) et à l'aide des méthodes par polygone convexe (ici seul l'ICP est représenté en b, le MCP correspondant à l'ensemble des surfaces colorées de l'ICP) 220
- Figure 5 : Formes du DV obtenues par la méthode du Kernel des individus de *M. bechsteinii* FA478 (a : h_{ref} , b : h_{CV}), FA578 (c : h_{ref} , d : h_{CV}) et FA263 (e : h_{ref} , f : h_{LSCV} , g : h_{CV}), puis de *M. nattereri* FJ898 (h : h_{ref} , i : h_{LSCV} , j : h_{CV}). La forme du DV peut varier selon le h choisi 221
- Figure 6 : Comparaison pour *Myotis bechsteinii* (en haut à gauche, n=44), *M. nattereri* (en haut à droite, n=17), *Plecotus auritus* (en bas à gauche, n=63) et *Pipistrellus pipistrellus* (en bas à droite, n=8) des surfaces des DV calculées à partir des méthodes de l'ICP à 95% (icp95), du Kernel à 95% (K95), du Kernel à 95% avec le facteur de lissage h_{moy} (K95m), du MCP (mcp100) et de l'ICP à 100% (icp100), puis des centres d'activité calculées à partir des méthodes de l'ICP à 50% (icp50), du Kernel à 50% (K50) et du Kernel à 50% avec le facteur de lissage h_{moy} (K50m) 223

Chapitre 8 : Quelle est la détectabilité des Chiroptères étudiés à l'aie de la détection ultrasonore en forêt ?

- Figure 1 : Evolution de la richesse spécifique en Chiroptères dans le temps (exprimé en minutes) sur un hectare en forêt domaniale d'Ecouves (Orne, France) où 21 points d'écoute de 90 minutes ont été cumulés sur 3 soirées consécutives 265

Discussion générale

- Figure 1 : Distribution des cavités utilisables par les chauves-souris sur le site de Pecqueuse (forêt de Rambouillet) : a. trous de pic, b. fentes 287
- Figure 2 : Exemple de réalisation de la carte des enjeux « Chiroptères » en forêt de Rambouillet, mettant en évidence les sites à enjeux, les corridors et les barrières à la dispersion 293
- Figure 3 : Exemple de stratégie mise en œuvre sur l'un des sites particulièrement étudié en forêt de Rambouillet (Pecqueuse), sur lesquels des parcelles ont montré une forte richesse, mais aussi un risque pour le maintien d'habitats favorables. Des îlots de sénescence ont été mis en place, ainsi qu'un traitement irrégulier sur certaines unités de gestion pour proposer des corridors utilisables par les chauves-souris 294

Remerciements.

Cet exercice est peut-être le plus difficile dans cette thèse, de peur d'oublier tant de personnes ! Parce qu'une thèse, c'est une aventure qui permet de réunir plusieurs personnes autour d'un projet, partagé lors de diverses réflexions, lors de travaux de terrain ou de labos, autour d'une même personne. Dans mon cas, c'est allé bien au-delà. J'ai tenté de me souvenir de tous les instants, de toutes les personnes qui ont joué un rôle éphémère ou bien plus marqué lors de ce travail de thèse qui aura duré plus de 9 ans et demi. Cette thèse, je la vois comme une forêt, comme un peuplement forestier : chaque personne a apporté sa patte, son regard. Tout seul, chaque élément peut se suffire à lui-même, mais tous ensemble, nous avons largement dépassé le nombre d'individus présents pour constituer un peuplement riche des contributions de chacun qui ont enrichi les autres, participant à l'équilibre de « l'écosystème », de la thèse. Plus de 100 personnes ont gravité autour de ce projet, et toutes ont joué un rôle contribuant à arriver au bout. Faut-il parler de « peuplement thésosylvicolo-chiroptérologique ? » Je ne sais pas. Mais je leur dédie donc à tous cet espace, en leur adressant mes plus sincères remerciements. Sans eux, ce travail n'aurait pu aboutir.

Je remercie :

- Mon comité de thèse tout d'abord, avec une mention spéciale à Stéphane Aulagnier. Stéphane, tu me suis 2001, depuis le tout début, tu as cru en moi. Pour mon diplôme EPHE déjà, tu m'as soutenu, malgré les nombreuses difficultés que je rencontrais en dehors de mon diplôme. Et c'est allé au bout. Puis, quand je t'ai proposé la thèse, tu as suivi, tu m'as poussé, tu as été là ! Pendant ces presque 10 ans, il y a eu des hauts, des bas, tu m'as toujours soutenu, tu m'as laissé me poser un peu quelques fois alors que la motivation était dans les chaussettes, mais tu ne m'as jamais abandonné. Et quand je repartais à fond, alors que tu étais sur d'autres projets, et surchargé, j'en suis certain, tu étais à nouveau présent. Puis, j'ai bien du mal à imaginer quelles qualités sont nécessaires pour diriger un thésard loin de soi, qu'on ne voit physiquement qu'une à deux fois par an seulement, et qui est dans son truc. Je crois que j'ai eu de la chance de t'avoir à mes côtés, une chance inespérée d'être épaulé par quelqu'un capable de ne jamais se démotiver et de m'entraîner jusqu'au bout. Je te dis un ENORME MERCI Stéphane. Quelque part, une petite voix me dit que nous n'en resterons pas là... Frédéric Archaux, qui me suis depuis 10 ans maintenant, tant professionnellement que pour la thèse, a joué le rôle de professeur (et ce n'était pas toujours facile), d'ami. J'ai appris énormément de choses à tes côtés (et je sais que ça va continuer, ce qui me ravit). Thomas Cordonnier, d'abord collègue, puis dans mon comité de thèse une fois parti de l'ONF, que ta présence a été précieuse dès le départ. Alain Butet aussi, pour tout ton recul et ton expérience de terrain, pour ton ouverture d'esprit qui m'a éclairé sur de nouvelles disciplines (les micromammifères et l'écologie du paysage). Eric Petit enfin, dont la connaissance sur les Chiroptères est telle qu'on apprend toujours énormément, pour ton recul sur les disciplines traitant de ces espèces, pour ta grande expérience de terrain et ta capacité à transmettre, mais aussi pour ton soutien sur les derniers moments de la thèse : alors que la motivation était au plus bas, tu as su me dire ce qu'il me fallait pour me relancer (d'une certaine manière), au point que je suis convaincu (pour bien me connaître !) que le petit conseil de mars 2014 aura été crucial pour que je puisse terminer. Sans la thèse, nous n'en serions peut-être pas là aujourd'hui. A tous un grand merci.

- Au départ, Christophe Gallemant, qui y a cru, puis l'ensemble de ma hiérarchie ONF (Jacques Le Héricy, Emmanuel Michau, puis Michel Hermeline et Albert Maillet), et l'ensemble de l'équipe de la DEDD, puis de la DERN et enfin de la DFRN, qui m'a soutenu, fait confiance, compensant sur de longues périodes mes phases d'absence me permettant de me concentrer sur la thèse. A ce niveau, la palme revient à Véro ! Elle a peut-être eu le rôle ONF le plus ingrat autour de mon travail, en assumant tous les « trucs chiants » que je n'avais pas le temps de prendre en charge dans mon travail ONF, donc en me libérant d'un fardeau trop pesant à certains moments pour me libérer la tête et me concentrer sur la thèse. J'ai régulièrement exprimé des scrupules à t'entraîner sur cette voie, et tu répondais simplement avec le sourire. Bien plus qu'une aide, c'est une profonde amitié qui s'est exprimée. Puis, ta petite rime du jour en fin de thèse résume ton soutien : « Je finis ma thèse, ça m'apaise... » Et bien c'est vrai !! Merci Véro ! Thomas aussi, l'homme de l'ombre, celui qui a toujours répondu présent à chacune de mes demandes (parfois un peu répétées d'ailleurs, je pense au SIG et aux MMMMMmmmmmmhhhhh GGGGgggrrrrrrr sortant de son bureau par moment à cause de mes demandes farfelues qui entraînaient des buggs de son ordinateur), pour les aspects techniques qui m'empêchaient d'avancer à certains moments clés, puis pour son soutien constant, pour la longue amitié qui nous réunit depuis quelques temps maintenant. Patrice aussi, pour ses conseils récurrents, dont le précieux « Finis ta thèse, c'est le plus important !!!! ». Je ne risquais pas de l'arrêter en cours de route, c'est sûr ! Merci pour ça Patrice, et pour tout le reste aussi. Christophe (Brun), pour ta rigueur et ton amitié, pour tes questions (pas si naïves que ça), qui m'amènent souvent à me replonger dans les bases de la biologie et de revenir sur des points cruciaux qu'on oublie souvent, et ton soutien indéfectible, merci ! Catherine, pour le nombre de fois qu'on a refait le monde ensemble, « on y croit ou pas ? », oui, on y croit ! Merci pour ton amitié et ta complicité toujours si chaleureuse. Christèle, auprès de qui j'aurais tellement appris sur ce qui fait généralement le plus défaut au naturaliste, voire au forestier (alors au forestier naturaliste, je ne vous dis pas !!!!) : la gouvernance et l'acceptabilité sociale des « choses » de la nature comme la biodiversité peut en faire partie, mais aussi le paysage. Anne-Marie, qui a des choses tellement importantes à dire sur l'acceptabilité de nos pratiques forestières par les utilisateurs de la nature en particulier de la forêt (que de débats enrichissants !!!). Sophie Cornu enfin, pour tous les envois de biblio qui m'ont été indispensables tout au long de la thèse, que de travail accompli pour mettre de l'ordre dans tout ça, et répondre à mes urgences même... les WE. Dans certains cas, j'avais des échéances soudaines, et le dimanche, tu m'envoyais des articles : Ô que ta aide a été précieuse ! Pour qu'une thèse puisse se dérouler sans encombre bibliographique, il faut une Sophie Cornu, c'est indispensable ! Merci pour ton amitié !!!!
- Les animateurs de réseau, ô combien spécialistes dans vos disciplines, riches d'expériences différentes. Je retiens surtout nos échanges très perso sur notre métier et nos missions, et nos liens si forts d'amitiés à refaire le monde (hein Jean-Christophe), à observer le monde (hein Cédric et Pascal), voire à l'autre bout du monde (hein Thierry). Là encore, nos relations vont au-delà d'une relation professionnelle, et votre amitié m'a toujours été indispensable. Surtout, ne pas oublier le chemin parcouru, bien plus important que les difficultés qu'on a pu rencontrer. Et là, un grand merci à Thierry, bien plus qu'un ami, dont le parcours aura été exemplaire pour moi. Un vrai guide...

- Les azimutés (ils se reconnaîtront), particulièrement Quentin, Léa, Richard, Simon et Catherine, mais aussi Fiona, Xavier, Julie (petite mention pour ton aide précieuse, ton expérience de thésarde et tes connaissances qui s'approfondissent chaque jour sur les chiros) et Sophie, car sans vous, tout ce temps de terrain n'aurait pu aboutir à toutes ces données. La télémétrie, je vous la dois. Je cherchais à localiser des chauves-souris, j'ai gagné des amis d'une extraordinaire complicité. Je ne saurais aller plus loin, l'émotion est là. Un grand merci. Merci aussi à Pascal Giosa et Rémi Grignon, même chose, votre amitié et votre présence sur le terrain aura été totalement indispensable. Puis, au total en près de 1300 heures passées ensemble sur le terrain de nuit, ça laisse des traces !!!!!

- Tronçais, ça a aussi été un accueil tellement chaleureux de la part de la famille Mazur, qui a vécu mon quotidien solitaire lors des nombreuses descriptions de gîtes et d'habitats de chasse, et qui m'ont fait profiter de conditions exceptionnelles pour l'intendance de l'étude (pendant environ 15 semaines, quand même !), été comme hiver, avec des bons petits plats, puis une solide amitié : merci à vous Caro et Jérôme !

- Le réseau mammifères de l'ONF, en particulier certaines personnes, qui m'ont notamment fait avancer : Fred, qui m'a secondé au point de me libérer de certaines obligations matérielles, me laissant l'esprit libre et du temps pour me consacrer à cette thèse (et vers la fin, qui a assuré plus que les aspects purement matériels !!! C'est un accompagnement de tous les instants tout au long de cette thèse que j'ai eu, quelle chance j'ai de t'avoir comme ami !). Olivier et Sébastien, pour tous les échanges sur ce thème, toujours pleins d'idées et de questions qui m'ont aussi grandement fait avancer, Sébastien qui d'ailleurs, devient un statisticien spécialisé sur les mammifères (merci pour tes scripts R, et un énorme merci pour toutes tes suggestions méthodologiques, pour ton soutien tant personnel que statistique (qu'aurais-je fait sans toi dans ma dernière ligne droite ?!!!) et ton amitié très précieuse), Thomas, pour tous les échanges techniques, les idées très novatrices, Bruno et Philippe, pour l'expérience qui ramène toujours la théorie à la connaissance naturaliste et à la « vraie vie » des « bestioles » que j'ai étudié (rien de tel que le terrain, quand même... !), et tous, Rose (avec une mention spéciale pour tellement de très très bonnes raisons, hein « *ma Rose...* »), Franck, Jean-Christophe (merci mon pote !!!), Dominique, Isabelle, Pierre, Guy, Thierry, Cyrille, Eric, Damien, Stéphane, Alice, Pascal, Stéphane, Jean-Claude, Benoît..., pour leur humanité, leur sincérité, leurs encouragements abondants, leur amitié, et surtout, pour leur complicité au quotidien : une aventure humaine exceptionnelle et inoubliable ! Merci à tous !

- Merci à Michel Barataud et Sylvie Giosa, pour leur amitié avant toute chose, mais aussi pour leur aide sur le terrain, pour tous les échanges profonds en amitié et sur les thèmes qui nous intéressent tant (la liste serait difficile à établir). Et pour votre aide sur les chiros, les relectures, les éclairages méthodologiques et écologiques ou biologiques. Cette thèse n'aurait pas été la même sans vous, très clairement. Merci d'être là.

- Plusieurs personnes ont aussi été essentielles tout au long de ce circuit semé d'embûches, surtout en stats : Benoit Pisanu (le domaine vital n'a plus de secret pour moi, mais bien au-delà, tous

nos échanges m'ont éclairés tout au long des analyses, ta présence a été particulièrement précieuse, merci l'ami !), Clément Calenge (et tout devient clair !!!!!), Nicolas Morrelet, Christophe Bouget (que nos échanges et ton soutien sont précieux), Yoan Paillet (merci de coordonner GNB, programme ô combien important pour tant de raisons), Jean-Yves Barnagaud et Christian Kerbirou. Tous ont su m'apporter le petit truc qui évite (entre autre) de perdre un an à cause d'un script R pas si simple à décoincer ou parce que je suis une bille en stats !!! De même, merci au Comité Scientifique des Réserves Biologiques de Rambouillet, au CSRPN et à la Commission Faune du CNPN pour tous les échanges si nombreux qui me font évoluer au quotidien dans ma démarche scientifique et mon approche de la biodiversité et de la nature dans notre Société. Merci aussi à Katia Bresso et Dorine Pasqualini pour les vérifications de l'Anglais.

- Un grand merci aussi à Jean-Louis, Christie puis Laure-Anne, déjà pour votre présence et votre amitié, mais aussi pour m'avoir permis de squatter votre espace ces derniers mois et me permettre de finir la rédaction au calme !
- Merci aussi à certains auteurs, qui m'ont éclairé certains soirs, ou qui m'ont donné des espaces de liberté ou des « respirations » au milieu des longues phases de rédaction. Je pense en particulier à Sylvain Tesson, David Gemmell, Dan Simmons (terrible !!!), Nelson Mandela (qui connaît particulièrement la valeur des espaces de liberté ! Le mien fut bref et très enrichissant), Homère, et plein d'autres encore...
- Merci aussi à M03333, simple numéro d'inventaire donné à mon Latitude D250, mon « Dell », qui m'a accompagné pendant tout ce long périple ! Il m'aura accompagné pendant 8 années de dur labeur (et il aura tout fait, je vous assure, même pris du café à défaut de le faire !!!). D'ailleurs, je me demande si ce n'est pas plus sa thèse que la mienne (non, je blague...). Mais on s'est mis d'accord pour la partager, ce qui me va bien aussi. Et il y a aussi P60532, le petit dernier, d'une exceptionnelle puissance qui m'a été plus qu'indispensable sur la dernière ligne droite (on oubliera facilement celui qui a succédé à M03333 pendant 6 mois !).

Puis, il y a tous les autres, qui ne voient pas leur nom ici, mais dont le soutien reste gravé. Merci !

Et un énorme merci à Marylin (capturée au bout de la route Monnereau), Gertrude, Titou, Princesse Leila, Martine, Carla, Tatoune, Louise, Mandoline, Gaston et... Albert (le Bechstein), ces 136 chauves-souris qui ont dû subir bien des tracasseries par ma faute (et sous le regard complice des azimutés !!). Mais je crois que si elles savaient à quoi ça va servir maintenant, elles me pardonneraient (enfin, j'ose le croire...).

Je termine avec deux mentions spéciales ces longs remerciements :

La famille Témoin, tous, par votre complicité, votre amitié, votre familiarité, votre présence au quotidien (quelle famille), vous aurez juste été indispensables, et pas seulement pour la thèse, mais pour tout ! J'ai souvent eu l'impression de vous voler du temps, mais vous avez toujours été présents. Jean-Luc en particulier. Je crois que je n'ai pas besoin d'en écrire plus, tout est dans le regard, notamment ! Je vous en suis infiniment reconnaissant.

Enfin, merci à toi Hélène. Je termine par toi, mais c'est aussi peut-être parce que c'est avec toi que l'émotion est la plus grande, dans le partage autour de ce lourd travail, de « notre » thèse. Sans ton soutien quotidien, tant matériel qu'humain, sur la fin de cette thèse, je ne sais pas si j'aurais autant gardé l'enthousiasme nécessaire pour aller au bout. Sans tes encouragements aux moments difficiles (et il y en a eu), aurais-je gardé l'influx indispensable ? Je ne sais pas. Quoi qu'il en soit, je partage les honneurs d'en terminer et de la réussite de la soutenir à tes côtés. Et ces mots sont si faibles en comparaison de ce que tu m'apportes au quotidien. Merci ! Merci aussi à toi Sarah, qui m'a accompagné devant l'écran lors de certaines nuits de fin 2013, car cette thèse nous aura volé un peu de temps, ô combien précieux. Que tes sourires sont sources d'inspiration !...

Préambule : à la naissance de cette thèse...

La forêt déchaîne les passions, parce qu'elle fournit des produits (le bois, le gibier...), parce qu'elle est ressource et que les hommes ont besoin d'elle aujourd'hui, dans une société qui en demande toujours plus aux individus, qu'elle procure un bien-être recherché par des populations de plus en plus urbaines (chacun y trouve ses sources de contentement), parce qu'elle protège nos sols, notre ressource en eau potable, nos paysages, notre biodiversité, parce qu'elle est l'héritage d'une histoire souvent conséquente pour nos générations, avec un patrimoine culturel et paysager très chargé. Parce qu'il est attendu qu'elle nous aide à nous adapter aux grands changements à venir, principalement liés à ce que nous faisons de notre planète depuis si longtemps. Parce qu'on attend aussi d'elle qu'elle compense les problèmes d'aménagement du territoire, avec la disparition progressive d'espaces dédiés normalement à de nombreuses activités non forestières (on demande aujourd'hui au forestier de mettre en place des dispositifs pour la conservation des espèces de milieux ouverts qui ne trouvent plus suffisamment d'espaces attractifs hors forêt !). Ces attentes ont engendré une forme de schizophrénie sociétale autour de la forêt, et c'est encore le cas aujourd'hui. Rien que pour la biodiversité par exemple, comment concilier sur un même espace, conservation de surfaces conséquentes pour le maintien de la biodiversité saproxylique, aggrandissement des zones ouvertes pour favoriser les espèces de milieux ouverts en manque d'habitats favorables hors forêt, et alimentation de la filière bois avec une demande croissante en bois ? Pas simple du tout ! Pourtant, ces objectifs perdurent... Ainsi, la forêt a concentré de riches débats depuis quelques années, le Grenelle de l'Environnement ayant particulièrement révélé ces passions, stigmatisé les attentes des uns et des autres. Toujours est-il que certains comptent sur la forêt pour apporter quelques solutions au problème de l'alimentation de notre société aux ressources plus naturelles que les énergies fossiles dominantes actuellement. Pourtant, comment concilier cet objectif avec le souci de préserver nos paysages et le bon équilibre forestier ? Comment s'assurer de la pérennité du « bon » fonctionnement des écosystèmes forestiers ?

Ces questions habitent le forestier en permanence. Le principe de la multifonctionnalité forestière est né de ces différentes demandes sociétales, le forestier s'en faisant le garant. Et les évolutions de la gestion forestière ont été extraordinaires depuis plus de 20 ans, avec notamment l'intégration de deux mots, deux principes, qui n'étaient pas coutumiers dans le vocabulaire du forestier : biodiversité et paysage. Néanmoins, certaines inquiétudes subsistent. Est-il possible de concilier tous ces enjeux dans une même forêt ?

Fin 1998, alors que j'étais fraîchement sorti d'un BTS Gestion et protection de la nature, l'Office national des forêts de Rambouillet m'a proposé de réaliser certains inventaires écologiques, avec l'objectif d'enrichir les connaissances du massif et d'alimenter les réflexions du gestionnaire. Sur le principe, cela m'a paru facile, évident. Parmi les groupes à étudier, les Chiroptères prenaient une place de marque : espèces prédatrices, elles reflètent l'état de notre environnement. Ainsi, une liste de ces espèces sur un site peut fournir un bon état des lieux de la qualité de notre environnement, et pour le gestionnaire, de sa gestion. Ce groupe est d'autant plus important pour la forêt qu'on sait (aujourd'hui seulement) que les interactions sont nombreuses et que ces Mammifères jouent un rôle très important de régulateur de pullulations d'insectes dits « ravageurs ». Mais à cette époque, que faire d'une liste d'espèces, alors que les connaissances sur les liens entre ces espèces et la forêt étaient presque inexistantes, même outre-Atlantique, où les moyens sont bien plus importants qu'en Europe ? La réponse est tombée comme un couperet : rien ! Il a depuis lors fallu être inventif, persévérant, créer des collaborations (le réseau Mammifères de l'ONF est né des échanges ô combien nombreux et riches avec

d'autres forestiers soucieux de préserver la biodiversité forestière), puis monter des programmes de recherche pour mieux connaître. Si des études ont vu le jour un peu partout en Europe depuis lors, leur applicabilité dans la gestion n'a pas toujours montré une trajectoire évidente...

Ainsi, je me suis d'abord intéressé au risque qu'un forestier avait d'exploiter des arbres-gîtes de chauves-souris en forêt lors des martelages, toutes espèces confondues. Cette étude m'a paru essentielle, car finalement, au regard de tout ce qui est demandé au gestionnaire, vu tous les enjeux, mener une gestion avec un minimum de risques pour la biodiversité est compliqué. Ainsi, mon objectif était de définir une méthode simple permettant d'identifier ce risque pour les arbres-gîtes à chauves-souris. Ce travail a fait l'objet d'un mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes soutenu en 2005. Mais il s'est avéré bien insuffisant. Encore fallait-il comprendre toutes les interactions liant ces espèces à la forêt, et leurs réactions à la gestion forestière, en ne se limitant pas aux seuls gîtes. Si l'arbre-gîte compte, il ne représente finalement pas grand-chose par rapport à tous les besoins de ces espèces à l'échelle du domaine vital d'une colonie. Suite à ce mémoire, une évidence : poursuivre. Continuer à apporter des réponses aux gestionnaires, être plus précis. Changer d'échelle. Comprendre le plus finement possible la façon d'intégrer efficacement ces espèces dans tous les maillons de la gestion, avec en filigrane l'idée de concilier les objectifs de la gestion forestière et sa multifonctionnalité, qui est le fondement même de la gestion forestière contemporaine. Même si ce but pourrait sembler accessoire au biologiste de la conservation, le facteur humain, social (pour ne pas écrire sociétal), doit rester au cœur d'une telle réflexion. Sans acceptation de la part du principal destinataire, sans implication de sa part tout au long d'un tel travail, cet objectif est vain, aussi bons soient les résultats et puissantes les analyses statistiques ! Je m'y suis attaché, en publiant certains résultats tout au long de la thèse, notamment dans des revues forestières, en travaillant avec des collègues forestiers pour que mes préconisations soient mises en œuvre dans les forêts étudiées, en réalisant des tests de gestion et en les suivant pour vérifier certaines hypothèses de conservation, en réalisant de nombreuses formations à destination des forestiers bien sûr, mais aussi de naturalistes dont les connaissances sur le lien entre la forêt et les chauves-souris ne sont pas toujours si claires alors qu'ils ont un rôle fondamental à jouer pour relayer ces informations auprès d'autres gestionnaires forestiers.

Cette thèse, prise en charge en partie par l'ONF est le fruit d'un travail personnel très conséquent, l'aboutissement de toute cette réflexion. Si je n'ai pas la prétention d'apporter toutes les réponses, j'ose simplement croire que ce travail de longue haleine, difficile, qui a demandé de l'endurance (sur presque 10 ans), apportera néanmoins des solutions et des éléments nouveaux intégrables à la gestion forestière, que ce soit par le gestionnaire de terrain ou par le planificateur, l'aménagiste. Faire partie de la « boutique » ONF est probablement le meilleur vecteur pour transmettre toutes ces informations. Aujourd'hui pourtant, je considère que les résultats ne m'appartiennent plus, ils sont offerts aux forestiers, mes collègues. Ils méritent tant qu'on valorise leur travail si complexe qui doit concilier tous les enjeux. Je leur dédie ce travail, je leur lègue ces nouvelles connaissances. Qu'ils en fassent le meilleur usage possible...

Laurent TILLON, Juillet 2015

Introduction générale

« Ce qui doit d'abord être démontré ne vaut pas grand-chose. »
Nietzsche, *Le Crépuscule des Idoles*

*« Ce qui peut être compté ne compte pas toujours,
et ce qui compte ne peut pas toujours être compté. »*
Albert Einstein

Introduction générale

1. La gestion forestière et la biodiversité

1.1. Le contexte, les enjeux

En France métropolitaine, la forêt couvre près de 15 millions d'hectares, soit environ 30% de sa surface, faisant de notre pays le troisième domaine forestier en Europe. Dans son Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France, Vallauri (2003) insiste sur la qualité de ce patrimoine pour la France : *« Si la valeur économique de ces forêts est inégale, en revanche son intérêt biologique est d'une exceptionnelle diversité : à côté d'une dominante de forêts némorales, la France réunit des forêts tropicales, méditerranéennes et alpines, d'une importance considérable pour la biodiversité nationale, européenne, et mondiale au travers des territoires d'Outre-mer. Ce patrimoine national est riche de plusieurs dizaines de milliers d'espèces animales et végétales, dont une part significative sont des espèces endémiques du territoire national. »* Le lecteur de cet ouvrage peut ainsi prendre toute la pleine mesure de l'enjeu autour de l'avenir de nos forêts. D'ailleurs, cet auteur ajoute : *« Cette situation est une source considérable de richesses pour la France, mais lui donne également une forte responsabilité dans la gestion et la conservation durable des forêts ».*

Patrimoine naturel, culturel, historique, archéologique... les amoureux de la forêt ne tarissent pas d'éloge pour qualifier l'importance de la forêt dans nos paysages. Pourtant, selon certains auteurs, ces richesses, ô combien fragiles, seraient en danger : ce milieu dont le caractère « naturel » dépendrait de la pression exercée par l'homme, verrait son fonctionnement quelque peu altéré lorsque l'empreinte du sylviculteur devient trop importante (Vallauri 2003; Vallauri *et al.* 2005). Entre utilisation de la forêt et des espaces naturels et agricoles pour alimenter les besoins de l'homme (en bois notamment) et naturalité, les choix éthiques de l'utilisation de la nature font débat (Génot 2005; Schnitzler *et al.* 2008). Ce phénomène semble s'accélérer avec la montée en puissance des enjeux internationaux sur la fixation du carbone, nécessitant de consacrer des espaces forestiers à la production de bois à courte révolution pour le chauffage notamment. Ces pratiques impliquent un impact négatif sur la biodiversité face aux enjeux économiques (Caparrós & Jacquemont 2003). Pourtant, où fixer les limites, entre naturalité et exploitation d'une ressource naturelle comme le bois, dans le contexte actuel d'évolution du climat et des changements globaux (notamment avec l'augmentation de la population mondiale et des besoins en ressources naturelles associés) ? Le législateur français apporte quelques éléments.

Dans son Livre 1^{er} : Dispositions communes Titre 1 : Principes généraux, le Code de l'Environnement (Partie législative) pose clairement la nécessité de protéger notre bien commun qu'est la nature :

« I - Les espaces, ressources et milieux naturels, les sites et paysages, la qualité de l'air, les espèces animales et végétales, la diversité et les équilibres biologiques auxquels ils participent font partie du patrimoine commun de la nation.

II. - Leur protection, leur mise en valeur, leur restauration, leur remise en état et leur gestion sont d'intérêt général et concourent à l'objectif de développement durable qui vise à satisfaire les besoins de développement et la santé des générations présentes sans compromettre la capacité des générations futures à répondre aux leurs. » (Article L110-1, modifié par [LOI n°2012-1460 du 27 décembre 2012 - art. 1](#)).

Ainsi, même si l'évolution de nos besoins implique une exploitation de la ressource bois, il apparaît nécessaire d'en limiter l'utilisation afin d'assurer aux générations futures la possibilité d'en profiter, tant pour le bois que pour les activités récréatives (Vallauri 2003). La gestion forestière est donc par essence l'étude du compromis permanent, visant à exploiter les forêts pour en tirer des ressources essentielles dans notre vie quotidienne (chauffage, ameublement, papier, etc.) tout en maintenant le bon fonctionnement de l'écosystème forestier. Otto (1998) rappelle d'ailleurs au forestier que l'essentiel en forêt consiste avant tout à la préservation de son bon fonctionnement, s'il veut être capable de restaurer des stades antérieurs à toute artificialisation. Or, l'exploitation d'un arbre entre fondamentalement en contradiction avec le maintien de la biodiversité qui lui est associée, puisqu'il est exploité alors qu'il allait produire les micro-habitats hébergeant la plus forte biodiversité saproxylique, au tiers de son âge théorique (figure 1). Ainsi, il apparaît aujourd'hui évident pour le forestier que sa gestion doit se rapprocher des fonctionnements naturels pour que l'exploitation qu'il fait de la ressource bois soit la plus durable possible, mais aussi pour que l'écosystème forestier conserve résistance et résilience et qu'il puisse se renouveler. La biodiversité y joue alors un rôle essentiel, voire vital. La biodiversité est-elle devenue la priorité du gestionnaire forestier ? A cette question, Rameau (2001) rappelait qu'elle se plaçait plutôt comme une fonction indispensable au fonctionnement de l'écosystème forestier.

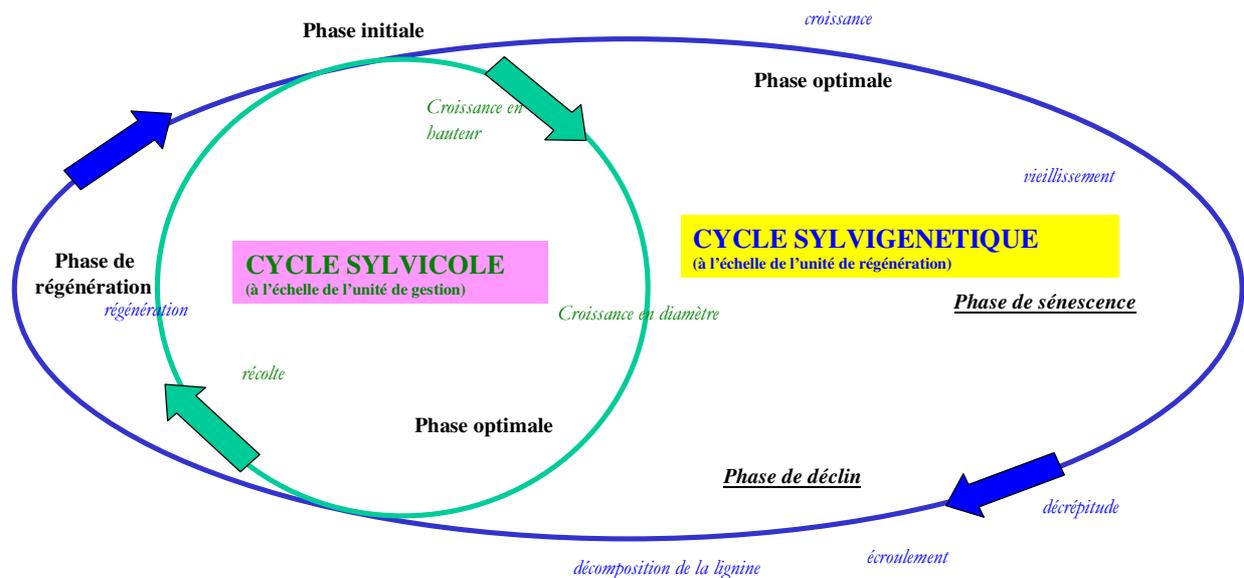


Figure 1 : Schéma représentant le cycle sylvigénétique théorique des arbres et le cycle sylvicole, qui tronque les phases de vieillissement et de dégénérescence favorisant la biodiversité saproxylique. Ainsi, l'exploitation d'un arbre au tiers de son âge théorique limite sa capacité à héberger la biodiversité forestière associée (tiré de Biache *et al.* à paraître).

1.2. Des sylvicultures.

Pour gérer la forêt selon un programme d'action établi et réfléchi, encore faut-il se doter d'outils permettant de le mettre en œuvre. C'est le rôle de la sylviculture. Mais ce n'est qu'un outil. La sylviculture n'est qu'une méthode permettant de donner une trajectoire à un espace de forêt, selon des protocoles et des cadres bien délimités (Lanier 1994).

Parmi les sylvicultures, deux grandes familles de traitement ont tendance à s'opposer : le traitement régulier et le traitement irrégulier (Carbiener 1995). Le premier consiste à produire des forêts simplifiées dont tous les arbres d'une même unité de gestion ont le même âge. Le traitement régulier amène donc un peuplement forestier à traverser divers stades : le semis, le fourré, le gaulis, le bas-perchis, le haut-perchis, la jeune futaie, la futaie adulte et la vieille futaie. Au stade de la vieille futaie, des coupes de régénération sont organisées pour entamer progressivement le renouvellement du peuplement (soit par voie naturelle, soit par plantation), jusqu'à la coupe définitive que certains apparentent à la coupe à blanc (Carbiener 1995). Par opposition, le traitement irrégulier met en place des futaies dans lesquelles des arbres de tous âges et de plusieurs essences (en général) sont laissés en place. Ces deux grandes méthodes de gestion forestière entraînent des manières de voir la forêt totalement différentes, entre une approche ayant tendance à modéliser la forêt pour en maîtriser la trajectoire de production de la ressource en bois, et une approche plus naturaliste qui pourrait être basée sur le fonctionnement naturel de l'écosystème forestier nécessitant un contact plus intime entre le forestier et sa forêt (Carbiener 1995; Vallauri *et al.* 2005). Ces quelques mots pourraient laisser penser que nous avons déjà pris parti pour le traitement de type irrégulier. Néanmoins, chacun de ces deux traitements présente des risques pour la biodiversité. Si en effet la futaie régulière offre des sylvofaciès et un suivi très simplifié de la forêt (Carbiener 1995), laissant selon certains peu de place à la nature (Génot 2005), la futaie irrégulière présente aussi certains risques, en oubliant de laisser du bois mort et des arbres à cavité, en limitant le diamètre d'exploitabilité à des âges des arbres inférieurs à leur âge adulte réel (par exemple, c'est bien après 250 ans qu'un chêne *Quercus spp.* devient vraiment adulte, Otto 1998), voire en favorisant le mélange d'essences avec des espèces introduites à fort coefficient de production. De plus, le caractère plus « naturel » de la futaie irrégulière n'est éût-être pas toujours si évident (notamment dans les régions du monde où le régime de perturbation naturelle conduit à une régénération uniforme sur de grandes surfaces, comme c'est le cas après le passage de feux. Dans les deux cas, laquelle de ces sylvicultures est la « moins pire » pour la biodiversité ? Quelles mesures deviennent alors nécessaires pour le maintien de la biodiversité forestière ? La réponse apparaît complexe. Quoi qu'il en soit, dans les forêts publiques, ce sujet se concentre essentiellement autour du traitement régulier qui est devenu le cadre classique de la gestion forestière, notamment dans les grandes forêts de production d'héritage royal en plaine (Lanier 1994). Toutefois, pour citer Carbiener (1995) à propos de la futaie régulière : « *l'ordre est un grand ennemi de la forêt et un non-sens écologique. L'ordre apparent est en réalité signe de fragilité, de déséquilibre et de pauvreté, de désordre en quelque sorte* ». Ainsi, il convient de s'interroger sur l'avenir de la biodiversité dans ces forêts et sur les moyens qui permettraient de se soustraire à cette vision finalement sombre de ces modes de sylviculture. Néanmoins, pour répondre à ces questions, encore faut-il connaître la biodiversité de nos forêts et ses relations à l'écosystème (Rameau 2001).

1.3. La biodiversité en forêt.

Comment caractériser la biodiversité en forêt après ces quelques éléments introductifs ? Nombreux sont ceux qui en ont donné une définition (intégrant les différents niveaux : génétique, individu, population, peuplement, écosystème...), qui ne seront pas forcément reprises ici. Néanmoins, il s'avère que la forêt propose aujourd'hui des habitats finalement peu modifiés parmi ceux de nos paysages, avec des micro-habitats diversifiés en grand nombre. Une biodiversité très riche en dépend, avec des milliers d'espèces de flore et de faune (Deconchat & Balent 1996; Otto 1998; Schnitzler-Lenoble 2002; Dajoz 1998; Gosselin & Laroussinie 2004). Sans que les politiques publiques aient abandonné les enjeux de conservation de la biodiversité dans tous les espaces de nos paysages, il n'en reste pas moins que la grande richesse biologique des forêts appelle la société, donc le forestier, à s'interroger sur le rôle que ces espaces doivent jouer pour la conservation de la biodiversité (Deconchat & Balent 1996; Rameau 2001; Génot 2003). Quoi qu'il en soit, le forestier a bien connaissance des enjeux de conservation qui pèsent sur ses épaules et sait qu'il a un rôle majeur à jouer pour le maintien de certaines espèces dans certaines régions de France (Trouvilliez 2001; Mortier & Drapier 2005). Deux valeurs ont de quoi interpeller le forestier : pour la France, la forêt couvre 66% du nombre d'habitats que l'on trouve dans la classification européenne CORINE Biotopes et pas moins de 90% des habitats d'intérêt communautaire de la Directive Habitats-Faune-Flore n°92/43 (Rameau *et al.* 2000). Dans un tel contexte, la biodiversité forestière ne peut être que riche et la responsabilité du gestionnaire particulièrement élevée. Pourtant, la caractériser reste difficile, tant les interactions à tous les niveaux (écosystémiques, communautaires, spécifiques et génétiques) sont nombreuses (Carbiener 1995; Otto 1998). Ainsi, nombreux sont ceux qui ont tenté d'évaluer la gestion à travers le filtre de la biodiversité, mais en s'appuyant sur des méthodes très coûteuses difficilement généralisables (par l'inventaire des espèces dans la plupart des cas). Depuis quelques années, les gestionnaires utilisent un outil d'évaluation indirecte et composite développé par la forêt privée, visant à évaluer la biodiversité potentielle présente à l'échelle des peuplements forestiers, selon différents critères écologiques, de continuité, de maturité et de complexité structurelle (Larrieu & Gonin 2008). Si cette méthode a fait l'objet de quelques critiques, elle présente le grand avantage de fournir un état des lieux global à un instant *t* permettant au gestionnaire d'évaluer la capacité d'accueil de sa forêt pour la biodiversité, et pourquoi pas, de réorienter sa gestion par des mesures plus favorables.

1.4. Quelles mesures en faveur de la biodiversité en forêt publique ?

1.4.1. Eléments de contexte.

D'une situation de monopole, la gestion forestière a évolué, avec l'émergence de la multifonctionnalité. Pour qu'elle se rapproche des attentes de la société, cette dernière s'est munie d'indicateurs lui permettant de suivre dans le temps les évolutions tant des forêts dont elle a la responsabilité que des enjeux de société (Bernard 2006). L'objectif est assez simple : retirer de la forêt des ressources sans pour autant nuire à son fonctionnement, au moins de manière durable. Ainsi, la gestion forestière a aujourd'hui le souci d'intégrer tous les aspects de la gestion, notamment la préservation de la biodiversité (Rameau 2001). Pour preuve, dans la gestion des forêts publiques, l'évolution des cadrages apportés à la gestion sur la biodiversité n'a cessé d'augmenter depuis la Conférence de Rio de 1992 : Instruction sur la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière de 1993, Instruction sur les Réserves Biologiques de 1998 (avec des réserves biologiques intégrales laissées à l'évolution

naturelle de la forêt et les réserves biologiques dirigées dont les actions de gestion ont pour but premier de maintenir voire d'améliorer la situation de la biodiversité forestière, principalement pour les espèces les plus rares), Instruction sur la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière de 2009 (avec l'intégration des enjeux de sites refuge pour la biodiversité, à travers la mise en place de réseaux d'îlots de vieux bois), politique environnementale, et chaque contrat Etat-ONF dont le volet sur l'intégration de la biodiversité ne cesse d'augmenter. En complément, les actions partenariales se sont multipliées, tant avec les structures de recherche qu'avec les associations de protection de la nature, ainsi que l'implication dans les Plans Nationaux d'Action en faveur des espèces menacées et dans les réseaux de sites Natura 2000. Et pourtant, malgré tous ces efforts, des questions restent en suspens : quel est l'état actuel de notre biodiversité forestière ? Toutes ces mesures suffisent-elles au maintien de la biodiversité ? Les indicateurs permettant d'observer l'impact de notre gestion sur la biodiversité montrent-ils les premiers résultats ? Certains d'entre eux sont d'ailleurs souvent critiqués, car ils sont plus des indicateurs d'objectifs que de résultats. Enfin, quelle est la trajectoire actuelle de la biodiversité en forêt, compte-tenu du contexte économique et social qui entoure la forêt ? Autant de questions pour lesquelles les réponses sont bien souvent délicates à formuler (s'il y en a). De plus, les traiter toutes ensemble relève d'une réflexion complexe, qui n'est pas l'objet du présent mémoire.

1.4.2. Quelles mesures pour la biodiversité saproxylique dans les forêts publiques ?

Sont considérées ici comme saproxyliques les espèces qui dépendent directement ou indirectement du bois mort. Ainsi, les espèces qui se nourrissent du bois ou qui vivent (même pour une partie de leur vie seulement) dans une cavité arboricole, même sur un arbre vivant, sont considérées comme saproxyliques (Bouget & Gosselin 2005).

Sans entrer dans une liste très longue (et difficile à lire dans ce document) de mesures favorables à la biodiversité, les divers engagements cités plus hauts concentrent autour d'un même document (l'instruction pour la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière de l'ONF de 2009) l'essentiel du panel de mesures proposées pour assurer la conservation des espèces forestières en forêt. Pour la biodiversité saproxylique, qui nous intéresse en particulier dans ce mémoire, les préconisations principales sont :

- la mise en place d'îlots de vieux bois en forêt, répartis entre des îlots de sénescence pour 1% de la surface forestière domaniale (donc sans exploitation) et des îlots de vieillissement pour 2% de la surface de forêt domaniale (dans lesquels l'âge d'exploitabilité des arbres est repoussé d'un tiers),
- le maintien d'arbres dispersés à conserver pour la biodiversité, entre des arbres vétérans, des arbres à cavité et des arbres morts,
- le maintien de micro-habitats pouvant héberger ces espèces, comme des souches hautes, des houppiers non démembrés (dont la durée de décomposition se trouve allongée), mais aussi d'autres structures comme les accotements herbeux et fleuris (indispensables aux espèces floricoles),
- enfin, la possibilité de favoriser le mélange d'essences (parmi les espèces locales) et la structuration verticale des peuplements.

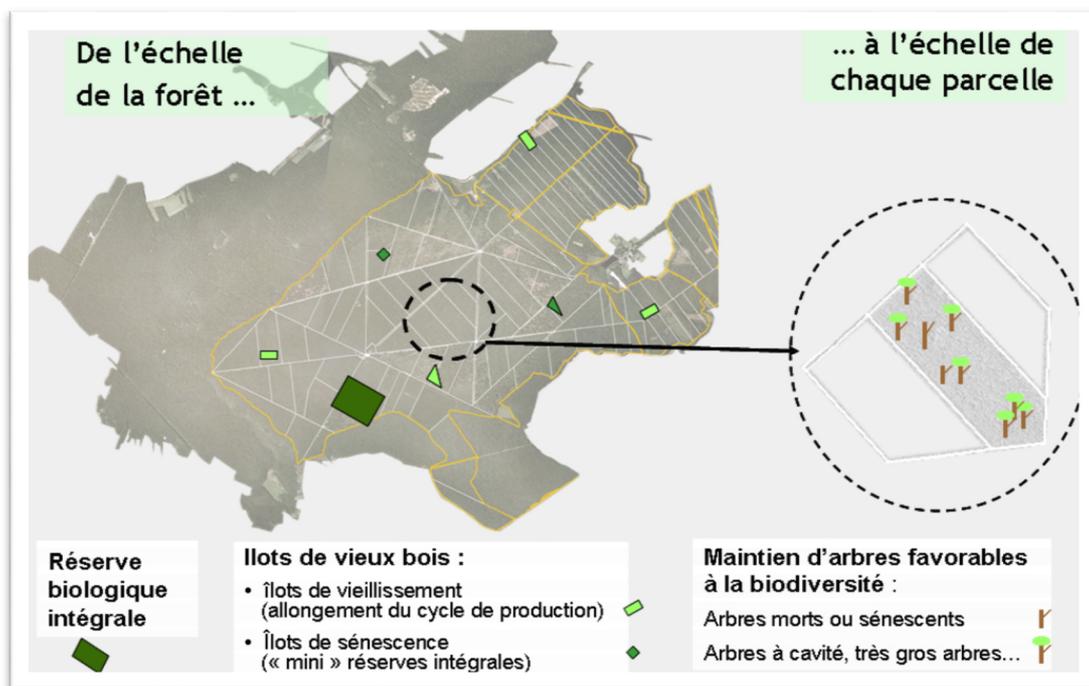


Figure 2 : Schéma représentant les éléments complémentaires composant la trame des vieux bois favorables au maintien de la biodiversité saproxylique, entre les arbres isolés, les îlots de vieux bois de quelques hectares et les réserves biologiques dépassant la centaine d'hectares en général (issu de Biache et al. à paraître).

Ces mesures doivent participer à la conservation de ces espèces en forêt exploitée pour le bois. A ces mesures se rajoute dans certaines forêts (mais à titre relativement exceptionnel) la possibilité de créer une réserve biologique intégrale, témoin de l'évolution naturelle de certains peuplements forestiers, mais aussi espace dédié aux habitats présentés ci-dessus. En théorie, ce dispositif imbriqué doit conduire au maintien des habitats nécessaires à la biodiversité saproxylique (figure 2). Cependant, derrière toutes ces mesures se cachent deux questions de fond que la science n'a pas encore pu éclairer : Combien ? Comment ? En effet, il est facile de doter une forêt d'un réseau de vieux bois (entre des îlots et des arbres vétérans, ainsi que des micro-habitats associés), mais combien en faut-il et comment convient-il de les mettre en place pour s'assurer du maintien de toutes les espèces qui en dépendent ? L'embarras que nous avons de répondre à cette question repose sur la difficulté de mettre en place un dispositif d'observation pertinent et permettant d'apporter des réponses à la fois temporelles (quels pas de temps nécessaires ?) et paysagères (quelle surface pour chaque unité, et quel maillage au sein de la trame forestière ?). Enfin, et ce questionnement n'est pas des moindres ni sans conséquences, est-il possible, dans un système aussi cadré que la futaie régulière, de prendre en compte l'ensemble des espèces qui dépendent des stades âgés, présentant du bois mort et/ou des cavités arboricoles ? Ces questions préoccupent aujourd'hui le gestionnaire.

Ici, nous nous attacherons avant tout à restreindre le débat autour de certains indicateurs directs de résultats concernant la biodiversité, et à comprendre les relations pouvant lier une certaine biodiversité à la forêt, dans un contexte de production de bois, même si les forêts concernées sont aussi des sites d'accueil du public, d'activité de régulation des grands animaux, et de préservation de patrimoines historiques exceptionnels. Améliorer notre compréhension du fonctionnement de l'écosystème forestier reste un objectif difficile à atteindre sans se restreindre à seulement quelques composantes.



Figure 3 : Diverses photos représentant quelques habitats typiques de nos forêts de plaine, des arbres vivants à cavités (fissure sur hêtre vivant, en haut à gauche, et plusieurs trous dont des trous de pics champignonnés et une ancienne blessure en haut à droite) à l'arbre mort au sein d'un peuplement de chêne (en bas à gauche). Ces habitats sont considérés comme particulièrement favorables à la biodiversité saproxylique, contrairement aux forêts résineuses équiennes d'origine artificielle en plaine avec un sous-étage appauvri (en bas à droite ; photos L.Tillon).

2. Gestion forestière et conservation des Chiroptères : des lacunes de connaissance ?

2.1. Les Chiroptères et la forêt : connaissances actuelles.

Les connaissances sur les Chiroptères et la forêt sont récentes. En effet, si quelques auteurs considéraient la forêt comme un habitat refuge (pour ne pas dire « L’habitat refuge ») pour ces espèces à la fin du XXe siècle, ils indiquaient aussi que les connaissances sur les liens avec la forêt étaient plus que fragmentaires (Mayle 1990). Même en Amérique du Nord, où les moyens et les études en forêt étaient bien plus nombreux, des pans entiers de connaissance manquaient pour la plupart des scientifiques, qui devaient se limiter à seulement quelques éléments nécessaires aux Chiroptères (Kalcounis-Rüppell *et al.* 2005). En Europe, jusque récemment, les études se sont concentrées sur la sélection des gîtes (voir bibliographie plus bas). Quelques rares études se sont ensuite intéressées à une espèce, à son comportement ou à la sélection de certains habitats (même si les méthodes utilisées peuvent être dans certains cas contestables), sinon à l’influence de l’organisation de paysages comprenant de la forêt pour expliquer la présence de chauves-souris, à partir de la détection ultrasonore. Même s’il semble que leurs résultats soient discutables au regard des nombreux biais méthodologiques issus de l’utilisation de cette méthode (Tyre *et al.* 2003; Barataud 2012; Skalak *et al.* 2012; Stahlschmidt & Brühl 2012), il s’avère que la présence de forêt influence avantageusement la richesse en Chiroptères (Smith 2006). Finalement, seules quelques rares études ont eu pour objectif de s’intéresser à l’ensemble du cortège d’espèces présentes et à leurs relations avec les habitats forestiers disponibles (Meschede & Heller 2003; Barataud & Giosa 2012; Müller *et al.* 2012; Archaux *et al.* 2013). Cette liste n’est pas exhaustive, mais elle illustre les études qui ont mis en avant des facteurs de sélection d’habitats ou des préférences d’habitats (notamment par une entrée par le régime alimentaire).

Ainsi, passer de ces études à des actions concrètes de gestion conservatoire peut se révéler délicat, surtout si les scientifiques ne sont pas en mesure de connaître parfaitement les relations entre les espèces et leurs habitats (forestiers, de surcroît), mais en plus si les seuils d’habitats favorables sont inconnus. En effet, même si on sait parfois quel élément de la forêt interfère sur la présence d’une espèce, la connaissance de la relation entre un élément structurant la forêt (par exemple le bois mort ou la structure d’un peuplement forestier) et une espèce peut se révéler nécessaire pour impulser des mesures concrètes de gestion conservatoire (Rameau 2001). C’est notamment le cas des Chiroptères : ils utilisent des arbres pour gîter et chassent dans des habitats forestiers pouvant être différents selon les espèces (Meschede & Heller 2003). Mais comment s’organisent ces relations ? Des réponses dépendent les orientations forestières à proposer. Or, elles restent peu documentées.

2.2. Les Chiroptères, de bons indicateurs pour évaluer la qualité de la gestion forestière ?

Les Chiroptères constituent un groupe d’espèces permettant d’aborder la réaction de la biodiversité à la gestion forestière, dans des forêts de plaine en particulier. Ils constituent ainsi de bons bio-indicateurs, par :

- leur positionnement trophique, intégrateur des pressions qui pèsent sur l’ensemble du réseau trophique et sur les habitats,
- les techniques récentes facilitant leur étude et leur suivi en forêt (en particulier la détection ultrasonore et la télémétrie),

- le faible nombre d'espèces (34 actuellement en France, même si ce nombre devrait augmenter à la faveur des études génétiques pan-européennes en cours),
- leur utilisation complexe de la forêt, nécessitant un nombre important de gîtes utilisés, des terrains de chasse aux caractéristiques souvent floues à grande échelle et des corridors de déplacement,
- les connaissances actuelles sur les relations entre les différentes espèces et les habitats constituant nos paysages, démontrant un rôle de refuge très fort de la forêt pour ces espèces et l'ensemble de la biodiversité.

Les Chiroptères apparaissent donc comme de bons supports d'étude pour expliquer en partie les relations entre la biodiversité et la forêt (dans sa composition, sa structure et son organisation à l'échelle du paysage intra-forestier). Pour d'autres espèces pourtant très dépendantes de la forêt, les méthodes d'étude actuelles n'autorisent souvent pas le biologiste à faire des extrapolations à l'échelle du paysage forestier. Parce qu'une même colonie exploite un vaste espace (souvent au-delà de 1 000 ha), les chauves-souris permettent de comprendre des mécanismes écologiques importants pour la conservation des espèces forestières mobiles. Pourtant, dresser le constat d'une relation étroite entre ces espèces et la forêt ne permet pas d'apporter des préconisations concrètes et efficaces pour la prise en compte des Chiroptères dans la gestion forestière. En effet, alors que les colonies arboricoles de ces espèces utilisent de nombreux gîtes, il n'est pas encore possible de fournir des seuils en nombre ou en typologie pour assurer leur meilleure conservation. De même, si beaucoup de ces espèces sélectionnent la forêt pour s'alimenter, nous ne connaissons pas les critères de sélection qui s'opèrent au sein des habitats forestiers disponibles. Enfin, tant pour les gîtes que pour les terrains de chasse, la manière d'organiser la trame des habitats favorables reste peu, voire pas documentée. Il devient alors nécessaire de s'intéresser aux différents compartiments constituant une forêt favorable aux Chiroptères pour aider le gestionnaire à adapter sa gestion afin d'intégrer l'enjeu de conservation de la biodiversité, à travers le filtre « Chiroptères ». C'est l'objet de ce présent mémoire.

3. « Utilisation des gîtes et des terrains de chasse par les Chiroptères forestiers, propositions de gestion conservatoire ».

La biologie de la conservation nécessite une connaissance approfondie de l'écologie des espèces visées par la conservation. Parallèlement, même si les paragraphes qui précèdent sont partiellement accusateurs face à certains modes de gestion et posent question sur la capacité de la forêt à conserver la biodiversité dont les chauves-souris, la forêt est considérée pour beaucoup d'espèces comme une zone refuge face aux pollutions et à des modifications importantes de l'environnement et des paysages, et reste probablement l'habitat le moins transformé dans nos paysages continentaux. C'est entre autres le cas pour les chauves-souris, qui sélectionnent particulièrement la forêt (Meschede & Heller 2003; Tillon 2005a; Tillon 2008), notamment pour s'y réfugier (Mayle 1990; Tillon 2005b). Les connaissances relatives aux chauves-souris en forêt restent encore fragmentaires, même si les études se sont multipliées ces dernières années (Lacki *et al.* 2007b). Pourtant, le gestionnaire forestier a besoin de recommandations précises pour la prise en compte et la conservation des biotopes (arbres-gîtes et terrains de chasse) qu'elles utilisent. Or, actuellement, les outils existants visant la conservation de ces espèces voient leurs résultats encore incertains. Par exemple, le dispositif Natura 2000 tarde à produire des résultats encourageants pour les chauves-souris forestières, comme l'ont montré très récemment Zehetmair *et al.* (2015) sur un réseau européen de forêts de hêtre. Ainsi, vers quelle stratégie de

conservation faut-il aller dans des forêts de plaine principalement destinées à l'exploitation forestière ? Est-ce que la mise en réserve de certains espaces est une réponse suffisante ou nécessaire pour les Chiroptères, comme cela a été démontré pour d'autres espèces (McCarthy *et al.* 2005) ?

Le présent travail vise à identifier (1) les gîtes sylvestres utilisés par les Chiroptères et à comprendre la façon dont ils les occupent, (2) les terrains de chasse sélectionnés, et (3) à rechercher les liens entre les terrains de chasse et les gîtes, pour expliquer l'utilisation de l'espace forestier par ces animaux. L'objectif final est d'en inférer des mesures de gestion forestière conservatoire.

Les critères de choix des gîtes arboricoles et des terrains de chasse dépendent (1) des espèces (morphologie, capacités acoustiques, sociabilité, alimentation...) et (2) des forêts (histoire, naturalité, modalités de gestion, surface, environnement des systèmes forestiers, disponibilité en gîtes et en terrains de chasse...). De fait, afin de mieux circonscrire les questions posées, seulement deux forêts vont être étudiées (forêts domaniales de Rambouillet et de Tronçais). Ces chênaies de plaine sub-atlantique, à vocation principale de production de bois, ont été choisies pour leur représentativité de ce type de forêt, mais aussi parce que les enjeux de production de bois y sont traités diversement. Entre la forêt de Rambouillet périurbaine qui doit fournir une ressource bois continue tout en conservant des paysages forestiers composés d'arbres adultes pour répondre aux attentes du public très nombreux et pour accueillir une biodiversité associée « regardée à la loupe » par de nombreux scientifiques venus de Paris. Et la forêt de Tronçais dont les enjeux de production de bois de très grande qualité atteignent des sommets même si l'exploitation de cette ressource a vocation à rester raisonnable et durable, tant la gestion forestière passée et actuelle produit des bois de très grande qualité technologique fortement recherchée par une filière bois spécialisée. Les autres pôles de la gestion y sont aussi importants : accueil notamment. Les espèces principalement étudiées dans le cadre de ce travail sont essentiellement forestières, tant pour l'utilisation des gîtes que pour la sélection des terrains de chasse : *Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus*.

3.1. Les gîtes comme support indispensable à la vie sociale des colonies : quels enjeux ?

En forêt exploitée pour la production de bois, les arbres disponibles pouvant présenter des cavités utilisables par des Chiroptères sont généralement en nombre réduit, au profit de jeunes arbres vigoureux (Ruczynski *et al.* 2010; Russo *et al.* 2010). Parmi les cavités disponibles, les chauves-souris opèrent globalement une sélection d'un type de gîte limitant la compétition et le risque de prédation. En effet, la plupart des espèces sélectionnent des cavités plus durables et protégées des prédateurs terrestres, principalement des trous de pic ou des fissures étroites sur une partie saine de l'arbre et le plus haut possible, donc sur un arbre vivant (Tillon & Aulagnier 2014). Le gestionnaire se trouve confronté à la difficulté de devoir laisser des individus parmi ces arbres « habitats » pour les espèces protégées, sans pour autant réduire son revenu lié au produit « bois ». Dans un tel contexte, la notion de sacrifice économique prend alors tout son sens. Ceci est d'autant plus vrai que l'apparition d'une cavité sur un arbre est lente, avec moins de 1% des individus de *Quercus robur* âgés de moins de 100 ans possédant une cavité, contre 50% des arbres âgés de 200 à 300 ans et tous les arbres à partir de 400 ans (Ranius *et al.* 2009). Avec l'âge de l'arbre croît la probabilité de présence d'une cavité potentiellement favorable à l'accueil de Chiroptères. S'il veut laisser suffisamment de place à la biodiversité liée aux cavités, le forestier doit donc patienter. Pourtant, plus il patiente, plus le bois grandit et grossit, et donc plus son bois prend de la valeur. Le sacrifice d'exploitabilité en cas de maintien de cet arbre si une cavité favorable apparaît peut alors devenir très élevé. Nous sommes pourtant face à une dure réalité : une

pression écologique élevée s'exerce sur ces arbres, dont l'avenir et l'utilisation par les espèces associées (comme les Chiroptères) sont souvent compromis par la gestion forestière, probablement à cause de préconisations vers le terrain encore insuffisantes ou parce que ces actions sont trop récentes pour être perceptibles, voire mises en œuvre avec peut-être trop de frilosité (Noblecourt 2005). C'est pourquoi de nombreux scientifiques alertent les gestionnaires sur la nécessité d'agir en faveur du maintien de ces arbres, trop peu nombreux en forêt (Vallauri *et al.* 2005).

Face à un tel constat, comment agir pour le maintien des arbres nécessaires aux Chiroptères en forêt ? Dans un premier temps, identifier « l'arbre type » ou « le gîte-type » à Chiroptères devient crucial. Nous avons mené une première étude lors d'un diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes visant à décrire ces arbres et ces gîtes (Tillon 2005b). Parmi les cavités disponibles en forêt, seulement 9% sont utilisées par des chauves-souris, correspondant à 1% des arbres de taille suffisante pour héberger une cavité (Tillon & Aulagnier 2014; Tillon *et al.* 2015). Comme nous l'avons décrit plus haut, les trous de pic et les fentes sur une partie saine des arbres, qui sont donc vivants, sur des arbres feuillus (principalement des chênes) de gros diamètre et de l'étage dominant, sont particulièrement sélectionnés. Sans tenir compte de la présence d'une cavité, ce modèle d'arbre (chêne vivant de gros diamètre et de l'étage dominant) correspond à la plupart des arbres dans les forêts feuillues de production de plaine à partir du stade de la futaie. Cette typologie ne suffit donc pas à éclairer suffisamment le gestionnaire sur la façon de sélectionner les arbres à maintenir pour la conservation des colonies de Chiroptères. De plus, certaines conclusions d'études sur les arbres-gîtes à Chiroptères préconisent de maintenir au moins 10 arbres à cavité par hectare, parfois plus (Meschede & Heller 2003; Lacki *et al.* 2007b). Ce chiffre, en général arbitraire, n'aide pas forcément le gestionnaire s'il ne sait pas quels arbres maintenir parmi ceux qui restent dans une parcelle, d'autant plus quand approche la coupe définitive en traitement régulier (ce qui est le cas en forêt de production de plaine).

Une autre approche consiste alors à s'intéresser au modèle issu de notre étude réalisée en forêt de Rambouillet (Tillon 2005b) et d'identifier les facteurs de sélection des arbres et des gîtes par différentes espèces, en prenant en compte le statut des individus. Les comportements des animaux changent selon les périodes (entre la gestation, la mise bas et l'allaitement), les cavités sélectionnées aussi. Un effet saison et/ou statut des individus a été démontré sur la sélection des gîtes ou dans les comportements sociaux, notamment chez *Chalinolobus tuberculatus* (Borkin & Parsons 2011), *Eptesicus fuscus*, (Willis *et al.* 2006), *Mystacina tuberculata* (Sedgeley 2006), *Myotis daubentonii* (Encarnaçao *et al.* 2005; Lučan & Radil 2010) et *Myotis septentrionalis* (Garroway & Broders 2008). Ces études ont montré que les pressions du milieu affectent d'autant plus les individus que ces derniers subissent d'autres contraintes, comme la reproduction. Ainsi, selon l'espèce et l'état des individus (femelles ou mâles, adultes ou juvéniles, individus reproducteurs ou non), les pressions du milieu diffèrent et les arbres servant de gîtes peuvent alors jouer un rôle majeur pour la conservation de colonies. Dans l'objectif de fournir des consignes claires au gestionnaire sur les arbres à maintenir absolument pour assurer la conservation des Chiroptères forestiers, **nous avons voulu vérifier quels étaient les facteurs de sélection des cavités utilisées par trois espèces arboricoles, *Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus*, en fonction du statut des animaux**, entre les mâles et les femelles, puis au sein des femelles entre les individus reproducteurs (gestants et allaitants) et les non reproducteurs, au sein du modèle pluri-spécifique obtenu en forêt de Rambouillet (Tillon 2005b).

Ce volet sera traité dans le chapitre 1 de ce mémoire : « Etude de la sélection des gîtes arboricoles en fonction du statut des individus pour trois espèces de Chiroptères européens ».

Les cavités sélectionnées favorisent aussi les échanges sociaux très forts entre les individus pour ces espèces (Entwistle *et al.* 1997; Kerth & Reckardt 2003; Kunz & Lumsden 2003; Barclay & Kurta 2007). Les Chiroptères sont fidèles aux gîtes qu'ils connaissent et utilisent. Par exemple, les colonies de *Myotis daubentonii* et *Nyctalus noctula* peuvent utiliser une même cavité arboricole respectivement au moins 11 et 16 ans (Lučan *et al.* 2009). Toutefois, la pérennité des cavités peut être régulièrement remise en question dans les forêts exploitées. La stratégie d'occupation de cavités par les Chiroptères forestiers s'appuie donc sur l'utilisation d'un réseau de gîtes auquel ils restent fidèles (Smith & Racey 2005; Barclay & Kurta 2007; Kerth 2008). Si des individus solitaires ne sont pas contraints et peuvent changer régulièrement de gîte, quitte à ce qu'ils soient éphémères, les colonies de reproduction sont par contre limitées par la taille et le nombre de cavités disponibles dans un secteur donné (Sedgeley 2003; Tillon 2005a). Ainsi, une colonie de reproduction pourrait utiliser plus de 100 cavités différentes en une seule année, comme cela a été montré pour *Myotis bechsteinii* (Kerth & König 1999; Kerth 2008), *Antrozous pallidus* (Lewis 1996) et *Eptesicus fuscus* (Willis & Brigham 2004). La seule étude menée sur le long terme (une rotation annuelle) pour identifier les patrons d'utilisation des gîtes par une colonie de *Chalinolobus tuberculatus* en Nouvelle-Zélande a montré une grande fidélité à la zone de gîtes étudiée, avec plus de 371 gîtes différents utilisés par les 58 individus équipés par télémétrie (O'Donnell & Sedgeley 1999; Sedgeley & O'Donnell 1999; O'Donnell & Sedgeley 2006). Ces auteurs ont montré qu'un nombre insuffisant de gîtes favorables affectait négativement la survie et l'état général des individus de cette espèce (O'Donnell & Sedgeley 2006). Les colonies de reproduction utilisant un espace forestier doivent donc composer avec le nombre de cavités utilisables dans leur domaine vital et leur qualité au regard de la compétition importante pour cette ressource d'une part et du renouvellement des cavités d'autre part, surtout en forêt exploitée (donc avec la disparition des gros arbres porteurs de ces cavités favorables). Compte tenu des relations sociales très développées chez les Chiroptères arboricoles (Kerth 2008), les interactions entre ces comportements et la disponibilité en cavités en forêt sont complexes, mais doivent être comprises du gestionnaire pour une meilleure prise en compte dans la gestion. Nous avons donc complété notre étude sur la sélection des gîtes afin **d'alimenter les connaissances sur les interactions entre les individus au sein de mêmes colonies** pour plusieurs espèces forestières, à la fois **sur le nombre de cavités nécessaires pour une colonie de reproduction et sur la fréquence et l'utilisation des réseaux de gîtes.**

Cette analyse sera présentée dans le chapitre 2 : « Comparaison du comportement de fission-fusion entre trois espèces de Chiroptères européens ».

3.2. Quel rôle du bois mort pour expliquer la sélection d'un habitat de chasse par des Chiroptères forestiers ?

Parmi les différents facteurs pouvant expliquer la sélection d'un habitat de chasse par les Chiroptères, le bois mort constitue un élément prépondérant fournissant jusqu'à 30% des proies potentielles (les insectes saproxyliques) disponibles pour ces prédateurs (Dajoz 1998). Les études récentes visant à définir le lien entre les espèces végétales et animales et la forêt se sont essentiellement orientées vers le bois mort notamment en forêt non exploitée, où les organismes dépendant du bois mort y sont plus riches en espèces (Paillet *et al.* 2009). Qu'il soit debout ou couché, le bois mort en forêt joue en effet un rôle prépondérant pour le maintien de la biodiversité (Jonsell *et al.* 1998; Bunnell *et al.* 2002; Müller *et al.* 2007; Müller & Bussler 2008). Il est souvent considéré par les naturalistes comme un élément déficitaire dans les forêts tempérées gérées pour la production de bois (Vallauri *et al.* 2005), et le fait est que si les scientifiques préconisent le maintien d'une certaine quantité de bois mort à l'hectare en forêt (Anonyme

2005), les seuils proposés sont encore loin d'être atteints sur le terrain (Noblecourt 2005). Ce déficit pourrait alors expliquer l'absence de certaines espèces en forêt. Pourtant, la bibliographie est lacunaire pour ce qui concerne le lien possible entre les Chiroptères et ce compartiment d'habitat. Ainsi, **le bois mort en forêt pourrait-il être un compartiment essentiel aux chauves-souris en forêt ?**

Mesurer le bois mort est extrêmement complexe et long (Bruciamacchie 2005). Avant de nous engager dans une campagne (fort longue !) de mesure systématique du bois mort en forêt pour l'intégrer dans nos analyses de la sélection d'habitat sur quelques espèces considérées comme forestières, il nous a semblé important de **tester son rôle pour les chauves-souris**, à l'aide d'un programme intégrant plusieurs forêts et l'ensemble du cortège de Chiroptères. La détection ultrasonore a alors été nécessaire, alors que le bois mort a été mesuré selon diverses catégories (entre le bois mort debout et le bois mort au sol).

Cette analyse sera présentée dans le chapitre 3 : « Le bois mort, élément structurant le peuplement de Chiroptères en forêt ? »

3.3. Quelle est la meilleure méthode permettant d'analyser les facteurs de sélection d'habitat à l'échelle locale pour des Chiroptères forestiers ?

Même si nos analyses de sélection d'habitats doivent apporter des réponses sur les facteurs de sélection et ainsi renseigner le gestionnaire sur la manière de conduire sa gestion pour conserver les Chiroptères, il n'en reste pas moins que la manière de réaliser ces analyses reste finalement peu testée. Ainsi, la pertinence statistique des études menées sur ce thème pour les Chiroptères peut interpeller le scientifique. Les études d'utilisation et de sélection d'habitat ont connu un fort développement récent (Garshelis 2000; Börger *et al.* 2006; Basille *et al.* 2008). Il a fallu attendre Aebischer *et al.* (1993) pour que les analyses de sélection d'habitat ne soient plus limitées à la description de chaque localisation de l'animal et qu'elles intègrent l'échelle du paysage. Réaliser des études de sélection d'habitat nécessite de représenter le domaine vital de l'animal sur lequel s'exerce les pressions de sélection (Garshelis 2000; Rhodes *et al.* 2005; Mitchell & Powell 2008). Si la télémétrie est la technique la plus appropriée et la plus fiable pour acquérir des localisations suffisantes pour mener des analyses individuelles de sélection d'habitat, notamment pour les Chiroptères (Amelon *et al.* 2009), il n'en reste pas moins délicat de conduire des analyses pertinentes : selon la manière de représenter le domaine vital des individus, les analyses peuvent s'exposer à des biais méthodologiques forts ne permettant pas d'en inférer les bons facteurs de sélection. Ainsi, avant toute étude de sélection d'habitat, il est préférable de tester la meilleure manière de représenter le domaine vital des individus (Powell 2000; Mitchell & Powell 2008). Pour les Chiroptères en particulier, si les méthodes probabilistes comme le kernel sont particulièrement utilisées, les polygones convexes le sont tout autant, sans avoir l'assurance de leur pertinence statistique, à cause de l'absence de méthode éprouvée (Lacki *et al.* 2007a; Amelon *et al.* 2009). De plus, les études actuelles de sélection d'habitat se limitent aux analyses de premier ordre, voire de second ordre, mettant alors en évidence les grandes catégories d'habitats sélectionnés par les espèces. Ainsi, elles montrent sans surprise que la forêt est particulièrement sélectionnée. Pourtant, la matrice forestière est de composition et de structure interne complexe, et mérite que l'on s'attarde sur les différences d'habitats qui la caractérisent. Il paraîtra évident à tous que les forêts feuillues et les forêts résineuses sont différentes, tout comme les jeunes peuplements et les vieilles futaies. Mais en quoi ces différences expliquent-elles la sélection d'habitats forestiers par les Chiroptères ? Avant de répondre à cette question, il nous a paru **nécessaire de réaliser quelques tests de significativité permettant de définir**

la meilleure représentation du domaine vital pour des analyses de sélection d'habitat. Compte-tenu de l'objectif d'analyse que nous avons (identifier les facteurs locaux de sélection de troisième ordre), **ce test a été réalisé pour la méthode de la K-select**, la plus appropriée.

Cette analyse sera présentée dans le chapitre 4 : « Utilisation de la K-select pour l'étude de la sélection d'habitat : application aux Chiroptères forestiers ».

3.4. Quelle sélection des habitats de chasse par les Chiroptères forestiers ?

La conservation des chauves-souris en forêt nécessite de comprendre l'utilisation des gîtes arboricoles, mais aussi de s'intéresser à l'activité de chasse pour laquelle la forêt constitue un milieu prépondérant (Lacki *et al.* 2007b). Une espèce est d'autant plus rare qu'elle a un régime alimentaire spécialisé, alors qu'une espèce au régime alimentaire très large est généralement plus courante. Néanmoins, la conservation des espèces spécialisées dans la sélection de leurs habitats implique des mesures strictes pour la gestion de ces habitats sélectionnés (Safi & Kerth 2004; Andreas *et al.* 2012). Si chaque espèce présente un régime alimentaire plus ou moins varié avec des proies issues de divers supports, il apparaît aujourd'hui que les habitats disponibles expliquent mieux l'activité des Chiroptères en forêt que les proies elles-mêmes (Müller *et al.* 2012; Pauli *et al.* 2015). Les habitats constitueraient donc des éléments plus stables que les proies, et seraient donc plus faciles à étudier sans effet temporel annuel (Patterson *et al.* 2003).

Chaque habitat ou milieu présente des ressources avec des disponibilités variées conditionnant leur sélection par les individus. Caughley (1994) considérait que les habitats les plus favorables pour une espèce étaient ceux qui faisaient subir le moins de pressions à l'espèce sans que cette dernière y soit excédentaire ou stable. Cette définition, impliquant de s'intéresser inévitablement à la démographie, a depuis évolué. Les milieux les plus favorables constituent les habitats dits « fonctionnels » et sont particulièrement attractifs, donc sélectionnés (ils composent la niche écologique de l'espèce). Ces définitions et précisions apportées par Gaillard *et al.* (2010) ont participé à réorienter les principes élémentaires pour la réalisation des études récentes de sélection d'habitat (Mitchell & Powell 2012). Pour les Chiroptères, les études spécifiques de sélection d'habitat (au sens d'habitat « structurel ») se sont limitées à des études de premier ou de second ordre, à de vastes échelles paysagères (Kunz & Fenton 2003; Amelon *et al.* 2009), alors que l'approche « habitat fonctionnel » s'est restreinte aux communautés de chauves-souris, notamment en forêt (Brigham 2007; Müller *et al.* 2012). Pourtant, la sélection d'habitat pour les Chiroptères s'opère bien sûr au niveau de l'espèce (Patterson *et al.* 2003) mais aussi à l'échelle individuelle (Mackie & Racey 2007; Preatoni *et al.* 2011). Ce principe individuel nourrit donc aujourd'hui de nouvelles approches sur la sélection des habitats par les espèces mobiles (Gaillard *et al.* 2010). Ainsi, comprendre la sélection d'habitat pour ces espèces nécessite autant des approches spécifiques qu'individuelles, ainsi qu'une approche descriptive des habitats à l'échelle très locale.

Si la bibliographie est riche pour identifier le caractère forestier des milieux principalement utilisés par la plupart des espèces de chauves-souris européennes (Meschede & Heller 2003), la forêt reste un milieu complexe dont l'étude s'avère difficile pour les Chiroptères en activité de recherche alimentaire (Brigham 2007; Lacki *et al.* 2007a). A l'échelle spécifique, certaines études européennes ont démontré que quelques habitats forestiers semblaient plus attractifs que d'autres, principalement certains peuplements feuillus (Mackie & Racey 2007; Smith & Racey 2008; Dietz & Pir 2009; Napal *et al.* 2010;

Murphy *et al.* 2012; Ashrafi *et al.* 2013; Arrizabalaga-Escudero *et al.* 2014), mais sans une description fine des facteurs de sélection au sein de ces habitats. Ces milieux disponibles sont soumis à des perturbations régulières, impliquant des changements de la disponibilité des ressources pour les espèces (Guldin *et al.* 2007). La forêt est soumise en effet à des perturbations naturelles comme le feu, les tempêtes et les attaques parasitaires, provoquant des réactions diverses de la part des espèces, les espèces de lisière et de milieux ouverts étant généralement favorisées aux dépens des espèces glaneuses (Tillon 2001; Hayes & Loeb 2007; Mehr *et al.* 2012). L'exploitation forestière peut-elle aussi influencer l'utilisation de la forêt par les chauves-souris (Guldin *et al.* 2007; Camprodon *et al.* 2009). L'intensité d'exploitation de la ressource en bois influence en effet la capacité d'une colonie de reproduction de se maintenir en forêt. Selon les *scenarii* proposés, la gestion forestière induit des modifications des milieux (en composition et structure) acceptables ou non pour les chauves-souris (Pauli *et al.* 2015). Si l'exploitation des arbres a un impact direct sur les gîtes de ces espèces, pouvant réduire la capacité d'accueil en journée (Guldin *et al.* 2007), il n'en reste pas moins qu'elle engendre aussi des modifications des milieux pouvant transformer voire altérer le comportement alimentaire des espèces (Pauli *et al.* 2015). Elle peut aussi probablement affecter la capacité de chaque individu à réduire le risque de prédation ou encore les besoins de déplacement.

L'exploitation forestière peut donc réduire la capacité d'une colonie de se maintenir en forêt (Hayes & Loeb 2007; Pauli *et al.* 2015). Le gestionnaire est donc confronté à la nécessité de gérer durablement ses forêts, en prélevant du bois tout en assurant la continuité de leur bon fonctionnement écologique. La conservation des Chiroptères en fait partie (Lacki *et al.* 2007b). Ainsi **se pose la question des facteurs de sélection qui interviennent pour des chauves-souris forestières, de manière plus précise que la simple typologie du peuplement forestier** (entre des forêts feuillues ou résineuses). Nous avons donc voulu **éclairer le gestionnaire sur la façon dont certaines espèces** considérées comme très forestières (*Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*) **pouvaient sélectionner (par la méthode de la K-select) les habitats forestiers caractérisés par leur composition et leur structure, en s'intéressant aux différents éléments sélectionnés par les individus de ces espèces selon leur statut** (entre des femelles et des mâles, adultes et juvéniles, reproducteurs et non reproducteurs). **Cette analyse sera présentée dans le chapitre 5 : « Sélection d'habitats forestiers par trois espèces de Chiroptères en activité de chasse : influence du statut des individus ».**

3.5. Entre les gîtes et les terrains de chasse sélectionnés, comment représenter le domaine vital de Chiroptères forestiers ?

Avant de nous intéresser à la sélection des habitats de chasse par les Chiroptères, tout en intégrant les gîtes dans la réflexion, qui jouent un rôle prépondérant pour la conservation des chauves-souris en forêt, nous nous sommes intéressés à la façon de traiter leur domaine vital : c'est bien sur son domaine vital qu'un animal voit s'exercer les pressions de l'environnement (abiotiques, biotiques et anthropologiques) (Mitchell & Powell 2012). Or, définir des méthodes standard pour caractériser la façon dont les animaux utilisent l'espace est une condition nécessaire pour étudier les relations entre des individus ou des espèces et leurs habitats (sélection d'habitat et performance des individus en lien avec leurs habitats) (Gaillard *et al.* 2010). Ainsi, au cœur de notre thèse se trouve donc le domaine vital des Chiroptères forestiers. Quelle est sa structure ? Quelle est sa taille ? Comment le représenter ? Autant de questions dont la réponse reste incertaine. En effet, dans une synthèse traitant de la télémétrie pour ces espèces, Amelon *et al.* (2009) précisent que le nombre de publications utilisant cette technique, en général pour

étudier des facteurs de sélection d'habitat, augmente considérablement depuis quelques années, sans pour autant qu'un cadrage méthodologique soit proposé. Ainsi, tant Amelon *et al.* (2009) que Brigham (2007) et Lacki *et al.* (2007a), dont les sujets concernent précisément les chauves-souris en activité de chasse en forêt, s'inquiètent de la montée en puissance de cette technique et de la réelle pertinence des résultats de ces études. Dans sa thèse, Motte (2011) signale d'ailleurs dans sa discussion générale qu'il a été confronté à la difficulté d'apprécier la surface réellement utilisée par les individus d'oreillards qu'il avait étudiés, ce problème méthodologique pouvant avoir un impact sur ses résultats. Pourtant, comme nous l'avons rappelé plus haut, de la façon de représenter le domaine vital des animaux étudiés dépendent les résultats obtenus. Alors qu'il existe aujourd'hui pléthore de méthodes de représentation du domaine vital d'un animal, ce constat est donc inquiétant et mérite une attention particulière, d'autant plus qu'il va conditionner la suite de notre thèse (sur la sélection des habitats).

Nous avons donc choisi de consacrer un chapitre de notre thèse à ce sujet, en utilisant quatre espèces vivant en forêt comme sujet d'étude. **La façon d'acquérir les données de localisation sur le terrain à partir de la télémétrie a été testée** afin de minimiser les différents biais, **puis plusieurs méthodes de représentation et de calcul de surfaces des domaines vitaux ont été comparées**. Notre objectif est de faciliter le choix des méthodes à utiliser pour des analyses futures pour ces espèces, principalement de sélection d'habitat.

Cette analyse sera présentée dans le chapitre 6 : « Comment définir le domaine vital pour des Chiroptères en forêt tempérée de plaine ? »

3.6. Le domaine vital des Chiroptères en forêt dépend-il du statut des individus ?

De notre définition du domaine vital pour des Chiroptères forestiers a découlé d'autres questions à étudier pour affiner notre analyse globale de la manière de conserver les Chiroptères dans la gestion forestière. Une étude récente sur *Myotis daubentonii* a en effet révélé une différence dans l'exploitation des domaines vitaux et des ressources associées entre les femelles et les mâles, selon la saison (Angell *et al.* 2013). Chez d'autres espèces, des différences marquantes de comportement ont aussi été mises en évidence. Ainsi, diverses questions se posent : Les femelles adaptent-elles la surface de leur domaine vital (censé leur apporter la quantité suffisante de nourriture) en fonction de leurs besoins, entre les phases de gestation et d'allaitement des jeunes ? Comment évoluent leurs besoins selon leur statut reproducteur et ceux des mâles ? Autant de questions qui doivent servir le biologiste de la conservation pour orienter ses préconisations vers les individus ou les stades les plus soumis aux pressions environnementales.

Nous avons donc voulu tester comment le statut des individus pouvait affecter le domaine vital pour différentes espèces de Chiroptères forestiers glaneurs. Nous émettons l'hypothèse que la surface du domaine vital des individus varie en fonction de leur statut (taille, masse corporelle, sexe, âge, statut reproducteur), et que la réponse des individus à la surface du domaine vital est différente entre les trois espèces étudiées : *M. bechsteinii*, *M. nattereri* et *P. auritus*.

Cette analyse sera présentée dans le chapitre 7 : « Influence de l'état des individus sur la surface du domaine vital pour trois Chiroptères forestiers ».

3.7. Quel est la détectabilité des espèces de Chiroptères en forêt à l'aide de la détection ultrasonore ?

L'utilisation pendant notre thèse des deux techniques principales d'étude des Chiroptères en forêt, la télémétrie et la détection ultrasonore, nous a amené à évaluer la détection ultrasonore, pourtant fortement sollicitée et mise en avant dans les études écologiques, mais aussi controversée dans la qualité des données qui en sont issues. Nous nous sommes interrogés sur la pertinence de les comparer. Dans les faits, ces deux techniques apportent des informations très différentes. La télémétrie permet à l'observateur de suivre un animal partout où il va et d'identifier ses rythmes biologiques ainsi que ses comportements. Elle apporte des informations très précises sur la façon dont un individu d'une espèce donnée utilise un espace, elle est particulièrement appropriée pour les études de sélection d'habitats (Harris *et al.* 1990; Celuch & Zahn 2008; Epstein & Newman 2011). La détection ultrasonore, de plus en plus déployée aujourd'hui, avec différents types de matériels (Barataud 2012; Skalak *et al.* 2012; Stahlschmidt & Brühl 2012), présente l'avantage de s'intéresser à tous les Chiroptères dont la portée des signaux est suffisante pour que les individus soient détectés. De plus, cette méthode peut être mise en œuvre avec un observateur présent sur le site avec son détecteur (écoute active) ou avec un détecteur seul sur le terrain (écoute passive) (Adams *et al.* 2012; Stahlschmidt & Brühl 2012; Britzke *et al.* 2013). L'ensemble du cortège est donc observé. Si la télémétrie est très onéreuse et ne permet pas de suivre plus de quelques individus en même temps, donc réservée à une seule espèce, la détection ultrasonore souffre de quelques biais méthodologiques importants principalement liés aux milieux et à la détectabilité très différente des espèces, entre les espèces à longue portée du signal et les espèces dites glaneuses qui n'émettent qu'à quelques mètres seulement (Patriquin *et al.* 2003; Barataud 2012). Ainsi, estimer l'activité réelle des Chiroptères lors de points d'écoute ou de transects, d'autant plus en forêt où la fermeture des habitats peut jouer un rôle important pour expliquer les résultats, apparaît comme indispensable.

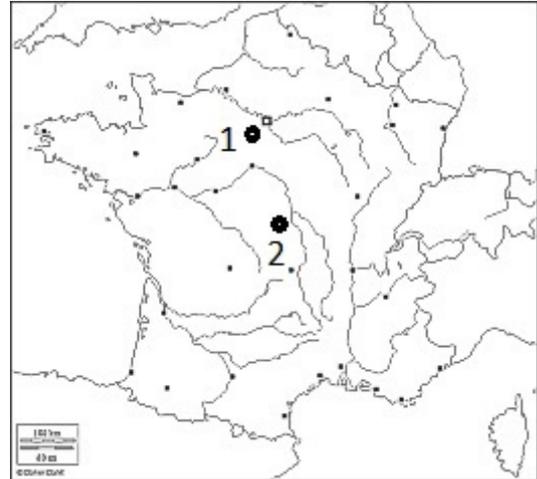
Compte tenu des résultats obtenus à partir de la détection ultrasonore pour notre étude du lien entre les Chiroptères et le bois mort, nous avons voulu estimer la validité de ces résultats. Nous nous sommes donc intéressés à **la probabilité de détecter un animal à partir des ultrasons**, d'abord en analysant de grands jeux de données obtenus à partir de cette technique pour rechercher les facteurs explicatifs de la détection des différents taxons potentiels sur un site donné. Nous avons ensuite testé la détectabilité de certaines espèces glaneuses dont la portée réduite des signaux justifie que certains résultats d'études puissent être mis en cause, en réalisant des points d'écoute ultrasonore alors que nous avions l'assurance de sa présence (par radio-télémétrie). Nous espérons ainsi fournir au biologiste les éléments méthodologiques permettant d'apprécier la richesse spécifique sur un site d'observation.

Cette analyse sera présentée dans le chapitre 8 : « *Quelle est la détectabilité des Chiroptères étudiés à l'aide de la détection ultrasonore en forêt ?* »

4. Les deux forêts étudiées.

Notre étude a été menée principalement dans deux forêts gérées par l'Office national des forêts (figure 4). Ces forêts jouent des rôles très divers, répartis entre la production de matériaux (principalement le bois d'œuvre et de chauffage), l'accueil du public, la préservation de la biodiversité, des sols, des eaux souterraines, l'activité de chasse, etc.

Figure 4 : Localisation des deux forêts principalement étudiées ; 1 – massif de Rambouillet (78) et 2 – massif de Tronçais (03).



4.1. La forêt de Tronçais (Allier, Auvergne).

La forêt de Tronçais est l'une des forêts de France qui concentre le plus les enjeux de production de bois de qualité, dans un contexte d'accueil du public lié à son histoire et de préservation de la biodiversité. Les quelques éléments proposés ici sont succincts et essentiellement issus d'une synthèse publiée par Jarret & Macaire (2012). Ils permettent simplement de resituer le contexte de cette forêt.

Historiquement, la forêt de Tronçais est le résultat d'un savoir-faire qui s'est mis en place progressivement, depuis les premiers cadrages de Colbert jusqu'à l'héritage direct de l'école forestière de Nancy. Différentes étapes amènent à lui donner la forme qu'elle a aujourd'hui :

- 1661-1735 : premières coupes rases avec maintien de réserves, 20 semenciers /ha : création d'une forêt de 1 à 50 ans dans laquelle sont maintenus quelques vieux arbres.
- 1735 : la forêt est exsangue. Il est décidé alors de la mettre au repos pendant 40 ans.
- 1779 : reprise des exploitations sur 6 900 ha en taillis-sous-futaie avec rotation sur le taillis sur 50ans, puis 40ans.
Le cœur du massif (3 700 ha) est alors destiné à la haute futaie. Le Chêne est favorisé devant les autres essences.
- 1832 : premier aménagement en futaie régulière, avec les premières régénérations par cantons entiers.

A cette période, il est possible d'imaginer les paysages intra forestiers de ce massif, avec des peuplements principalement jeunes, à l'exception de quelques futaies dont la futaie Colbert qui deviendra célèbre, et une biodiversité probablement appauvrie à cause des prélèvements systématiques exercés sur les arbres les moins beaux et sur le bois mort, notamment dans un objectif de permettre aux populations locales de se chauffer (phénomène qui se retrouve alors sur l'ensemble du territoire). Dans ce contexte, l'environnement paysager hors forêt était principalement composé d'un bocage très dense, proposant de nombreux vieux arbres, certainement riches en cavités, voire en bois mort, propices à la création de refuges pour la biodiversité saproxylique, Chiroptères compris. A cette période le peuplement de Chiroptères devait être appauvri.

A partir des années 1950, alors que les forestiers ont laissé vieillir les futaies, gérées depuis longtemps en futaies régulières, l'environnement bocager du massif se dégrade. Le bocage est de plus en plus mité, les pâturages étant abandonnés progressivement au profit des grandes cultures (grâce à la mécanisation). De nombreux linéaires de haies et des vieux arbres initialement favorables eux aussi disparaissent (Fombonnat comm. pers.). Alors que la forêt présente enfin plusieurs cantons avec des peuplements de vieux arbres, ces derniers jouent sans doute un rôle de refuge pour les espèces dépendant des micro-habitats de ces vieux arbres, qui reviennent alors en forêt. Les Chiroptères ont alors probablement rencontré pour certaines espèces des habitats devenus très favorables. Ainsi, il est possible que les populations de Murin de Bechstein et d'oreillard roux aient largement profité de cette histoire au XIXe puis au XXe siècle.

Toutefois, le cœur de massif, géré de façon uniforme et équienne en futaie depuis près de 200 ans arrive à maturité économique. En 30 ans, ces peuplements sont exploités. Le cœur de ce massif présente alors des peuplements forestiers très jeunes sur de très grandes surfaces, déséquilibrant la distribution des classes d'âge et limitant la capacité des forestiers à aménager convenablement l'ensemble du massif pour la fin du XXe siècle. En 2001, l'état des lieux réalisé en prévision du nouvel aménagement met en évidence un cœur de massif principalement composé de très jeunes peuplements et de perchis, alors que les blocs présents à chacune des deux extrémités du massif présentent des blocs de vieille futaie de 175 à 225 ans. Deux Réserves Biologiques ont aussi été mises en place : la Futaie Colbert (13ha de RBD) et la Réserve de Nantigny (100ha de RBI). Inévitablement, une difficulté majeure s'impose pour la conservation de surfaces de vieux peuplements en continu dans le temps sur chaque canton forestier, considérant qu'il n'existe plus de refuge en dehors de la forêt.

Pourtant, ce massif forestier est aujourd'hui exceptionnel tant pour sa richesse biologique que pour son histoire et les peuplements forestiers qui le composent. Sur les 10 534 ha de cette forêt domaniale, 9 851 ha sont consacrés à un régime de futaie régulière pour produire des arbres à grain fin recherchés pour la tonnellerie. La récolte annuelle y est de 60 000 m³ de bois et, en fin de cycle (à 225ans), un chêne a une valeur moyenne de 2 000 € la tige, avec des exceptions à plus de 30 000 € l'individu. L'hectare peut donc être estimé en moyenne à 150 000 €, parfois bien plus. Le document d'aménagement a tenté de rétablir un minimum d'équilibre des classes d'âges, au regard de l'état des lieux présentant une distribution des classes d'âge déséquilibrée (figure 5).

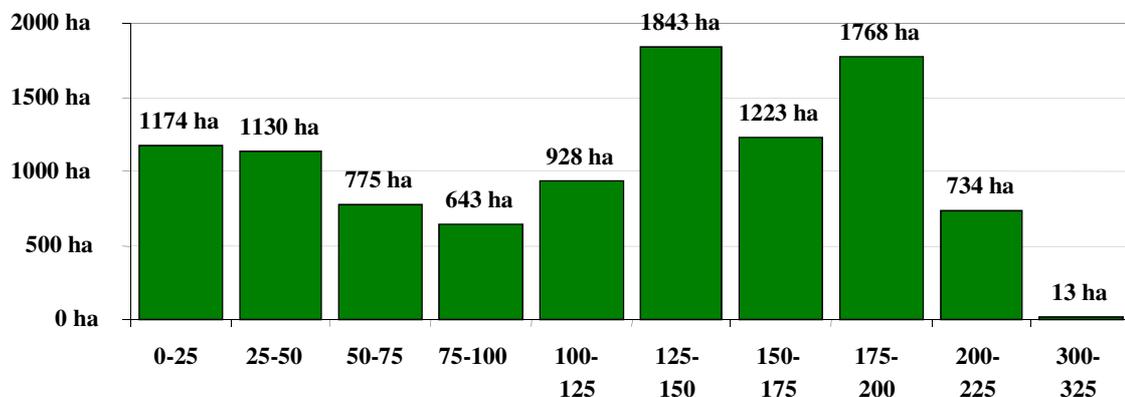


Figure 5 : Répartition des classes d'âges des différents peuplements feuillus (essentiellement du chêne) en 2001 en forêt de Tronçais (Allier, Auvergne, tiré de Jarret & Macaire 2012).

Depuis 2001, la gestion a commencé à rattraper le retard sur les vieux peuplements, leur surface totale est donc aujourd'hui réduite. Toutefois, il n'y a plus aujourd'hui de possibilité pour les espèces de se reporter vers des habitats potentiels à l'extérieur de la forêt. L'aménagement de 2005 introduit donc la nécessité de mettre en place un dispositif spécifique de conservation des vieux bois pour la biodiversité, via un réseau de vieux bois (entre des îlots de vieillissement, des îlots de sénescence, et des arbres à maintenir au sein des peuplements exploités). Avec 23 espèces de Chiroptères sur les 34 présentes en France, dont une dizaine de colonies de reproduction de Murin de Bechstein, plusieurs d'Oreillard roux et la plus grosse colonie de parturition de grand Murin (près de 3 500 femelles adultes avant mise-bas), la forêt de Tronçais revêt un site exceptionnel pour la biodiversité forestière en France. Entre conservation de ces espèces et les enjeux de production, là est tout l'enjeu de la conservation des espèces occupant cette forêt aujourd'hui !

4.2. La forêt de Rambouillet (Yvelines, Ile-de-France).

Très différente de la forêt de Tronçais, la forêt de Rambouillet est incluse dans un grand massif de 22 000 ha. La partie domaniale a une surface de 14 532 ha, le reste étant privé. Ce massif est circonscrit par la grande plaine agricole de Beauce au sud et par l'extension de Paris via la ville nouvelle de Saint-Quentin-en-Yvelines au nord. A l'ouest, ce massif est relié à la vallée de l'Eure par un maillage de petits bois au cœur de grandes surfaces agricoles, alors qu'une continuité boisée parfois ténue relie la forêt de Rambouillet au grand massif forestier de Fontainebleau. Ainsi, l'environnement de cette forêt lui confère de nombreux rôles, à la fois de refuge pour une biodiversité coincée entre la ville et les milieux agricoles, mais aussi d'accueil du public, avec plus de 11 millions de visiteurs par an. Enfin, la Nationale 10 couplée à la ligne ferroviaire liant Paris à Chartres coupe le massif selon un axe nord-sud, créant une barrière biologique. Ainsi, les objectifs de gestion de la forêt domaniale sont multiples : accueil du public, conservation de la biodiversité et production de bois, la demande en bois à l'ère de la montée en puissance des ressources naturelles étant de plus en plus forte malgré le contexte environnant très urbanisé.

L'historique de la forêt, repris dans divers documents (notamment le plan de gestion des réserves biologiques¹), permet de comprendre les paysages forestiers d'aujourd'hui. Le premier règlement sur la gestion forestière du massif date de 1584. Cette « réformation » visait à limiter les droits d'usage et les prélèvements alors très importants. Les futaies (choisies parmi les meilleurs taillis) sont alors exploitées à 100 ans, les bons taillis à révolution de 12 ans avec, par arpent, « rétention de 12 plus beaux modernes et 25 baliveaux de chêne, et, à défaut, de hêtre » et les mauvais taillis à rotation de 6 ans. Au XVIIIe siècle, le Comte de Toulouse, fils légitimé de Louis XIV, constitue un domaine de 15 000 ha dont 4 500 ha de vides. Selon les secteurs, les taillis sont alors exploités de 14 à 25 ans. A cette période, la forêt présente des secteurs de taillis et ressemble à de grandes landes boisées (avec des arbres champêtres) avec un droit de pâturage pour les riverains. Au XIXe siècle, deux faits marquent les paysages de la forêt :

- les droits d'usage pour les communes riveraines sont supprimés en 1836,
- suite à de grands incendies (qui se retrouvent jusqu'en 1950), plus de 2 400 ha de forêts sont ravagés et le sable devient affleurant. Ces espaces sont enrésinés afin de reconstituer des sols.

¹ Ce document attend l'approbation par le comité scientifique des réserves biologiques et par le CNPN et ne peut être cité formellement.

La physionomie de la forêt change, les peuplements feuillus vieillissent et gagnent du terrain sur les landes boisées, des espaces de plus en plus grands sont destinés à l'enrésinement.

Le premier aménagement de la forêt est rédigé en 1891 et modèle la forêt avec 80% de la surface en feuillus traités en taillis-sous-futaie avec des rotations du taillis allant de 10 à 30 ans et 20% en futaie de résineux. Ainsi, lors de la première moitié du XXe siècle, les coupes sylvicoles, la prolifération des lapins et les incendies entraînent des paysages de forêt au sous-étage clairsemé suite à la disparition du taillis.

A partir de 1958, les aménagements successifs sont conservateurs et contribuent au vieillissement généralisé des peuplements forestiers. L'environnement du massif change : la Beauce, composée notamment de boisements, de haies et de vergers, laisse place à l'agriculture intensive industrielle, alors que les zones bocagères du nord du massif se voient réduites par la colonisation urbaine. Mais la tempête du 26 décembre 1999 détruit plus de 10 ans de récolte : 310 000 m³ tombent, impliquant une nouvelle stratégie d'aménagement, à la fois orientée vers la production de bois, mais aussi l'accueil du public et la conservation de la biodiversité, avec près de 1 200 ha de réserve biologique dirigée, 200 ha de réserve biologique intégrale et 500ha d'îlots de vieux bois (1/3 de sénescence et 2/3 de vieillissement). Aujourd'hui, la forêt se compose pour 68% de chênes sessiles et pédonculés, de 19% de résineux (principalement du pin sylvestre), de 2% de hêtre, de 2% de châtaignier et de 3% d'autres feuillus. Les 7% restant correspondent à des espaces non boisés (des landes ou des milieux humides).

Il est possible d'imaginer l'histoire de la biodiversité associée à ce massif, les trajectoires étant probablement proches du massif de Tronçais. Les paysages de cette forêt ont probablement écarté la biodiversité saproxylique du cœur du massif, les arbres champêtres pouvant jouer un rôle de refuge, la plupart des espèces se concentrant probablement hors du massif. L'histoire récente du massif aurait entraîné les espèces vers le cœur de la forêt, son environnement n'étant plus propice, alors que la forêt elle-même vieillissait, proposant des habitats de plus en plus favorables aux espèces saproxyliques. Avec 20 espèces présentes, les chauves-souris en ont très certainement profité.

5. Le Murin de Bechstein, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817)

Le Murin de Bechstein est protégé ainsi que ses habitats, il est probablement l'une des espèces forestières les mieux étudiées actuellement. Les études menées par Gerald Kerth depuis plus de 20 ans y ont très largement contribué, ses résultats sur les comportements sociaux de l'espèce ont invité de nombreux scientifiques à s'y intéresser. Cette espèce a fait l'objet d'une synthèse des études récentes menées principalement autour de l'Allemagne (Dietz 2013).



Photo Olivier Vinet

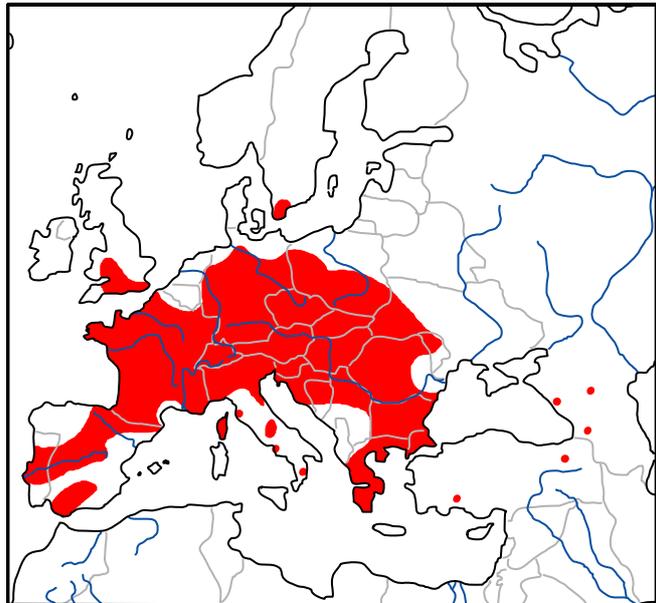


Figure 6 : Carte de distribution mondiale du Murin de Bechstein (d'après Aulagnier *et al.* 2013).

5.1. Domaine vital.

Le domaine vital d'une colonie de 20 femelles est voisin de 250ha, chaque individu s'éloignant de moins d'un kilomètre, très rarement 2,5 kilomètres, pour aller chasser (Albrecht 2002; Steinhauser 2002; Bohnenstengel 2012; Dietz *et al.* 2013a). Les terrains de chasse des femelles sont de 0,2 à 538ha alors que ceux des mâles sont plus limités (autour de 10 à 20ha), autour de leurs gîtes (Kerth *et al.* 2002; Dietz & Pir 2009; Napal *et al.* 2010; Dawo *et al.* 2013; Dietz *et al.* 2013a; Hillen 2013; Krannich & Dietz 2013; Arrizabalaga-Escudero *et al.* 2014). Ces terrains de chasse peuvent atteindre 700ha quand les habitats disponibles sont peu favorables, essentiellement composés de résineux (Steinhauser 2002). Ils peuvent être composés de 3 à 9 centres d'activité et sont fréquentés toute l'année (Kerth *et al.* 2001). Quand les zones forestières sont de petites tailles (inférieures à 100ha) et imbriquées dans un paysage agricole, les colonies exploitent alors ces boisements en réseau (Ajak 2011).

Cette espèce est particulièrement attachée aux contacts sociaux et philopatriques. Ainsi, les individus d'une même colonie marquent le territoire de la colonie (Dawo *et al.* 2013), probablement à l'aide de cris sociaux. Ce comportement implique un marquage olfactif des individus d'une même colonie à l'aide de sécrétions des glandes faciales, afin que chaque animal soit bien identifié par ses congénères (Safi & Kerth 2003). Même si ces comportements sociaux sont fondamentaux dans le fonctionnement de l'espèce, le caractère individuel de la sélection des habitats de chasse invite à la révision de notre

jugement sur le partage de l'espace. En effet, au sein d'un domaine vital, chaque individu a un territoire bien délimité qu'il ne partage pas (Kerth *et al.* 2001; Dawo *et al.* 2013; Melber *et al.* 2013). Dans les habitats les plus favorables, la densité peut atteindre 20 individus pour 100ha de forêt (Dietz *et al.* 2009).

5.2. Habitats de chasse et comportement alimentaire.

Le Murin de Bechstein se rencontre dans la zone de hêtraie en Europe. Spécialiste des forêts, il vit dans les forêts feuillues, mixtes et résineuses (Albrecht 2002; Meschede & Heller 2003; Barataud 2006; Brinkmann 2007; Dietz *et al.* 2009; Hohti *et al.* 2011). Parfois difficile à mettre en évidence, ce sont régulièrement les points d'eau intra-forestiers et les allées forestières qui permettent de révéler sa présence (Cefuch & Kropil 2008). Néanmoins, l'espèce préfère largement les forêts de feuillus dominées par les gros chênes, sinon par les gros hêtres (Meschede & Heller 2003; Schmidt *et al.* 2013), et évite les allées et chemins ou pistes forestières en activité de chasse, restant dans le peuplement forestier (Hillen & Veith 2013). Il peut aussi chasser autour d'un même arbre isolé (Güttinger & Burkhard 2013). Au Luxembourg, Dietz & Pir (2009) le rattachent au *Melico-Fagetum*, donc aux hêtraies, mais à condition qu'elles soient associées à des chênes âgés. Elle semble particulièrement sélectionner les habitats feuillus présentant des sylvofaciès naturels, avec une végétation stratifiée importante et des bois morts issus de tempête (Kanuch *et al.* 2008; Barataud *et al.* 2009; Dietz & Pir 2009). En progressant vers le sud de son aire de distribution, ses habitudes changent avec la modification des habitats disponibles : le Murin de Bechstein colonise alors les forêts de montagne et les ripisylves (Dietz *et al.* 2009). Les pinèdes et les sapinières peuvent être sélectionnées alors que les autres habitats résineux le sont de façon très occasionnelle (Dietz *et al.* 2009), mais des colonies peuvent s'installer durablement dans des vieux résineux en zone méditerranéenne (Beuneux & Rist 2005; Arrizabalaga-Escudero *et al.* 2014). En Allemagne, Albrecht (2002) précise que si les résineux sont sélectionnés, ils présentent néanmoins une structure verticale importante. Toutefois, les densités pour cette espèce y sont alors bien plus faibles (Dietz *et al.* 2009). Au sein de ces espaces résineux, les animaux recherchent néanmoins les secteurs de feuillus s'ils existent, démontrant une préférence pour les feuillus sur les résineux, probablement parce que la richesse en proies potentielles y est plus élevée (Arrizabalaga-Escudero *et al.* 2014).

S'il est donné chassant principalement entre 1 et 5m de hauteur en forêt avec et sans sous-bois, il peut aussi chasser les insectes dans le feuillage du sol à la canopée (Siemers & Swift 2006; Güttinger & Burkhard 2013). Plank *et al.* (2012) considèrent que le Murin de Bechstein est un spécialiste de la chasse en canopée quelle que soit la phase de reproduction. Il est considéré comme une espèce glaneuse chassant dans la végétation (Barataud 2012; Müller *et al.* 2012), avec un régime alimentaire très large (Andreas *et al.* 2012). Il peut chasser ses proies en les détectant grâce à son écho sonar, mais est aussi capable d'écouter les déplacements des insectes sur la végétation pour les capturer sans émettre de signaux acoustiques (Siemers & Swift 2006).

5.3. Gîtes.

Les animaux se réunissent en colonies principalement dans des fissures et des cavités dans des arbres, sinon des nichoirs et des gîtes artificiels principalement en forêt (Dietz *et al.* 2009; Hohti *et al.* 2011), occasionnellement dans les vergers (Siemers & Swift 2006). Beaucoup d'essences feuillues sont

utilisées, entre les chênes, le pommier, les peupliers, le hêtre, les érables, le tremble et le bouleau (Meschede & Heller 2003; Schmidt *et al.* 2013). L'espèce gîte très rarement en bâtiment (Dietz *et al.* 2009). En zone de montagne, les gîtes sélectionnés se trouvent dans les secteurs de forêt les plus chauds (Bohnenstengel 2012). Les gîtes utilisés doivent répondre aux besoins d'échanges sociaux entre les individus, et permettre de limiter le parasitisme et la prédation (Reckardt & Kerth 2007; Hohti *et al.* 2011). Les cavités naturelles sélectionnées ont une entrée étroite sur des chênes vivants (Hohti *et al.* 2011). Les trous de pics sont particulièrement appréciés (Dietz & Pir 2009; Dietz *et al.* 2013a; Krannich & Dietz 2013). Une colonie peut utiliser jusqu'à 50 gîtes différents dans l'année (Steinhauser 2002).

5.4. Reproduction et comportements.

Cette espèce compose des colonies de reproduction qui réunissent uniquement les femelles en général philopatriques (Kerth & Reckardt 2003), constituant des méta-colonies. C'est chez cette espèce que la première preuve du comportement de fission-fusion a été identifiée (Kerth & König 1999). Ce comportement correspond à une séparation des individus certains jours qui en rejoignent d'autres ou s'isolent, puis qui les retrouvent les jours suivants. Les individus s'échangent ainsi des informations alors que chacun des groupes de la méta-colonie n'a pas forcément accès à toutes les informations sur les événements caractérisant le domaine vital chaque nuit (Kerth & Reckardt 2003). Ces changements réguliers de composition des groupes et de gîtes, presque chaque jour, n'affectent pas pour autant les relations sociales au sein des groupes (Kerth *et al.* 2011; Baigger *et al.* 2013). L'intérêt des changements fréquents de gîtes est de limiter le parasitisme (Reckardt & Kerth 2007), en plus de permettre les échanges d'informations au sein de tous les groupes de la méta-colonie (Kerth & Reckardt 2003). Il semble que certaines femelles adultes soient les meneuses des décisions prises pour ces changements réguliers (Kerth *et al.* 2006).

Les colonies comptent de 10 à 80 femelles avant mise-bas, rarement plus (en moyenne $34 \pm 18,1$ individus), et changent de gîtes tous les 2-3 jours (Kerth & König 1999; Dietz & Pir 2009; Dietz *et al.* 2009; Krannich & Dietz 2013). Ce comportement change selon le statut reproducteur, les femelles allaitantes étant plus fidèles au gîte que les autres (Bohnenstengel 2012). Il arrive que les groupes restent plus longtemps dans le même gîte, surtout quand le milieu ne propose pas suffisamment de cavités utilisables (Barataud *et al.* 2009; Dietz *et al.* 2009). Les colonies se refondent au printemps, à partir d'avril. Les femelles mettent bas un jeune entre début juin et début juillet (Dietz *et al.* 2009). Quand les conditions de milieu ou environnementales sont défavorables (habitat qui se dégrade, météorologie peu clémente pour la production de proies...), certaines femelles peuvent avorter prématurément. En effet, l'allaitement des juvéniles est la phase la plus coûteuse de la reproduction chez tous les Chiroptères, dont le Murin de Bechstein (Becker *et al.* 2012). Ce comportement d'avortement permet de réduire l'effort de la colonie pour la reproduction, les capacités de nourrissage de l'ensemble des individus pouvant être compromises si les contraintes du milieu sont trop fortes. Ainsi, seulement quelques femelles assurent la reproduction, les femelles non reproductrices soutenant les reproductrices pendant toute la durée de l'élevage des jeunes. Ainsi, chaque juvénile a plus de chances de survie à la fin de sa première année, participant au renouvellement des individus de la colonie, même lorsque les conditions deviennent limitantes (Kerth 2008). Ce n'est que vers la fin août que les colonies se dispersent, les femelles rejoignant des sites d'accouplement où des individus se rassemblent en grand nombre, favorisant le mélange des gènes (Kerth *et al.* 2003; Kerth & Morf 2004).

Les mâles sont par contre solitaires, ils sont écartés des colonies de parturition (Dietz *et al.* 2009). Ils jouent par contre un rôle essentiel pour la dispersion des gènes au moment des accouplements, et sont capables de couvrir de grandes distances pour assurer cette dispersion (Kerth *et al.* 2002). Les accouplements interviennent lors des rassemblements automnaux sur certains sites pouvant rassembler un grand nombre d'individus (Kerth *et al.* 2003).

5.5. Menaces, rôles et impacts de la gestion forestière ?

De par le comportement très territorial des colonies et des individus au sein d'une même colonie, tout changement ou toute perturbation dans le domaine vital de la colonie peut l'affecter (Dietz *et al.* 2009). Ceci est d'autant plus important que si des individus peuvent disperser pour fonder de nouvelles colonies, ils restent néanmoins au sein des massifs forestiers, sans en sortir (Petit 2005; Kerth & Petit 2005). De plus, tout autre type de fragmentation lui est dommageable : la création d'une route traversant le domaine vital d'une colonie empêche la colonie d'exploiter les deux secteurs en même temps. Si certains individus arrivent occasionnellement à la traverser, ce n'est pas le cas du groupe, qui se retrouve à ne plus utiliser qu'un des deux côtés de la route (Kerth & Melber 2009). Les capacités de fondation de nouvelles colonies chez le Murin de Bechstein s'en trouvent donc fortement limitées : en effet, les nouveaux espaces colonisables peuvent subir les mêmes contraintes et pressions que les territoires d'où les individus sont originaires, mais de plus, si ce site présente des habitats favorables, il est probable qu'il soit déjà occupé par un autre groupe de Murins de Bechstein tout aussi territoriaux, et qui ne les laisseront pas occuper leur territoire. Ainsi, la « fuite » d'un domaine vital par une colonie affectée par des perturbations s'avère très certainement contrainte et limitée.

Espèce considérée comme liée aux forêts dites naturelles (Barataud *et al.* 2009; Dietz & Pir 2009), toute gestion favorisant le maintien de gîtes groupés et l'expression du bois mort lui serait bénéfique. Néanmoins, dans un contexte de production de bois, gérer une forêt en laissant des surfaces pouvant être importantes à vocation d'évolution naturelle (mais dont la taille n'est pas décrite, par manque de connaissances suffisantes) comme le proposent Meschede & Heller (2003), pose le problème de l'adéquation de la gestion forestière à vocation de production de bois et du maintien de la biodiversité. La fragmentation de ses habitats intra-forestiers (avec le rajeunissement des peuplements) affecte sa reproduction (Petit 2005). En Espagne, la gestion forestière, accompagnée du changement climatique, explique le recul historique de l'espèce, qui présente aujourd'hui une aire disjointe (Napal *et al.* 2013). Ainsi se pose la question : où fixer les limites ? Dans certains documents synthétiques, il est parfois proposé de maintenir jusqu'à 10 arbres à l'hectare (Roué & Barataud 1999). Il est aussi conseillé d'être attentif à la gestion pratiquée jusqu'à 600m des gîtes, par une gestion sylvicole extensive favorisant les feuillus et le maintien d'arbres à cavités par paquets connectés entre eux (Bohnenstengel 2012). Concrètement, comment faire ? Le risque de ne laisser que quelques arbres isolés au moment de la coupe définitive (en fin de vie du peuplement adulte destiné à l'exploitation des bois) est grand. Pourtant, ces arbres ont été éduqués en peuplement toute leur vie et se sont tous soutenus les uns les autres. Leur avenir sera alors incertain, l'isolement pouvant favoriser l'insolation trop forte des cimes (et leur mortalité précoce) sinon la chute ou la casse au moindre coup de vent ? Un autre moyen serait l'utilisation du traitement irrégulier. Mais quels arbres exploiter alors si tous les arbres potentiels doivent être conservés (alors que plus les arbres grossissent, plus leur potentialité d'accueil augmente de façon exponentielle, Tillon 2005b) ? La tentation de ne laisser aucun arbre grossir au-delà de diamètres

favorables aux cavités (à partir de 50 ou 60cm de diamètre, donc sans cavité ou rarement creux) est évidente.

Ainsi, pour cette espèce très territoriale, comment engendrer son maintien sur son domaine vital au gré des exploitations forestières ? Jusqu'à quelles contraintes une colonie se trouve-t-elle confrontée lorsqu'un vieux peuplement de chêne (au sein de l'exploitabilité, pas de l'âge naturel des arbres) est en exploitation, voire qu'il arrive au stade de la coupe définitive ? Dans ce contexte, comment gérer les gîtes et les habitats de chasse pour une colonie, voire pour plusieurs colonies au sein d'un grand massif forestier ? Autant de questions qui nécessitent de mieux appréhender le domaine vital pour une chauve-souris forestière comme le Murin de Bechstein, et la façon dont l'espèce interagit avec son milieu (pour les gîtes et la chasse), tout en intégrant le fonctionnement comportemental des colonies, ce dernier pouvant affecter les décisions prises par les individus sur l'utilisation du domaine vital.

6. Le Murin de Natterer, *Myotis nattereri* (Kuhl, 1817)

Le Murin de Natterer est protégé ainsi que ses habitats. S'il a fait l'objet de nombreuses études, il est moins bien connu que le Murin de Bechstein, notamment son comportement social. Ceci tient notamment au fait que cette espèce est parfois peu détectable, selon les phases de reproduction, rendant son étude particulièrement délicate pour en inférer des généralités (Lundy *et al.* 2012). Nous allons néanmoins tenter de décrire les connaissances actuelles sur cette espèce.



Photo Laurent Tillon

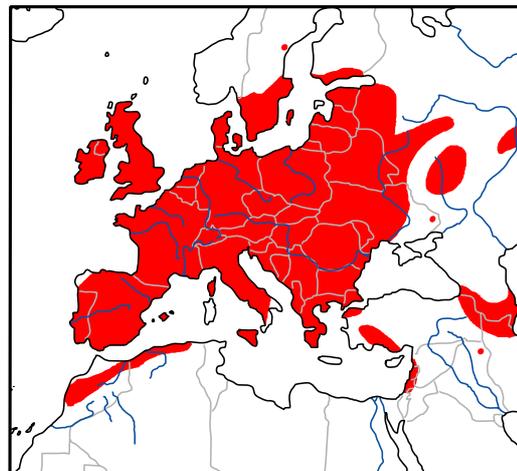


Figure 7 : Carte de distribution mondiale du Murin de Natterer et formes génétiquement apparentées (d'après Aulagnier *et al.* 2013).

6.1. Domaine vital.

Le Murin de Natterer est une espèce sédentaire, dont le rayon d'action se limite à quelques dizaines de kilomètres, généralement moins de 40 entre les sites estivaux, les sites de regroupements automnaux et les gîtes d'hibernation (Dietz *et al.* 2009). Ces sites sont rarement à plus de 60km des sites estivaux, néanmoins certains individus peuvent faire jusqu'à plus de 300km pour rejoindre un site de rassemblement automnal (Dietz *et al.* 2009). Le domaine vital d'une colonie peut être de 5 à 13 km².

L'évolution de sa surface ne dépend pas de l'évolution des effectifs, mais des contacts entre groupes distants de plusieurs kilomètres (jusqu'à 17km) peuvent être établis avant les mises bas, plaçant pour un fonctionnement en méta-population des petits essaims que forme le Murin de Natterer en colonie. Les terrains de chasse couvrent de 5 à 755 ha, comprenant jusqu'à 6 secteurs de 2 à 18 ha sur lesquels chaque animal peut passer plus de 56% de son temps (Siemers *et al.* 1999; Meschede & Heller 2003; Parsons & Jones 2003; Smith & Racey 2008; Lundy *et al.* 2012). Les individus ne s'éloigneraient jamais à plus de 600 m des gîtes pour chasser (Meschede & Heller 2003), mais peuvent aller jusqu'à 3,7 km (Siemers *et al.* 1999). S'il est difficile de fournir des effectifs ou des densités pour des Chiroptères, certains s'y sont essayés. Ainsi, la Grande Bretagne hébergerait près de 100 000 individus, alors qu'il y aurait jusqu'à 20 individus par kilomètre carré en Bavière, avec de grandes disparités locales entre massifs forestiers.

6.2. Habitats de chasse et comportement alimentaire.

Les habitats du Murin de Natterer sont variés, mais marqués par la présence d'arbres. Il peut s'agir de grandes forêts, dans lesquelles il va exploiter tous les grands types d'habitat (chênaie, hêtraie voire peuplements purs de résineux comme l'épicéa, les sapins ou les pins), sinon les vergers, les parcs et jardins, plus rarement les prairies (quand elles viennent d'être fauchées) à proximité des forêts (Siemers *et al.* 1999; Meschede & Heller 2003; Kanuch 2005; Dietz *et al.* 2006). Certaines colonies forestières montrent néanmoins une prédominance pour les pâturages en activité de chasse (Lundy *et al.* 2012), alors que les plantations résineuses sont évitées (Smith & Racey 2008). Quand elle utilise la forêt, cette espèce exploite plutôt l'intérieur des peuplements que les bordures ou les habitats ouverts (Cel'uch & Kropil 2008). Elle semble inféodée aux forêts avec des arbres âgés d'origine naturelle où elle chasse principalement le long des allées forestières et des lisières, des allées et couloirs en sous-bois ou dans la végétation (Kanuch *et al.* 2008), sinon aux forêts à caractère humide très marqué, comme les ripisylves (Meschede & Heller 2003; Smith & Racey 2008). Meschede & Heller (2003) ont mis en évidence un classement des types de peuplements utilisés par des colonies de reproduction en Bavière : perchis de pin sylvestre de 30 ans (36% du temps d'activité), peuplement mixte de chêne, pin sylvestre et bouleau sur graminées (17,5% du temps de chasse), pinède claire de 120 ans avec des feuillus en sous-étage feuillu mais aussi jeune perchis pur de pin et une peupleraie claire de 40 ans au sous-étage peu fourni (uniquement en été), peuplements mélangés de pins et bouleaux sinon vieille futaie de chênaie-hêtraie (Meschede & Heller 2003). Dans la majeure partie des cas, les habitats de chasse sont principalement composés de pins et de bouleaux. L'espèce doit ainsi y adapter son mode de chasse principal par glanage au profit de la poursuite aérienne des proies. Les femelles en colonie de reproduction peuvent aller chasser plus loin que les mâles, plus opportunistes, qui sélectionnent des biotopes plus riches (Arthur & Lemaire 2009).

Le Murin de Natterer diffère du Murin de Bechstein dans son comportement alimentaire, permettant d'écarter la compétition un temps soupçonnée entre les deux espèces. Il chasse en effet exclusivement ses proies à l'aide de son sonar, alors que le Murin de Bechstein est capable de chasser à l'oreille les insectes se déplaçant sur les feuilles (Siemers & Swift 2006). Le Murin de Natterer peut se déplacer très lentement dans un espace restreint et très encombré, voire voler sur place, près de la végétation même au sol, pour y glaner ses proies sur les feuilles à l'aide de son uropatagium (les soies en bordure de l'uropatagium pourraient jouer un rôle tactile facilitant la détection des proies) après les avoir repérées par écholocation quand celles-ci se détachent du substrat, donc au plus proche des obstacles (Arlettaz

1996; Swift & Racey 2002; Meschede & Heller 2003; Dietz *et al.* 2009), expliquant les signatures acoustiques si particulières à l'espèce (Melcón *et al.* 2007; Barataud 2012). Les individus sont alors capables de détecter les proies à 5cm sur les feuilles, et de les sélectionner selon leur taille (Siemers & Schnitzler 2000). Cette technique de chasse est néanmoins très dispendieuse en énergie, ce qui expliquerait que l'espèce met plus de temps que d'autres à accumuler des graisses avant d'entrer en hibernation, tard en saison (Meschede & Heller 2003). Le Murin de Natterer peut aussi chasser ses proies en vol ou au sol en marchant dans les prairies fauchées, voire par tâtonnements aux endroits prometteurs qu'il connaît bien (Dietz *et al.* 2006; Dietz *et al.* 2009). Les proies sélectionnées sont essentiellement non volantes (ou au repos sur les supports pour les insectes volants), à savoir des diptères, des arcanides (parfois en fortes proportions), des opilionides, des coléoptères et des lépidoptères selon les saisons, mais aussi des dictyoptères, des nevroptères, des chilopodes, voire à proximité des points d'eau des centipèdes, des cloportes, des trichoptères et des plécoptères, mais aussi des hyménoptères, des dermoptères, des orthoptères, des planipennes et des lithobiomorphes (Gregor & Bauerova 1987; Shiel *et al.* 1991; Swift 1997; Andreas *et al.* 2012). Il peut aussi capturer des chenilles et des araignées pendues à un fil. Parmi les lépidoptères, les lymantridés peuvent se développer dans des peuplements résineux jusqu'en décembre, au profit de températures plus élevées que dans les autres peuplements forestiers ouverts suite à la chute des feuilles. Le Murin de Natterer peut encore profiter de cette ressource alimentaire avant l'hibernation (Meschede & Heller 2003) et aussi en plein hiver, quand les conditions météorologiques le permettent, les périodes de torpeur hivernale n'excédant pas 20 jours (Hope *et al.* 2014; Hope & Jones 2012). Son régime alimentaire très large indique que cette espèce s'adapte à la disponibilité alimentaire du moment, sans être spécialisée sur un type de proies en particulier (Meschede & Heller 2003). Il lui arrive de chasser en petits groupes.

6.3. Gîtes.

Le Murin de Natterer gîte principalement dans les arbres creux (surtout les fissures hautes dans les arbres, sur les branches) et les gîtes artificiels en forêt (Park *et al.* 1998; Siemers *et al.* 1999; Pénicaut 2000; Meschede & Heller 2003; Kanuch 2005; Smith & Racey 2005; Pénicaut 2006; Dietz *et al.* 2009; Dodds & Bilston 2013). Il peut gîter dans les vergers (Siemers & Swift 2006), dans les zones urbanisées, notamment dans les briques creuses des bâtiments (Dietz *et al.* 2009). En zone méditerranéenne, il exploite surtout les fissures dans les falaises et dans les murs de maison (Dietz *et al.* 2009). Mais s'agit-il alors vraiment du Murin de Natterer ? Des études génétiques très récentes montrent que ce taxon représente un complexe d'espèces (Ibáñez *et al.* 2006; Mayer *et al.* 2007; Evin *et al.* 2009; Puechmaille *et al.* 2012). Il est relativement peu exigeant quant aux températures nécessaires dans le gîte, même s'il profite d'une augmentation des températures en période de reproduction, notamment pour l'élevage des jeunes (Smith & Racey 2005; Otto *et al.* 2013). La fidélité aux gîtes est intra-annuelle et inter-annuelle par les colonies (Smith & Racey 2005; August *et al.* 2014), même s'il change de gîte presque quotidiennement (Siemers *et al.* 1999). Il arrive qu'une colonie occupe le même gîte qu'une colonie de frelons (*Vespa crabro*) (Siemers *et al.* 1999). La proportion de surfaces forestières à proximité des gîtes estivaux semble déterminante pour cette espèce (Boughey *et al.* 2011; Lundy *et al.* 2012). Quel que soit son gîte, le Murin de Natterer est lucifuge et sort tardivement, entre une demi-heure et une heure après le coucher du soleil. Le retour au gîte peut s'effectuer 80mn avant le lever du soleil, parfois plus tard (Swift 1997; Siemers *et al.* 1999). Le Murin de Natterer est donc une espèce discrète, difficile à détecter en forêt.

Les gîtes d'hibernation correspondent à des fissures dans des grottes, des falaises, des caves et autres galeries souterraines, rassemblant jusqu'à plusieurs centaines d'individus dans les grands sites, plus rarement dans des arbres creux (Dietz *et al.* 2009). Néanmoins, Meschede & Heller (2003) rapportent les résultats d'une étude menée par Červený & Horáček en 1981 qui ont montré qu'un marronnier utilisé en gîte estival avait été réutilisé en hiver par au moins 32 individus de l'espèce (dont 13 étaient morts). Les Murins de Natterer peuvent hiberner dans des cavités souterraines distantes de plus de 75 km des gîtes estivaux (Meschede & Heller 2003). La surface de forêts à proximité des gîtes d'hibernation influence leur sélection par le Murin de Natterer, les effectifs de cette chauve-souris augmentant dans ces gîtes avec la proximité de forêts (Lesinski 2009).

6.4. Reproduction et comportements.

Le sexe ratio est généralement équilibré sinon à l'avantage des femelles chez cette espèce (Park *et al.* 1998). Quand ils utilisent les arbres, les individus vivent en petits groupes de 20 à 50 femelles alors que les mâles sont généralement seuls, parfois avec les maternités (Park *et al.* 1998). Ces groupes peuvent atteindre plus de 120 femelles dans les bâtiments (Fiedler *et al.* 2004). Les mâles peuvent composer des colonies comptant jusqu'à 25 individus (Dietz *et al.* 2009). Les changements de gîtes sont fréquents, de 1 à 5 jours, avec des tailles de groupe variant presque chaque jour (même si des associations relativement stables dans le temps (>100 jours) sont observables entre la moitié des individus d'une méta-colonie), comportement typique de la fission-fusion décrite chez le Murin de Bechstein (Meschede & Heller 2003; August *et al.* 2014). Un groupe de femelles peut utiliser jusqu'à 15 gîtes différents par km², sinon au moins 19 gîtes différents pendant la durée d'un suivi sur une colonie en Allemagne (Meschede & Heller 2003), voire 32 gîtes différents dans l'année (cas d'une colonie dont 75% des gîtes se limitaient à un boisement de seulement 30ha). Dans les bâtiments, la fidélité au gîte est plus marquée, mais implique un changement du point d'accroche chaque jour (Dietz *et al.* 2009). Quel que soit le type de gîte, les individus se regroupent en vol devant ce dernier chaque matin (Swift 1997; Dietz *et al.* 2009). Si tous les individus quittent habituellement le gîte durant l'intégralité de la nuit, des femelles restent avec les juvéniles au moment de l'allaitement (Swift 1997). Les femelles donnent naissance à un seul jeune entre juin et début juillet (les premières naissances françaises étant notées dès le 21 mai), qui s'envolera à partir de 20 jours et prendra son autonomie à partir de 4 semaines, facilitant à nouveau les changements fréquents de gîtes (Meschede & Heller 2003). La dispersion des jeunes de la colonie s'effectue à partir de 6 semaines. Les mortalités sont importantes la première année (70 à 80%), puis elle chute à 40% les années suivantes.

Les rassemblements automnaux ont lieu en septembre et octobre, drainant des secteurs de plus de 4 000 km², les mâles y étant plus nombreux que les femelles. Les sites sélectionnés peuvent se trouver dans des paysages agricoles et bocagers, mais avec une forte proportion de forêts feuillues (Parsons & Jones 2003). C'est là que se déroulent les accouplements, même si certains ont lieu pendant l'hibernation (Rivers *et al.* 2006; Glover & Altringham 2008; Dietz *et al.* 2009).

6.5. Menaces, rôles et impacts de la gestion forestière ?

Une compétition entre le Murin de Natterer et le Murin de Bechstein a été suspectée, au profit de ce dernier dont le comportement territorial est très marqué, même contre des congénères d'une autre

colonie (Dawo *et al.* 2013). Pourtant, l'étude du comportement de chasse et alimentaire en font deux espèces pouvant cohabiter, les proies consommées n'étant pas les mêmes (Siemers & Swift 2006; Andreas *et al.* 2012). La cohabitation avec d'autres espèces (ainsi que le partage des zones de gîtes) reste possible pour cette espèce (August *et al.* 2014). Le maintien de zones forestières diversifiées semble indispensable au maintien du Murin de Natterer en forêt (Dietz *et al.* 2009), en particulier la conservation des zones de gîtes avec le maintien de vieux arbres (Smith & Racey 2005). Il convient aussi d'éviter au maximum le morcellement parcellaire lors de la planification des coupes forestières, ainsi que l'utilisation des pesticides (Dietz *et al.* 2009), notamment autour des sites de rassemblements automnaux (Parsons & Jones 2003).

7. L'Oreillard roux, *Plecotus auritus* L., 1758

L'Oreillard roux est protégé ainsi que ses habitats, et a bénéficié de nombreuses études contribuant à améliorer les connaissances tant sur ses habitats que ses comportements. Ces études ont ainsi révélé une structure sociale assez complexe, pour cette espèce considérée comme typiquement forestière par Meschede & Heller (2003) et Dietz *et al.* (2009), voire la chauve-souris la plus abondante dans certaines régions forestières d'après Henze (1963, in Meschede & Heller 2003). Cela fait plus de 100 ans que cette chauve-souris est considérée comme utile pour le forestier : « *Puisque les chauves-souris à longues oreilles, comme toutes les autres, dévorent beaucoup d'insectes nuisibles, en une heure certainement plus de cent, nous devons les compter parmi les animaux utiles* » (Krass & Landois 1895, in Meschede & Heller 2003). Même dans son livre sur les espèces nuisibles, Bidault de l'Isle (1910) indiquait que les chauves-souris, notamment l'oreillard, étaient utiles à l'agriculture et qu'ils méritaient protection. Sa capacité à se focaliser sur les papillons de *Tortrix viridana* (tordeuse verte du chêne) et *Lymantria monacha* (nonne), papillons dont les chenilles défoliatrices peuvent pulluler, contribue à faire de l'Oreillard roux un précieux allié du forestier (Kolb 1958, in Meschede & Heller 2003).



Photo Laurent Tillon

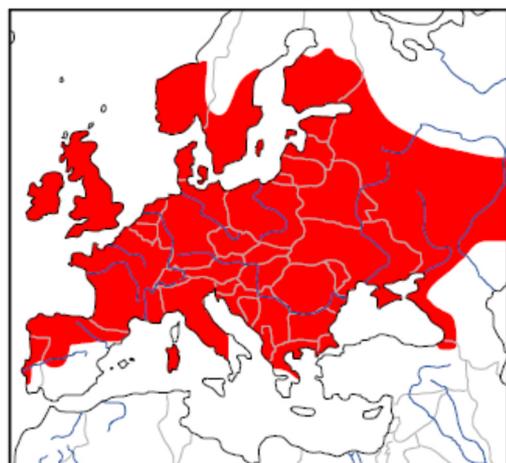


Figure 8 : Carte de distribution européenne de l'Oreillard roux (d'après Aulagnier *et al.* 2013).

7.1. Domaine vital.

Les gîtes utilisés sont proches les uns des autres, séparés de quelques centaines de mètres seulement (Dietz *et al.* 2009). Les domaines vitaux des colonies peuvent être réduits à seulement 1km² (Heise & Schmidt 1988; Horáček & Dulic 2004). Les individus se déplacent peu, jusqu'à 10km, rarement au-delà de 30km (Steffens *et al.* (2005) in Dietz *et al.*, 2009). Cette faible capacité à disperser tiendrait à sa morphologie alaire ne favorisant pas les grands déplacements (Entwistle *et al.* 2000). Les terrains de chasse sont généralement de 4ha [1-40], dans lesquels des centres d'activité plus réduits sont fréquentés (entre 0,75 et 2,1ha) (Meschede & Heller 2003; Dietz *et al.* 2009; Murphy *et al.* 2012). Ces centres sont visités régulièrement (presque toutes les nuits), et peuvent être partagés par plusieurs individus de la même colonie (Entwistle *et al.* 1996). Les densités peuvent être localement très élevées, de 0,2 individu par hectare en Ecosse à 1 individu par hectare dans les secteurs forestiers avec de nombreux gîtes artificiels (Horáček & Dulic 2004). Parce qu'il peut vivre plus de 30 ans (Lehmann *et al.* 1992) et qu'il est fidèle à son territoire tant pour les gîtes que pour les terrains de chasse (Entwistle *et al.* 1996, 1997, 2000), l'Oreillard roux nécessite des espaces vitaux pérennes.

7.2. Habitats de chasse et comportement alimentaire.

Cette espèce semble inféodée aux forêts d'origine naturelle avec des arbres âgés (Kanuch *et al.* 2008). L'Oreillard roux peut néanmoins exploiter divers types forestiers, principalement quand les habitats sont très stratifiés : forêts boréales de résineux mélangés, plantations d'épicéas et d'autres résineux exotiques, hêtraies, forêts feuillues mélangées et très diversifiées composées de frênes, peupliers, érables et noyers, forêts alluviales (Entwistle *et al.* 1996; Meschede & Heller 2003; Dietz, *et al.* 2009; Motte 2011; Murphy *et al.* 2012). Il est considéré comme typiquement forestier par Dietz *et al.* (2009), voire comme une espèce forestière pionnière (Meschede & Heller 2003). Il évite les allées et chemins ou pistes forestières pour chasser, restant dans le peuplement forestier ou pouvant chasser en bordures de milieux ouverts tels des prairies (Entwistle *et al.* 1996; Hillen & Veith 2013). Dans les paysages peu boisés, il est pourtant capable de chasser dans ces espaces de lisière et au-dessus des prairies (Motte 2011). En plaine, l'Oreillard roux éviterait néanmoins certains types de peuplements forestiers, notamment les forêts de pin sylvestre (Entwistle *et al.* 1996). Pourtant, il peut tout de même chasser dans des pins clairs au sous-bois feuillu (Meschede & Heller 2003). Il peut aussi chasser « dans » des arbres isolés de parcs et de jardins et dans les vergers (Glendell & Vaughan 2002; Dietz *et al.* 2009; Ashrafi *et al.* 2013). Les peuplements denses en végétation sont particulièrement sélectionnés (Meschede & Heller 2003).

Emergeant tardivement pour aller chasser (Entwistle *et al.* 1996; Dietz *et al.* 2009), l'Oreillard roux part chasser ses proies en vol ou directement sur le feuillage par glanage, notamment à l'oreille (Anderson & Racey 1993) ou à vue (Eklof & Jones 2003), mais la proie doit alors se déplacer pour être repérée. Les insectes du sol jusqu'à la canopée peuvent être consommés, les proies les plus grosses étant dévorées sur des perchoirs (Dietz *et al.* 2009). Les papillons tympanés (hépiales et noctuelles) et les diptères constituent la majorité des proies, même si d'autres insectes composent son régime alimentaire : diptères, orthoptères, hémiptères, arachnides, opilionidés, trichoptères, névroptères, coléoptères, dermoptères et chenilles (Rydell 1989; Shiel *et al.* 1991; Swift 1998; Meschede & Heller 2003; Motte 2011; Andreas *et al.* 2012). Les proies principales présentent la particularité d'entendre les prédateurs nocturnes que sont les chauves-souris. Les Oreillards ont donc développé des signaux de faible portée limitant grandement les réactions de fuite de ces insectes (Waters & Jones 1995; Barataud 2012). Les

proies consommées étant accessibles toute la nuit, il n'y a pas de pic nocturne d'activité alimentaire (Entwistle *et al.* 1996; Meschede & Heller 2003). En cas de redoux, il peut se réveiller en hiver pour profiter des proies disponibles (Hays *et al.* 1992). La surface de patagium et d'oreilles impose aux individus de s'abreuver régulièrement (jusqu'à 2 à 5g d'eau par jour) (Webb *et al.* 1993; Webb *et al.* 1995).

7.3. Gîtes.

Cette espèce est relativement opportuniste dans la sélection de ses gîtes. Il occupe les arbres, les bâtiments ou encore les gîtes artificiels (Benzal 1991; Swift 1998; Meschede & Heller 2003; Dietz *et al.* 2009; Murphy *et al.* 2012; Dodds & Bilston 2013). Il semble préférer les bâtiments aux arbres en allant vers l'ouest de son aire de distribution (Entwistle *et al.* 1997). Dans les arbres, il peut occuper tous les types de cavités disponibles : écorces décollées, cavités fortement dégradées et loges de pics (Furhmann & Godmann (1994), in Dietz *et al.*, 2009). Il a néanmoins une préférence pour les fissures étroites sur les arbres vivants (Pénicaud 2000). En comparaison d'autres espèces forestières, l'Oreillard roux accepte des gîtes relativement sensibles au froid (Otto *et al.* 2013). Les gîtes se trouvent toujours à proximité des terrains de chasse (Entwistle *et al.* 1997; Ashrafi *et al.* 2013), jusqu'à 2 à 3 km de distance (Furhmann & Seitz 1992; Swift 1998). La présence de forêts à proximité des gîtes semble être la première condition d'installation d'une colonie dans un gîte (Entwistle *et al.* 1996; Entwistle *et al.* 1997; Murphy *et al.* 2012) et intervient jusqu'à 2,5km pour expliquer l'augmentation des effectifs de la population (Aughney *et al.* 2011).

En hiver, l'Oreillard roux exploite les gîtes souterrains et les arbres, occasionnellement les blaireautières, les tas de bois, les éboulis et les pierriers (Dietz *et al.* 2009). La surface de forêt à proximité de ces gîtes n'influence pas leur sélection (Lesinski 2009).

7.4. Reproduction et comportements.

Le sexe-ratio est généralement de 1 pour cette espèce (Park *et al.* 1998). De 5 à 50 femelles (20 en moyenne), rarement jusqu'à 80, composent les colonies de reproduction, avec des changements de gîtes tous les 1 à 5 jours pour les colonies arboricoles (Entwistle *et al.* 1997, 2000; Meschede & Heller 2003; Dietz *et al.* 2009). Des mâles, habituellement solitaires, peuvent accompagner les femelles, leur proportion dans les colonies de reproduction va croissant au cours de l'été (Entwistle *et al.* 1998; Park *et al.* 1998; Veith *et al.* 2004). Il s'agit souvent d'individus n'ayant pas de lien de parenté avec les femelles de la colonie (Burland *et al.* 2001). Les jeunes femelles restent en général fidèles à leur gîte de naissance et semblent s'y reproduire, alors que la plupart des jeunes mâles quittent la colonie, même si certains restent à proximité immédiate de la colonie qui les a vu naître (Burland *et al.* 1999; Entwistle *et al.* 2000).

Les individus composant une colonie ne sont pourtant pas toujours de la même famille, le taux d'individus apparentés pouvant être très faible (Burland *et al.* 2001). Pourtant, quelques études ont montré que des liens étroits unissaient les individus d'une même colonie (Burland *et al.* 1999; Veith *et al.* 2004). Au retour au gîte par exemple, les individus virevoltent devant le gîte près de 30mn, probablement pour communiquer (Dietz *et al.* 2009). Il s'avère que les liens entre les individus d'une

même colonie peuvent en effet être très forts, mais que l'association d'individus pour former une colonie dépend plus de bénéfices réciproques que les individus trouvent à s'associer que de liens de parenté (Burland *et al.* 2001). Ces petits groupes de femelles sont stables dans le temps (Park *et al.* 1998). Ces différents comportements sociaux contribuent à limiter la consanguinité et la concurrence entre les individus d'une même famille. Les colonies ainsi constituées continuent néanmoins de bénéficier de l'association à long terme avec la colonie natale (Burland *et al.* 2001). Les colonies arboricoles se comportent donc comme la plupart des espèces arboricoles, en adoptant la fission-fusion, chaque centre étant indépendant, des échanges réguliers s'organisant entre les colonies voisines et périphériques situées à moins de 500m.

La gestation dure environ 60 à 70 jours, alors que l'allaitement se limite à 40 à 50 jours (Horáček & Dulic 2004). Les femelles donnent naissance généralement à un seul jeune en juin (Dietz *et al.* 2009). Les besoins en énergie des femelles sont les plus forts en fin de gestation et en fin d'allaitement (Speakman & Racey 1986; McLean & Speakman 1997; McLean & Speakman 1999; McLean & Speakman 2000). Comme beaucoup d'autres, les accouplements de cette espèce de Chiroptères ont lieu de début août jusqu'en octobre, sur des sites où les individus de l'espèce se rassemblent pour favoriser le brassage de gènes (Burland *et al.* 1999; Veith *et al.* 2004; Furmankiewicz & Altringham 2007; Furmankiewicz 2008; Glover & Altringham 2008), même si la structure sociale limite déjà la consanguinité (Burland *et al.* 2001). Ces sites revêtent une importance cruciale pour cette espèce. Les effectifs maximum comptabilisés peuvent être considérables. Ainsi, certains sites accueillent plus de 1 600 individus (Schönbächler comm. pers.). Une deuxième vague de rassemblement a lieu au printemps pour les individus n'ayant pu se reproduire à l'automne (Dietz *et al.* 2009).

7.5. Menaces, rôles et impacts de la gestion forestière ?

Cette espèce est considérée sensible à l'exploitation intensive des forêts et à l'élimination des vieux arbres (Camprodon *et al.* 2009; Dietz *et al.* 2009). Meschede & Heller (2003) considèrent que l'apparition de l'Oreillard roux dans une zone qui a été dépeuplée par les Chiroptères est un signe d'amélioration des habitats forestiers. Sa faible capacité de dispersion implique que les actions de gestion forestière conservatoire soient menées jusqu'à 500m autour des gîtes (Entwistle *et al.* 2000; Meschede & Heller 2003). Ces actions passent notamment par le maintien des essences forestières locales et des corridors boisés entre les forêts (Murphy *et al.* 2012).

8. Conseils de lecture

Ce manuscrit peut être lu comme une histoire, comme une enquête qui aurait pour objectif de comprendre les relations entre les chauves-souris et la forêt. Pour cela, nous nous sommes posé plusieurs questions scientifiques. Mais ces questions ont eu besoin d'éclairages méthodologiques indispensables pour développer nos hypothèses puis les tester. Ainsi, afin de comprendre les interactions entre les Chiroptères et la forêt, puis d'évaluer l'impact de la gestion forestière sur ces espèces, nous avons choisi de procéder en huit étapes successives et/ou complémentaires les unes des autres. Nous préconisons ainsi cet ordre de lecture, les chapitres méthodologiques précédant les chapitres de résultats :

- **Première étape** : Avant de s'intéresser aux différents critères de sélection d'habitats (en particulier sur les gîtes et les terrains de chasse), nous avons été confrontés à la difficulté de représenter le domaine vital des individus sur lesquels les différentes pressions (abiotiques, biotiques et anthropologiques) s'exerçaient. Il nous a donc fallu préciser la manière **de définir ce domaine vital pour des Chiroptères forestiers**, puis **de définir une méthode de représentation** dans le chapitre 6 (chapitre méthodologique).
- **Deuxième étape** : Une fois le domaine vital défini et représenté pour chaque individu, il nous a semblé évident que sa taille et sa forme étaient directement dépendantes du statut des individus, les animaux les plus contraints (femelles reproductrices) ayant probablement des structures de domaine vital différentes de celles des autres individus (par exemple les non reproducteurs et les mâles). Si les pressions environnementales sont bien différentes, les résultats obtenus pourraient apporter des éléments méthodologiques sur la façon de considérer les objectifs de gestion conservatoire, selon les espèces considérées. Nous avons donc analysé **les liens entre les individus suivis de différentes espèces et leur domaine vital** dans le chapitre 7 (chapitre de résultats).
- **Troisième étape** : Une fois le domaine vital bien défini, nous avons voulu déterminer les facteurs de sélection des gîtes affectant les individus, encore une fois en tenant compte de leur statut, en marquant la différence entre les individus sur lesquels les pressions de sélection étaient plus fortes (les femelles reproductrices) et les autres. Nous avons ainsi étudié **les facteurs de sélection des arbres-gîtes, premier facteur limitant probable pour les Chiroptères forestiers** dans le chapitre 1 (chapitre de résultats).
- **Quatrième étape** : Les facteurs de sélection des arbres-gîtes ne suffisent pas à expliquer leur sélection par les Chiroptères, surtout en colonie : les interactions sociales entre les individus sont très fortes chez ces espèces, et doivent être prises en compte si on souhaite proposer des mesures de gestion conservatoire. Nous avons donc étudié **le comportement social de sélection des gîtes (fonctionnement des colonies) ainsi que le nombre de gîtes nécessaires par colonie** dans le chapitre 2 (chapitre de résultats).
- **Cinquième étape** : Une fois les critères de sélection des arbres gîtes étudiés, il nous fallait analyser les facteurs de sélection des habitats de chasse. Leur étude a nécessité diverses étapes, notamment le rôle de certains compartiments d'habitats. Pour les analyser, la détection ultrasonore s'est révélée indispensable. Avant de nous engager dans des conclusions fines, la rigueur nous a imposé de **tester la détectabilité et la probabilité de détection des espèces à**

partir de cette méthode qu'est la détection ultrasonore : nous l'avons réalisé dans le chapitre 8 (chapitre méthodologique).

- **Sixième étape** : Afin de préparer les analyses de sélection individuelle d'habitats, nous avons étudié **le rôle que pouvait jouer le bois mort pour expliquer la présence de Chiroptères en forêt**, à l'aide de la détection ultrasonore et en nous intéressant à l'ensemble du peuplement de Chiroptères, dans le chapitre 3 (chapitre de résultats).
- **Septième étape** : Avant d'entamer la sélection d'habitats, et après avoir identifié la meilleure manière de représenter le domaine vital d'un individu, il nous a fallu déterminer la meilleure méthode permettant de réaliser ces analyses de sélection d'habitat, l'objectif étant ici de s'intéresser aux facteurs explicatifs paysagers locaux. Nous avons donc **testé différentes méthodes de représentation du domaine vital pour expliquer les facteurs de sélection des habitats de chasse de 3^e ordre à partir de la méthode statistique la plus adaptée actuellement, la K-select**, dans le chapitre 4 (chapitre méthodologique).
- **Huitième étape** : Enfin, les pressions de sélection s'exerçant sur les habitats de chasse semblent elles aussi très importantes au niveau individuel. Nous avons donc testé les **facteurs locaux de sélection pour des individus aux statuts divers** (entre des femelles reproductrices et des femelles et des mâles non reproducteurs, jeunes ou adultes), afin d'**identifier les composantes des habitats forestiers favorables à la conservation des Chiroptères forestiers** : il s'agit du chapitre 5 (chapitre de résultats).

Au regard de ces nouveaux apports sur l'utilisation des gîtes et la sélection des habitats de chasse, nous terminerons notre thèse par une **discussion générale** conclusive visant à synthétiser les différents résultats d'une part, puis à en inférer des préconisations de gestion à l'attention du gestionnaire forestier pour la conservation des Chiroptères d'autre part. Nous en profiterons pour synthétiser les connaissances acquises sur les différentes espèces étudiées.

Figure 9 : Pylône de surveillance incendie en forêt de Rambouillet, vigie idéale pour la coordination des opérations de télémétrie nocturne sur les chauves-souris en forêt (Photo L. Tillon).



9. Bibliographie.

- Adams A.M., Jantzen M.K., Hamilton R.M., Fenton M.B. 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. *Methods in Ecology and Evolution* 3 (6): 992–998.
- Aebischer N.J., Robertson P.A., Kenward R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74 (5): 1313–1325.
- Ajak F. 2011. Étude et caractérisation de gîtes de mise bas arboricoles du Murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*) dans le Gers. Implication dans la gestion forestière. CREN Midi-Pyrénées. Toulouse.
- Albrecht K.H. *et al.* 2002. Telemetrische Untersuchungen zum Nahrungshabitatanspruch der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) in Nadelwäldern bei Amberg in der Oberpfalz [Foraging-habitat requirements of Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*) - Insights from radio telemetry studies in coniferous forests in Eastern Bavaria, Germany]. *Schriftenreihe Fuer Landschaftspflege und Naturschutz* 71: 109–130.
- Amelon S.K., Dalton D.C., Millspaugh J.J., Wolf S.A. 2009. Radiotelemetry - Techniques and analysis. In *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats (second edition)*, edited by Kunz T.H. & Parsons S., pp57–77. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Anderson M.E., Racey P.A. 1993. Discrimination between fluttering and non-fluttering moths by Brown Long-Eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* 46 (6): 1151–1155.
- Andreas, M., Reiter A., Benda P. 2012. Dietary composition, resource partitioning and trophic niche overlap in three forest foliage-gleaning bats in Central Europe. *Acta Chiropterologica* 14 (2): 335–345.
- Angell R.L., Butlin R.K., Altringham J.D. 2013. Sexual segregation and flexible mating patterns in temperate bats. *PLoS ONE* 8 (1): e54194. doi:10.1371/journal.pone.0054194.
- Anonyme. 2005. Recommandations des scientifiques. In *Bois Mort et À Cavités, Une Clé Pour Des Forêts Vivantes*, edited by Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.), Editions Tec & Doc, 377–384. Paris: Lavoisier.
- Archaux F., Tillon L., Fauvel B., Martin H. 2013. Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: Importance of mature and regeneration stands. *Le Rhinolophe* 19: 47–58.
- Arlettaz R. 1996. Foraging behaviour of the gleaning bat *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Swiss Alps. *Mammalia* 60 (2): 181–186.
- Arrizabalaga-Escudero A., Napal M., Aihartza J., Garin I., Alberdi A., Salsamendi E. 2014. Can pinewoods provide habitat for a deciduous forest specialist? A two-scale approach to the habitat selection of Bechstein's bat. *Mammalian Biology* 79(2): 117-122.
- Arthur L., Lemaire M. 2009. Les Chauves-Souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Edited by Biotope Editions, Collection Parthénope, Publications Scientifiques du Muséum. Mèze.
- Ashrafi S., Rutishauser M., Ecker K., Obrist M.K., Arlettaz R., Bontadina F. 2013. Habitat selection of three cryptic *Plecotus* bat species in the European Alps reveals contrasting implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 22: 2751–2766.
- Aughney T., Langton S., Roche N. 2011. Brown Long-Eared bat roost monitoring scheme for the Republic of Ireland: Synthesis report 2007-2010. Dublin, Ireland.
- August T.A., Nunn M.A., Fensome A.G., Linton D.M., Mathews F. 2014. Sympatric woodland *Myotis* bats form tight-knit social groups with exclusive roost home ranges. *PLoS ONE* 9 (10): e112225.

- Aulagnier S., Haffner P., Mitchell-Jones A.J., Moutou F., Zima J., Chevallier J., Norwood J., Varela Simo J. 2013. Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Delachaux et Niestlé. Paris.
- Baigger A., Perony N., Reuter M., Leinert V., Melber M., Grünberger S., Fleischmann D., Kerth G. 2013. Bechstein's bats maintain individual social links despite a complete reorganisation of their colony structure. *Naturwissenschaften* 100: 895–898.
- Barataud M. 2006. Le dossier : Utilisation de l'habitat et des ressources trophiques par le Murin de Bechstein *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 (analyse bibliographique). *L'Envol des Chiro* 9: 7–14.
- . 2012. Ecologie acoustique des Chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Biotope, Mèze & Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Barataud M., Giosa S. 2012. Biodiversité des Chiroptères et gestions forestières en Limousin. GMHL, Limoges.
- Barataud M., Grandemange F., Duranel A., Lugon A. 2009. Etude d'une colonie de mise-bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 - Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier. *Le Rhinolophe* 18: 83–112.
- Barclay R.M.R., Kurta A. 2007. Ecology and behavior of bats roosting in tree cavities and under bark. In *Bats in Forests - Conservation and Management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A. pp17–59. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Basille M., Calenge C., Marboutin E., Andersen R., Gaillard J.-M. 2008. Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling* 211: 233–240.
- Becker N.I., Encarnação J.A., Kalko E.K.V., Tschapka M. 2012. The effects of reproductive state on digestive efficiency in three sympatric bat species of the same guild. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 162: 386–390.
- Benzal J. 1991. Population dynamics of the Brown Long Eared bat (*Plecotus auritus*) occupying bird boxes in a pine forest plantation in Central Spain. *Netherlands Journal of Zoology* 41 (4): 241–249.
- Bernard B. 2006. Quand les gestionnaires se Mesurent - Les indicateurs au centre de la gestion forestière. L'Harmattan. Logiques Sociales. Paris.
- Beuneux G., Rist D. 2005. Les Chiroptères en milieu forestier d'altitude en Corse : Bilan de 5 années d'étude. In *Les Mammifères Forestiers, Actes Du XXVIIIème Colloque Francophone de Mammalogie de La SFEPM*, edited by L. Tillon, pp 71–84. ONF, Fontainebleau : Les dossiers forestiers.
- Bidault de l'Isle M. 1910. Mammifères particulièrement utiles et qui doivent être l'objet d'une protection toute spéciale, in *Les Mammifères et les Oiseaux nuisibles à l'agriculture et à la chasse en France - Moyens de les détruire, Législation de la destruction*, Sèvres: Editions Léon Total, p37.
- Bohnstengel T. 2012. Roost selection by the forest-dwelling bat *Myotis bechsteinii* (Mammalia: Chiroptera): Implications for its conservation in managed woodlands. *Bulletin de la Société neuchâteloise des sciences naturelles* 132: 47–62.
- Börger L., Franconi N., Ferretti F., Meschi F., De Michele G., Gantz A., Coulson T. 2006. An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *The American Naturalist* 168 (4): 471–485.

- Borkin K.M., Parsons S. 2011. Sex-specific roost selection by bats in clearfell harvested plantation forest: Improved knowledge advises management. *Acta Chiropterologica* 13 (2): 373–383.
- Bouget C., Gosselin F. 2005. Distribution spatiale du bois mort : Enjeux pour la conservation des espèces cavicoles et saproxyliques. In *Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes*, edited by Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.), Editions Tec & Doc, 107–113. Paris: Lavoisier.
- Boughey K.L., Lake I.R., Haysom K.A., Dolman P.M. 2011. Effects of landscape-scale broadleaved woodland configuration and extent on roost location for six bat species across the UK. *Biological Conservation* 144: 2300–2310.
- Brigham M.R. 2007. Bats in forests: What we know and what we need to learn. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., pp1–15. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Brinkmann R.N. *et al.* 2007. Roots and foraging habitats of the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817) in an oak forest in the upper Rhine valley (southwest Germany). *Quartiernutzung und Habitatpraferenz von Bechsteinfledermaeusen (Myotis bechsteinii) in Einem Eichen-Hainbuchenwald in der Oberrheinischen Tiefebene. Mitteilungen des Badischen Landesvereins fuer Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg im Breisgau* 20 (1): 181–195.
- Britzke E.R., Gillam E.H., Murray K.L. 2013. Current state of understanding of ultrasonic detectors for the study of bat ecology. *Acta Theriologica* 58 (2): 109–117.
- Bruciamacchie M. 2005. Méthodes d'échantillonnage du bois mort. In *Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes*, edited by Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.), Editions Tec & Doc, pp227–235. Paris: Lavoisier.
- Bunnell F.L., Houde I., Johnston B., Wind E. 2002. How dead trees sustain live organisms in western forests. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.* 181: 291–318.
- Burland T.M., Barratt E.M., Beaumont M.A., Racey P.A. 1999. Population genetic structure and gene flow in a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 975–980.
- Burland T.M., Barratt E.M., Nichols R.A., Racey P.A. 2001. Mating patterns, relatedness and the basis of natal philopatry in the Brown Long-Eared bat, *Plecotus auritus*. *Molecular Ecology* 10: 1309–1321.
- Camprodon J., Guixé D., Flaquer C. 2009. Efecto de la gestion forestal sobre los quiropteros en hayedos de Catalunya. *Galemys* 21: 195–215.
- Caparrós A., Jacquemont F. 2003. Conflicts between biodiversity and carbon sequestration programs: Economic and legal implications. *Ecological Economics* 46 (1): 143–157.
- Carbiener D. 1995. Les arbres qui cachent la forêt - La gestion forestière à l'épreuve de l'écologie. Edisud. Aix-en-Provence.
- Caughley G. 1994. Directions in Conservation Biology. *Journal of Animal Ecology* 63 (2): 215-244.
- Cel'uch M., Kropil R. 2008. Bats in a Carpathian beech-oak forest (Central Europe): Habitat use, foraging assemblages and activity patterns. *Folia Zoologica* 57 (4): 358–372.
- Cel'uch M., Zahn A. 2008. Foraging habitats preferences of bats: New question in interpretation of bat detector data. *Vespertilio* 12: 3–9.
- Dajoz R. 1998. Les insectes et la forêt. Lavoisier Tec & Doc: Paris.
- Dawo B., Kalko E.K.V., Dietz M. 2013. Spatial organization reflects the social organization in Bechstein's bats. *Annales of Zoological Fennici* 50: 356–370.
- Deconchat M., Balent G. 1996. Biodiversité et forêt dans un paysage agricole - Etude bibliographique. *Et. Rech. Syst. Agraires Dév.* 29: 15–36.

- Dietz C., von Helversen O., Nill D. 2009. L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord - Biologie, caractéristiques, protection. Edited by Delachaux & Niestlé. Paris.
- Dietz M. 2013. Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii*. Zarbock GmbH & Co. Frankfurt.
- Dietz M., Bögelsack K., Dawo B., Krannich A. 2013a. Habitatbindung und Räumliche Organisation der Bechsteinfledermaus. In *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis Bechsteinii*, Zarbock GmbH & Co, 85–103. Frankfurt.
- Dietz, M., Bögelsack K., Krannich A., Güttinger R. 2013b. Die Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii*. eine Leit- und Zielart für den Waldnatuschutz. In *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis Bechsteinii*, Zarbock GmbH & Co, 317–334. Frankfurt.
- Dietz M., Dawo B., Pir J.B. 2006. Neue Erkenntnisse zum Reproduktionsstatus und Foragierverhalten der Fransenfledermaus, *Myotis nattereri* (Kuhl, 1818), in Luxemburg. *Bulletin de la Société Naturaliste Luxembourgeoise* 107: 111–118.
- Dietz M., Pir J.B. 2009. Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg: Implications for forest management and conservation. *Folia Zoologica* 58 (3): 327–340.
- Dodds M., Bilston H. 2013. A comparison of different bat box types by bat occupancy in deciduous woodland, Buckinghamshire, UK. *Conservation Evidence* 10: 24–28.
- Eklöf J., Jones G. 2003. Use of vision in prey detection by Brown Long-Eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* 66 (5): 949–953.
- Encarnação J.A., Kierdorf U., Holweg D., Jasnoch U., Wolters V. 2005. Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats *Myotis daubentonii* during the nursery period. *Mammal Review* 35 (3&4): 285–294.
- Entwistle A.C., Racey P.A., Speakman J.R. 1996. Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 351: 921–931.
- . 1997. Roost selection by the Brown Long-Eared bat *Plecotus auritus*. *Journal of Applied Ecology* 34: 399–408.
- . 1998. The reproductive cycle and determination of sexual maturity in male Brown Long-Eared bats, *Plecotus auritus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 244 (1): 63–70.
- . 2000. Social and population structure of a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Journal of Zoology* 252: 11–17.
- Epstein J.H., Newman S.H. 2011. The use of telemetry to understand bat movement and ecology. In *Investigating the role of bats in emerging zoonoses*, edited by Newman S.H., Field H., Epstein J., de Jong C. Vol. 12. Food and agriculture organization of the United Nations. Rome.
- Evin A., Lecoq V., Durand M.-O., Tillon L., Pons J.-M. 2009. A new species for the french bat list: *Myotis Escalerae* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalia* 73 (2): 142–144.
- Fiedler W., Illi A., Alder-Eggli H. 2004. Raumnutzung, Aktivität und Jagdhabitatwahl von Fransenfledermäusen (*Myotis nattereri*) im Hegau (Südwestdeutschland) und angrenzendem Schweizer Gebiet. *Nyctalus* 9: 215–235.
- Fuhrmann M., Seitz A. 1992. Nocturnal activity of the Brown Long-Eared bat (*Plecotus auritus* L., 1758): Data from radio-tracking in the Lenneberg Forest near Mainz (Germany). In *Wildlife telemetry. Remote monitoring and tracking of animals*, edited by Priede I. G., Swift S.M., 538–548.
- Furmankiewicz J. 2008. Population size, catchment area, and sex-influenced differences in autumn and spring swarming of the Brown Long-Eared bat (*Plecotus auritus*). *Canadian Journal of Zoology* 86: 207–216.

- Furmankiewicz J., Altringham J.D. 2007. Genetic structure in a swarming Brown Long-Eared bat (*Plecotus auritus*) population: Evidence for mating at swarming sites. *Conserv Genet* 8: 913–923.
- Gaillard J.-M., Hebblewhite M., Loison A., Fuller M., Powell R., Basille M., Van Moorter B. 2010. Habitat-performance relationships: Finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2255–2265.
- Garroway C.J., Broders H.G. 2008. Day roost characteristics of northern Long-Eared bats (*Myotis septentrionalis*) in relation to female reproductive status. *Ecoscience* 15 (1): 89–93.
- Garshelis D.L. 2000. Chapter 4: Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection, and importance. In *Research Techniques in Animal Ecology - Controversies and Consequences*, edited by Boitani L. and Fuller T.K., pp111–164. New York: Columbia University Press.
- Génot J.-C. 2003. Pour la nature en forêt. In *Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France - Forêts métropolitaines*, Vallauri D. (Coord.). Tec & Doc, pp155–164. Paris.
- . 2005. Pour une éthique de la naturalité dans la gestion forestière. In *Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes*, edited by Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.). Editions Tec & Doc, pp345–351. Paris: Lavoisier.
- Glendell M., Vaughan N. 2002. Foraging activity of bats in historic landscape parks in relation to habitat composition and park management. *Animal Conservation* 5 (04): 309–316.
- Glover A.M., Altringham J.D. 2008. Cave selection and use by swarming bat species. *Biological Conservation* 141: 1493–1504.
- Gosselin M., Laroussinie O. (coord.). 2004. Biodiversité et gestion forestière - Connaitre pour préserver - Synthèse bibliographique. 1ère édition. Paris: Cemagref, GIP Ecofor.
- Gregor F., Bauerova Z. 1987. The rôle of Diptera in the diet of Natterer's bat, *Myotis nattereri*. *Folia Zoologica* 36 (1): 13–19.
- Guldin J.M., Emmingham W.H., Carter S.A., Saugey D.A. 2007. Silvicultural practices and management of habitat for bats. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., pp177–205. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Güttinger R., Burkhard W.D. 2013. Der Bechsteinfledermäuse Würden mehr eichen Pflanzen. Jagdverhalten und Jagdhabitats von *Myotis bechsteinii* in einer Stark fragmentierten Kulturlandschaft. In *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii*, Dietz M., Zarbock GmbH & Co, 105–129. Frankfurt.
- Harris S., Cresswell W.J., Forde P.G., Trehwella W.J., Woollard T., Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20 (2/3): 97–123.
- Hayes J.P., Loeb S.C. 2007. The influences of forest management on bats in North America. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., pp207–235. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Hays G.C., Speakman J.R., Webb P.I. 1992. Why do Brown Long-Eared bats (*Plecotus auritus*) fly in winter? *Physiological Zoology* 65 (3): 554–567.
- Heise G., Schmidt A. 1988. Contribution to the social organization and ecology of the Brown Long-Eared bat (*Plecotus auritus*). *Nyctalus* 2: 445–465.
- Hillen J. 2013. Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* im Wawerner Bruch. Wie Anpassungsfähig sind Waldfledermäuse? In *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii*, Dietz M., Zarbock GmbH & Co, 257–266. Frankfurt.
- Hillen J., Veith M. 2013. Resource partitioning in three syntopic forest-dwelling European bat species (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalia* 77 (1): 71–80.

- Hohti P., Celuch M., Danko T., Kanuch P. 2011. Constraints in the roost-site selection of the tree-dwelling Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 22 (1): 149–157.
- Hope P.R., Bohmann K., Gilbert M.T.P., Zepeda-Mendoza M.L., Razgour O., Jones G. 2014. Second generation sequencing and morphological faecal analysis reveal unexpected foraging behaviour by *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) in winter. *Frontiers in Zoology* 11 (39): 1–15.
- 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 (4): 569–578.
- Horáček I., Dulic B. 2004. *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758–Braunes Langohr. *Handbuch der Säugetiere Europas* 4: 953–999.
- Ibáñez C., García-Mudarra J.L., Ruedi M., Stadelmann B., Juste J. 2006. The iberian contribution to cryptic diversity in European bats. *Acta Chiropterologica* 8 (2): 277–297.
- Jarret P., Macaire A. 2012. Tronçais, une forêt d'exception. *Rendez-Vous Techniques* 35: 47–53.
- Jonsell M., Weslien J., Ehnström B. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 7: 749–764.
- Kalcounis-Rüppell M.C., Psyllakis J.M., Brigham R.M. 2005. Tree roost selection by bats: An empirical synthesis using meta-analysis. *Wildlife Society Bulletin* 33 (3): 1123–1132.
- Kanuch P. 2005. Roosting and population ecology of three syntopic tree-dwelling bat species (*Myotis nattereri*, *M. daubentonii* and *Nyctalus noctula*). *Biologia* 60 (5): 579–587.
- Kanuch P., Danko S., Celuch M., Kristin A., Pjencak P., Matis S., Smidt J. 2008. Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammalian Biology* 73: 147–155.
- Kerth G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *Bioscience* 58 (8): 737–746.
- Kerth G., Ebert C., Schmidtke C. 2006. Group decision-making in fission-fusion societies: Evidence from two field experiments in Bechstein's bats. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2785–2790.
- Kerth G., Kiefer A., Trappmann C., Weishaar M. 2003. High gene diversity at swarming sites suggest hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. *Conservation Genetics* 4 (4): 491–499.
- Kerth G., König B. 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour* 136: 1187–1202.
- Kerth G., Mayer F., Petit E. 2002. Extreme sex-biased dispersal in the communally breeding, nonmigratory Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Molecular Ecology* 11 (8): 1491–1498.
- Kerth G., Melber M. 2009. Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biological Conservation*, 142: 270–279.
- Kerth G., Morf L. 2004. Behavioural and genetic data suggest that Bechstein's bats predominantly mate outside the breeding habitat. *Ethology* 110: 987–999.
- Kerth G., Perony N., Schweitzer F. 2011. Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission–fusion dynamics of their groups. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 2761–2767.
- Kerth G., Petit E. 2005. Colonization and dispersal in a social species, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Molecular Ecology* 14 (13): 3943–3950.
- Kerth G., Reckardt K. 2003. Information transfer about roosts in female Bechstein's bats: An experimental field study. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 511–515.

- Kerth G., Wagner M., König B. 2001. Roosting together, foraging apart: Information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioural and Ecological Sociobiology* 50: 283–291.
- Kerth G., Wagner M., Weissmann K., König B. 2002. Habitat use in Bechstein's bats: Implications for the conservation of an endangered species. *Habitat und Quartiernutzung bei der Bechsteinfledermaus: Hinweise fuer den Artenschutz. Schriftenreihe fuer Landschaftspflege und Naturschutz* 71: 99–108.
- Krannich A., Dietz M. 2013. Ökologische Nische und Räumliche Organisation von Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* und Braunen Langohr *Plecotus auritus*. In *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii*, Dietz, M. Zarbock GmbH & Co, 131–148. Frankfurt.
- Kunz T.H., Fenton M.B. 2003. *Bat Ecology*. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Kunz T.H., Lumsden L.F. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In *Bat Ecology*, edited by Kunz T.H., Fenton M.B., pp3–89. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Lacki M.J., Amelon S.K., Baker M.D. 2007a. Foraging ecology of bats in forests. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., pp83–127. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A. 2007b. *Bats in forests - Conservation and management*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Lanier L. 1994. *Précis de sylviculture*. Engref, 2ème édition.
- Larrieu L., Gonin P. 2008. L'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP) : Une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française* 60 (6): 727–748.
- Lehmann J., Jenni L., Maumary L. 1992. A new longevity record for the Long-Eared bat (*Plecotus auritus*, Chiroptera) : *Mammalia*. *Mammalia* 56: 316–318.
- Lesinski G. 2009. Bats at small subterranean winter roosts: Effect of forest cover in the surrounding landscape. *Polish Journal of Ecology* 57 (4): 761–767.
- Lewis S.E. 1996. Low roost-site fidelity in pallid bats: Associated factors and effect on group stability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 335–344.
- Lučan R.K., Hanak V., Horacek I. 2009. Long-term re-use of tree roosts by european forest bats. *Forest Ecology and Management* 258: 1301–1306.
- Lučan R.K., Radil J. 2010. Variability of foraging and roosting activities in adult females of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in different seasons. *Biologia* 65 (6): 1072–1080.
- Lundy M.G., Buckley D.J., Boston E.S.M., Scott D.D., Prodöhl P.A., Marnell F., Teeling E., Montgomery W.I. 2012. Behavioural context of multi-scale species distribution models assessed by radio-tracking. *Basic and Applied Ecology* 13: 188–195.
- Mackie I.J., Racey P.A. 2007. Habitat use varies with reproductive state in Noctule bats (*Nyctalus noctula*): Implications for conservation. *Biological Conservation* 140 (1-2): 70–77.
- Mayer F., Dietz C., Kiefer A. 2007. Molecular species identification boosts bat diversity. *Frontiers in Zoology* 4 (4): 5p.
- Mayle B.A. 1990. A biological basis for bat conservation in British woodlands - a review. *Mammal Review* 20 (4): 159–195.
- McCarthy, M.A., Thompson C.J., Possingham H.P. 2005. Theory for designing nature reserves for single species. *The American Naturalist* 165 (2): 250–257.
- McLean, J.A., Speakman J.R. 1997. Non-nutritional maternal support in the Brown Long-Eared bat. *Animal Behaviour* 54: 1193–1204.

- . 1999. Energy budgets of lactating and non-reproductive Brown Long-Eared bats (*Plecotus auritus*) suggest females use compensation in lactation. *Functional Ecology* 13 (3): 360–372.
- McLean J.A., Speakman J.R. 2000. Morphological changes during postnatal growth and reproduction in the Brown Long-Eared bat *Plecotus auritus*: Implications for wing loading and predicted flight performance. *Journal of Natural History* 34 (5): 773–791.
- Mehr M., Brandl R., Kneib T., Müller J. 2012. The effect of bark beetle infestation and salvage logging on bat activity in a National Park. *Biodiversity and Conservation* 21 (11): 2775–2786.
- Melber M., Fleischmann D., Kerth G. 2013. Female Bechstein's bats share foraging sites with maternal kin but do not forage together with them – Results from a long-term study. *Ethology* 119 (9): 793–801.
- Melcón M.L., Denzinger A., Schnitzler H.-U. 2007. Aerial hawking and landing: Approach behaviour in Natterer's bats, *Myotis nattereri* (Kuhl 1818). *The Journal of Experimental Biology* 210: 4457–4464.
- Meschede A., Heller K.-G. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16: 1–248.
- Mitchell M.S., Powell R.A. 2008. Estimated home ranges can misrepresent habitat relationships on patchy landscapes. *Ecological Modelling* 416: 409–414.
- . 2012. Foraging optimally for home ranges. *Journal of Mammalogy* 93 (4): 917–928.
- Mortier F., Drapier N. 2005. Le bois mort, les arbres à cavités et les vieux arbres dans la gestion des forêts publiques. In *Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes*, edited by Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.), Editions Tec & Doc, 267–278. Paris: Lavoisier.
- Motte G. 2011. Etude comparée de l'écologie de deux espèces jumelles de Chiroptères (Mammalia : Chiroptera) en Belgique: l'oreillard roux (*Plecotus auritus*) (Linn., 1758) et l'oreillard gris (*Plecotus austriacus*) (Fischer, 1829). Liège (Belgique): Université de Liège.
- Müller J., Bussler H. 2008. Key factors and critical thresholds at stand scale for saproxylic beetles in a beech dominated forest, Southern Germany. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 63: 73–82.
- Müller J., Hothorn T., Pretzsch H. 2007. Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management* 242: 297–305.
- Müller J., Mehr M., Bässler C., Fenton M.B., Hothorn T., Pretzsch H., Klemmt H.-J., Brandl R. 2012. Aggregative response in bats: Prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169: 673–684.
- Murphy S.E., Greenaway F., Hill D.A. 2012. Patterns of habitat use by female Brown Long-Eared bats presage negative impacts of woodland conservation management. *Journal of Zoology* 288 (3): 177–183.
- Napal M., Garin I., Goiti U., Salsamendi E., Aihartza J. 2010. Habitat selection by *Myotis bechsteinii* in the southwestern Iberian Peninsula. *Annales Zoologici Fennici* 47 (4): 239–250.
- . 2013. Past deforestation of mediterranean Europe explains the present distribution of the strict forest dweller *Myotis bechsteinii*. *Forest Ecology and Management* 293: 161–170.
- Noblecourt T. 2005. Le bois mort et le forestier. In *Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes*, edited by Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.), Editions Tec & Doc, 339–343. Paris: Lavoisier.
- O'Donnell C.F.J., Sedgely J.A. 1999. Use of roosts by the long-tailed bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in temperate rainforest in New Zealand. *Journal of Mammalogy* 80 (3): 913–923.

- . 2006. Causes and consequences of tree-cavity roosting in a temperate bat, *Chalinolobus tuberculatus*, from New Zealand. In *Functional and evolutionary ecology of bats*, edited by Zubaid A., McCracken G. F., Kunz, T. H., pp308–328. Oxford University Press.
- Otto H.-J. 1998. Ecologie Forestière. Institut pour le Développement Forestier.
- Otto M.S., Becker N.I., Encarnaç o J.A. 2013. Cool gleaners: thermoregulation in sympatric bat species. *Mammalian Biology* 78: 212–215.
- Paillet Y., Berg es L., Hj alt en J., Odor P., Avon C., Bernhardt-R omermann M., Bijlsma R.-J., et al. 2009. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24 (1): 101–112.
- Park K.J., Masters E., Altringham J.D. 1998. Social structure of three sympatric bat species (Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 244: 379–389.
- Parsons K.N., Jones G. 2003. Dispersion and habitat use by *Myotis daubentonii* and *Myotis nattereri* during the swarming season: implications for conservation. *Animal Conservation* 6: 283–290.
- Patriquin K.J., Hogberg L.K., Chruszcz B.J., Barclay R.M.R. 2003. The influence of habitat structure on the ability to detect ultrasound using bat detectors. *Wildlife Society Bulletin* 31 (2): 475–481.
- Patterson B.D., Willig M.R., Stevens R.D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In *Bat ecology*, edited by Kunz T.H. and Fenton M.B., pp536–579. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Pauli B.P., Zollner P.A., Haulton G.S., Shao G., Shao G. 2015. The simulated effects of timber harvest on suitable habitat for Indiana and Northern Long-Eared bats. *Ecosphere* 6 (4): art58. doi:10.1890/ES14-00336.1.
- P enicaud P. 2000. Chauves-souris arboricoles en Bretagne (France): Typologie de 60 arbres-g ites et  l ements de l’ cologie des esp ces observ es. *Le Rhinolophe* 14: 37–68.
- . 2006. Enqu ete nationale sur les arbres-g ites   chauves-souris arboricoles. *Mammif eres Sauvages* 52: 16–18.
- Petit E. 2005. Colonisation et dispersion chez le Murin de Bechstein : sensibilit    la fragmentation du milieu forestier. In *Les mammif eres forestiers, Actes du XXVIII me colloque francophone de mammalogie de la SFEPM*, edited by L. Tillon, Les dossiers forestiers n 18:87–91. OF, Fontainebleau.
- Plank M., Fiedler K., Reiter G. 2012. Use of forest strata by bats in temperate forests. *Journal of Zoology* 286: 154–162.
- Powell R.A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. In *Research techniques in animal ecology - Controversies and consequences*, edited by L. Boitani and T.K. Fuller, pp65–110. New York: Columbia University Press.
- Preatoni D.G., Spada M., Wauters L.A., Tosi G., Martinoli A. 2011. Habitat use in the female alpine Long-Eared bat (*Plecotus macrobullaris*): Does breeding make the difference? *Acta Chiropterologica* 13 (2): 355–364.
- Puechmaille S.J., Allegrini B., Boston E.S.M., Dubourg-Savage M.-J., Evin A., Knochel A., Le Bris Y., et al. 2012. Genetic analyses reveal further cryptic lineages within the *Myotis nattereri* species complex. *Mammalian Biology* 77: 224–228.
- Rameau J.-C. 2001. Gestion de la biodiversit  - R alisations concr etes. Nancy: Revue Foresti re Fran aise: 53 (num ero sp cial): 375p.
- Rameau J.-C., Gauberville C., Drapier N. 2000. Gestion foresti re et diversit  biologique : identification et gestion int gr e des habitats et esp ces d’int r t communautaire - France, domaine atlantique. Paris: IDF.

- Ranius T., Niklasson M., Berg N. 2009. Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management* 257: 303–310.
- Reckardt K., Kerth G. 2007. Roost selection and roost switching of female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) as a strategy of parasite avoidance. *Oecologia* 154 (3): 581–588.
- Rhodes J.R., McAlpine C.A., Lunney D., Possingham H.P. 2005. A spatially explicit habitat selection model in incorporating home range behavior. *Ecology* 86 (5): 1199–1205.
- Rivers N.M., Butlin R.K., Altringham J.D. 2006. Autumn swarming behaviour of Natterer's bats in the UK: Population size, catchment area and dispersal. *Biological Conservation* 127: 215–226.
- Roué S.Y., Barataud M.C. 1999. Habitats et activité de chasse des Chiroptères menacés en Europe : Synthèse des connaissances actuelles en vue d'une gestion conservatrice. *Le Rhinolophe* Vol. Spéc. n°2: 1–136.
- Ruczynski I., Nicholls B., MacLeod C.D., Racey P.A. 2010. Selection of roosting habitats by *Nyctalus noctula* and *Nyctalus leisleri* in Bialowieza forest—Adaptive response to forest management?" *Forest Ecology and Management* 259: 1633–1641.
- Russo D., Cistrone L., Garonna A.P., Jones G. 2010. Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. *Biodiversity and Conservation* 19: 2501–2515.
- Rydell J. 1989. Food habits of Northern (*Eptesicus nilssonii*) and Brown Long-Eared (*Plecotus auritus*) bats in Sweden. *Holarctic Ecology* 12: 16–20.
- Safi K., Kerth G. 2003. Secretions of the interaural gland contain information about individuality and colony membership in the Bechstein's bat. *Animal Behaviour* 65 (2): 363–369.
- . 2004. A Comparative analysis of specialization and extinction risk in temperate-zone bats. *Conservation Biology* 18 (5): 1293–1303.
- Schmidt C., Frank T., Bellstedt T. 2013. Auf der Suche nach der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) in Sachsen. Erst Ergebnisse zu Quartier- und Raumnutzung. In *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis Bechsteinii*, Dietz, M. Zarbock GmbH & Co, 247–255. Frankfurt.
- Schnitzler A., Génot J.-C., Wintz M., Hale B.W. 2008. Naturalness and conservation in France. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 21: 423–436.
- Schnitzler-Lenoble A. 2002. *Ecologie des forêts naturelles d'Europe : Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*. Tec & Doc. Paris: Lavoisier.
- Sedgeley J.A. 2003. Roost site selection and roosting behaviour in Lesser Short-Tailed bats (*Mystacinus tuberculata*) in comparison with Log-Tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*) in Nothofagus forest, Fiordland. *New Zealand Journal of Zoology* 30: 227–241.
- . 2006. Roost site selection by Lesser Short-Tailed bats (*Mystacinus tuberculata*) in mixed Podocarp-Hardwood forest, Whenua Hou/Codfish Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 33: 97–111.
- Sedgeley J.A., O'Donnell C.F.J. 1999. Factors influencing the selection of roost cavities by a temperate rainforest bat (Vespertilionidae: *Chalinolobus tuberculatus*) in New Zealand. *Journal of Zoology* 249: 437–446.
- Shiel C.B., McAney C.M., Fairley J.S. 1991. Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common Long-Eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *Journal of Zoology* 223: 299–305.
- Siemers B.M., Kaipe I., Schnitzler H.-U. 1999. The use of day roosts and foraging grounds by Natterer's bats (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) from a colony in Southern Germany. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64: 241–245.

- Siemers B.M., Schnitzler H.-U. 2000. Natterer's bat (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) hawks for prey close to vegetation using echolocation signals of very broad bandwidth. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 400–412.
- Siemers B.M., Swift S.M. 2006. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioural and Ecological Sociobiology* 59: 373–380.
- Skalak S.L., Sherwin R.E., Brigham R.M. 2012. Sampling period, size and duration influence measures of bat species richness from acoustic surveys. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 490–502.
- Smith P.G., Racey P.A. 2005. The itinerant Natterer: Physical and thermal characteristics of summer roosts of *Myotis nattereri* (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Zoology* 266 (2): 171–180.
- . 2008. Natterer's bats prefer foraging in broad-leaved woodlands and river corridors. *Journal of Zoology* 275: 314–322.
- Smith T.L. 2006. A small scale study into the foraging habitat selection of *Myotis* and *Pipistrellus* spp. along the Forth & Clyde Canal, Scotland. *BaTML Publications* 3: 2–18.
- Speakman J.R., Racey P.A. 1986. The influence of body condition on sexual development of male Brown Long-Eared bats (*Plecotus auritus*) in the wild. *Journal of Zoology* 210: 515–525.
- Stahlschmidt P., Brühl C.A. 2012. Bats as bioindicators – the need of a standardized method for acoustic bat activity surveys. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 503–508.
- Steinhauser D. 2002. Investigations on the ecology of the Barbastelle, *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), and the Bechstein's bat, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) in Southern Brandenburg, Germany. *Untersuchungen zur Oekologie der Mopsfledermaus, Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), und der Bechsteinfledermaus, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) im Sueden des Landes Brandenburg. *Schriftenreihe fuer Landschaftspflege und Naturschutz* 71: 81–98.
- Swift S.M. 1997. Roosting and foraging behaviour of Natterer's bats (*Myotis nattereri*) close to the northern border of their distribution. *Journal of Zoology* 242: 375–384.
- Swift S.M., Racey P.A. 2002. Gleaning as a foraging strategy in Natterer's bat *Myotis nattereri*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52 (5): 408–416.
- Swift S.M. 1998. *Long-Eared Bats*. T & AD Poyser Ltd. London: Poyser Natural History.
- Tillon L. 2001. Impact de la tempête du 26 décembre 1999 sur la forêt domaniale de Rambouillet. Exemple des Chiroptères. *Revue Forestière Française* 53: 83–90.
- . 2005a. Biodiversité, dynamique et conservation des petits Mammifères cavicoles en France. In *Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes*, edited by Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.), Editions Tec & Doc, 145–155. Paris: Lavoisier.
- . 2005b. Gîtes sylvestres à Chiroptères en forêt domaniale de Rambouillet (78) : Caractérisation dans un objectif de gestion conservatoire. Montpellier: Ecole Pratique des Hautes Etudes (Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés).
- . 2008. Inventorier, étudier ou suivre les chauves-souris en forêt, conseils de gestion forestière pour leur prise en compte. Synthèse des connaissances. Paris.
- Tillon L., Aulagnier S. 2014. Tree cavities used as bat roosts in a European temperate lowland sub-Atlantic forest. *Acta Chiropterologica* 16 (2): 359–368.
- Trouvilliez J. 2001. Diversité biologique et conservation dans les forêts publiques. Les réserves biologiques. In *Gestion de la Biodiversité - Réalisations concrètes*, 53 (numéro spécial):207–211. Nancy: Revue Forestière Française.

- Tyre A.J., Tenhumberg B., Field S.A., Niejalke D., Parris K., Possingham H.P. 2003. Improving precision and reducing bias in biological surveys: Estimating false-negative error rates. *Ecological Applications* 13 (6): 1790–1801.
- Vallauri D. 2003. Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France. Editions Tec & Doc. Londres - Paris - New York.
- Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.). 2005. Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes. Editions Tec & Doc. Paris: Lavoisier.
- Veith M., Beer N., Kiefer A., Johannesen J., Seitz A. 2004. The role of swarming sites for maintaining gene flow in the Brown Long-Eared Bat (*Plecotus auritus*). *Heredity*, 1–8.
- Waters D., Jones G. 1995. Echolocation call structure and intensity in five species of insectivorous bats. *The Journal of Experimental Biology* 198: 475–489.
- Webb P. I., Speakman J. R., Racey P. A. 1993. Defecation, apparent absorption efficiency, and the importance of water obtained in the food for water balance in captive Brown Long-Eared (*Plecotus auritus*) and Daubenton's (*Myotis daubentoni*) bats. *Journal of Zoology* 230 (4): 619–628.
- Webb P.I., Speakman J.R., Racey P.A. 1995. Evaporative water loss in two sympatric species of Vespertilionid bat, *Plecotus auritus* and *Myotis daubentoni*: Relation to foraging mode and implications for roost site selection. *Journal of Zoology* 235: 269–278.
- Willis C.K.R., Brigham R.M. 2004. Roost switching, roost sharing and social cohesion: Forest-dwelling Big Brown bats, *Eptesicus fuscus*, conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour* 68 (3): 495–505.
- Willis C.K.R., Voss C.M., Brigham R.M. 2006. Roost selection by forest-living female Big Brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Journal of Mammalogy* 87 (2): 345–350.
- Zehetmair T., Müller J., Runkel V., Stahlschmidt P., Winter S., Zharov A., Gruppe A. 2015. Poor effectiveness of Natura 2000 beech forests in protecting forest-dwelling bats. *Journal for Nature Conservation* 23: 53–60.

Figure 10 : Poste fixe de coordination des opérations de télémétrie, avec une antenne fixe 4 éléments, une carte de la zone d'étude, et tous les outils indispensables à la télémétrie (Photo L. Tillon).



Chapitre 1 :

Etude de la sélection des gîtes arboricoles en fonction du statut des individus pour trois espèces de Chiroptères européens

Etude de la sélection des gîtes arboricoles en fonction du statut des individus pour trois espèces de Chiroptères européens

Résumé.

Certaines espèces européennes de Chiroptères utilisent des réseaux d'arbres à cavités pour gîter en colonie. Les femelles en période de reproduction changent fréquemment de gîtes, au point d'utiliser parfois plusieurs dizaines de cavités différentes au cours d'une même saison. En contexte de forêt exploitée, la disponibilité de cette ressource peut donc devenir un facteur limitant. S'il est couramment admis que le changement de gîte est une stratégie pour limiter le risque de prédation et de parasitisme, il est possible que d'autres causes soient impliquées, de sorte que les chauves-souris recherchent des gîtes particuliers à différents moments de leur cycle biologique. Nous avons voulu étudier les facteurs de sélection des gîtes selon le statut des individus pour trois espèces de chauves-souris typiquement forestières. Nos résultats montrent que les femelles gestantes de *Myotis bechsteinii* sélectionnent des gîtes limitant le risque de prédation, alors que les femelles allaitantes favorisent plutôt les cavités propices aux échanges sociaux et au maintien des conditions thermiques les plus favorables. Les femelles allaitantes de *Myotis nattereri* opèrent une stratégie d'évitement de certains types d'arbres, de gîtes et de contextes de peuplements forestiers, au profit de gîtes dont l'environnement est fortement encombré par la végétation qui facilite l'émergence à l'abri des prédateurs. Les femelles reproductrices de *Plecotus auritus* présentent très peu de sélectivité de leurs gîtes. Ainsi, nos résultats montrent que les femelles gestantes sont moins contraintes que les femelles allaitantes et que les femelles non reproductrices sélectionnent des gîtes répondant au modèle de gîtes sélectionnés par les femelles reproductrices. Les mâles présentent peu de sélectivité pour leurs gîtes. Enfin, nos résultats suggèrent une compétition possible entre *M. bechsteinii* et *M. nattereri* pour les gîtes. Nous apportons des suggestions pour la prise en compte de ces trois espèces dans la gestion des forêts exploitées.

Mots clé : Chiroptera – forêt tempérée – *Myotis bechsteinii* – *Myotis nattereri* – *Plecotus auritus* – colonie de reproduction – statut reproducteur – gîte arboricole – sélection de l'habitat.

1. Introduction

1.1. Les cavités arboricoles : premier facteur limitant pour les chiroptères en forêt ?

Certains chiroptères européens utilisent des réseaux de cavités arboricoles pour gîter en journée. Si les mâles sont souvent solitaires dans les gîtes, les femelles et les juvéniles constituent généralement des regroupements leur permettant de minimiser les dépenses d'énergie (Borkin & Parsons 2011). En forêt exploitée pour la production de bois, les arbres disponibles pouvant présenter des cavités utilisables par des chiroptères sont généralement en nombre réduit, au profit de jeunes arbres vigoureux destinés à la production de bois (Ruczynski *et al.* 2010; Russo *et al.* 2010). L'apparition d'une cavité sur un arbre est lente, avec par exemple moins de 1% des individus de *Quercus robur* âgés de moins de 100 ans possédant une cavité, contre 50% des arbres âgés de 200 à 300 ans et tous les arbres à partir de 400 ans (Ranius *et al.* 2009). Parmi ces cavités, 9% seulement sont utilisées par des chauves-souris (Tillon & Aulagnier 2014), correspondant à 1% des arbres de taille suffisante pour héberger une cavité (Tillon *et*

al. 2015). Incapables de créer leurs gîtes, elles dépendent des cavités créées par les conditions météorologiques (vent, gel notamment), par la dégradation naturelle du bois et par le forage de cavités par des organismes vertébrés comme les *Picidae* (Kunz & Lumsden 2003; Andrews *et al.* 2013) ou par d'autres organismes, comme les insectes saproxyliques (Dajoz 1998). Les cavités sélectionnées par les chiroptères sont appelées « gîtes » et procurent une protection face aux prédateurs et aux conditions climatiques défavorables (vent, pluie et températures extrêmes) tout en favorisant les échanges sociaux entre les individus (Entwistle *et al.* 1997; Kunz & Lumsden 2003; Barclay & Kurta 2007). Les facteurs d'apparition de ces cavités sont l'essence (les feuillus étant plus favorables que les résineux), la vitalité et le diamètre de l'arbre, mais aussi le temps écoulé depuis la dernière exploitation (à l'échelle du peuplement forestier) (Vallauri *et al.* 2005; Larrieu *et al.* 2011; Regnery *et al.*, 2013). Chez les feuillus méditerranéens comme *Quercus ilex*, le diamètre des arbres est le meilleur facteur explicatif de l'apparition des microhabitats de type trous de pics ou d'insectes et des écorces décollées (Regnery *et al.* 2013). L'ensemble des différents types de cavités et des microhabitats associés n'est présent sur un arbre qu'à partir de 90 cm de diamètre pour le hêtre (*Fagus sylvatica*) et 100 cm pour le sapin (*Abies alba*) dans les Pyrénées (Larrieu & Cabanettes 2012). Or, tous ces arbres sont généralement rares dans les forêts destinées à l'exploitation pour la production de bois et la densité de microhabitats dont les cavités utilisables par les chauves-souris est favorisée dans les espaces mis en réserve (Winter & Möller 2008; Paillet *et al.* 2010; Larrieu *et al.* 2011; Regnery *et al.* 2013), quel que soit le stade sylvigénétique (Larrieu *et al.* 2014). Selon l'espèce de chiroptère, l'utilisation des gîtes dépend de la disponibilité en cavités du milieu et du comportement des animaux (sociabilité élevée des individus et sélection d'un type précis de gîtes) (Kunz & Lumsden 2003; O'Donnell & Sedgely 2006; Barclay & Kurta 2007; Kerth 2008; Kerth *et al.* 2011). Plus un espace donné présente une densité élevée de gîtes, plus la reproduction de la colonie qui les occupe peut être favorisée (Russo *et al.* 2004). Les cavités arboricoles peuvent donc constituer le premier facteur limitant pour les chiroptères en forêt exploitée (Kunz & Lumsden 2003; Lacki *et al.* 2007a; Ruczynski *et al.* 2010; Russo *et al.* 2010). Compte tenu des besoins différents au cours de la saison pour les colonies de reproduction et du contexte contraint sur la quantité de cavités utilisables, nous avons voulu étudier quels étaient les facteurs de sélection des gîtes parmi les cavités disponibles par trois espèces arboricoles typiquement forestières, *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus* en forêt exploitée.

1.2. Les gîtes arboricoles et les Chiroptères

1.2.1. Sélection des gîtes selon les espèces

Du type de cavités disponibles dépend la possibilité pour une espèce donnée de s'installer en forêt. Certaines espèces sélectionnent des arbres morts, en particulier les chandelles. C'est le cas de *Barbastella barbastellus*, qui utilise les écorces décollées (Hillen *et al.* 2010; Russo *et al.* 2010) à condition que les tiges soient bien exposées au soleil, condition nécessaire au maintien d'une chaleur suffisante dans le gîte notamment pendant l'élevage des jeunes, réduisant de fait les coûts énergétiques liés à la thermorégulation (Russo *et al.* 2004). D'autres espèces affectionnent les cavités relativement dégradées, parfois très ouvertes malgré le risque possible de prédation, notamment *Nyctalus leisleri* et *Myotis brandtii* (Sachanowicz & Ruczynski 2001; Ruczynski & Bogdanowicz 2005). Pourtant, parmi les cavités disponibles, les chauves-souris opèrent globalement une sélection d'un type de gîte limitant la compétition et le risque de prédation. En effet, la plupart des autres espèces sélectionnent des cavités plus durables et protégées des prédateurs terrestres, principalement des trous de pic ou des fissures étroites sur une partie saine de l'arbre et le plus haut possible, donc sur des arbres vivants (Tillon &

Aulagnier 2014). Pour les colonies de reproduction, un grand volume disponible dans la cavité semble indispensable (Willis *et al.* 2006; Tillon & Aulagnier 2014). D'ailleurs, les principaux critères de recherche visuelle² de nouveaux gîtes par les chiroptères semblent être le diamètre des arbres et la présence de bois mort et de trous de pics dans l'arbre (Ruczynski & Barton 2012). Plusieurs espèces comme *Myotis brandtii*, *Vespertilio murinus* et *Pipistrellus sp.* sélectionnent en effet des arbres sains de gros diamètre (Sachanowicz & Ruczynski 2001). Il semble néanmoins que la plupart des espèces puissent adopter un comportement suffisamment plastique pour s'adapter aux changements de l'offre en gîtes causés par l'exploitation forestière. Par exemple, si *Nyctalus noctula* et *N. leisleri* sélectionnent préférentiellement des arbres âgés et de gros diamètre (Ruczynski & Bogdanowicz 2005), elles savent s'adapter à des arbres plus jeunes (Ruczynski *et al.* 2010). Cependant, cette capacité d'adaptation peut rencontrer certaines limites. O'Donnell (2002) a en effet montré que certaines colonies de *Chalinolobus tuberculatus* (chauve-souris néo-zélandaise) n'arrivaient plus à produire suffisamment de jeunes pour maintenir l'effectif de la colonie lorsque les cavités utilisables manquaient et que les ressources alimentaires étaient réduites suite à des exploitations forestières. Ainsi, la gestion forestière peut affecter la capacité du milieu à produire les gîtes nécessaires aux colonies de reproduction, les gîtes devenant alors un facteur limitant pour les Chiroptères (Pierson 1998; Lacki *et al.* 2007b).

1.2.2. Rôles de l'encombrement et de la température du gîte comme facteurs de sélection

Certains Chiroptères nécessitent un environnement fortement végétalisé autour de leur gîte, comme *Pipistrellus pipistrellus*, *P. pygmaeus* (Jenkins *et al.* 1998) et *Myotis nattereri* (Swift 1997). Quel que soit le gîte sélectionné, la fermeture du milieu forestier permet aux individus de profiter du feuillage et de la baisse de luminosité pour sortir plus tôt et rentrer plus tard à l'abri des prédateurs (Thomas & Jacobs 2013). Ce comportement d'émergence a été démontré pour des espèces arboricoles comme *Barbastella barbastellus* (Russo *et al.* 2007) et *Lasiurus borealis* (Limpert *et al.* 2007). *Eptesicus serotinus* a besoin d'espaces de vol dégagés à cause de sa faible manoeuvrabilité, mais sélectionne pourtant des gîtes répondant au même environnement végétal encombré (Petzelkova & Zupal 2001). Néanmoins, certaines espèces réagissent différemment à l'encombrement. Certains Chiroptères nord-américains comme *Eptesicus fuscus*, *Lasionycteris noctivagans*, *Myotis evotis* et *M. volans*, qui gîtent dans les résineux recherchent un compromis entre la nécessité d'éviter la prédation et le besoin de profiter d'un maximum d'ensoleillement pour optimiser les dépenses d'énergie visant à réchauffer les gîtes de reproduction en journée. Les gîtes sélectionnés sont donc hauts dans les arbres limitant le risque de prédation, où la canopée est la plus clairsemée favorisant l'insolation du gîte (Vonhof & Barclay 1996). En Europe, *Nyctalus noctula* et *N. leisleri* réagissent pareillement en forêt feuillue continentale (Ruczynski 2006). Toutefois, la réponse des chiroptères peut être différente dans d'autres contextes. Tillon & Aulagnier (2014) ont montré en forêt feuillue de plaine européenne que les Chiroptères sélectionnaient plutôt des cavités capables d'assurer un meilleur tampon face aux températures extrêmes et non des cavités présentant des températures moyennes plus élevées, les animaux pouvant générer eux-mêmes des températures élevées propices à la colonie. Le même phénomène a été montré pour les colonies de reproduction d'*Eptesicus fuscus*, plaidant pour un choix des gîtes selon des critères

² D'autres moyens sont utilisés par les Chiroptères pour trouver de nouveaux gîtes : l'écholocation, l'odorat, mais aussi l'ouïe (Ruczynski *et al.* 2007, 2009, 2011). Les individus en vol sur leurs terrains de chasse consacrent aussi du temps à la recherche de nouveaux gîtes disponibles, notamment pour la colonie. Ils peuvent ainsi entendre d'autres chauves-souris communiquant dans leur gîte (Ruczynski *et al.* 2009). Les changements de gîtes fréquents chez chaque espèce libèrent donc ces gîtes les rendant alors disponibles pour d'autres espèces.

morphologiques plutôt que pour un bénéfice microclimatique (Willis & Brigham 2007). Les exigences thermiques des chauves-souris vis-à-vis des gîtes peuvent néanmoins varier selon l'espèce. *Myotis bechsteinii* occupe des cavités dans lesquelles les plus basses températures corporelles sont maintenues relativement élevées (26.8 ± 1.0 °C), alors que *Plecotus auritus* est moins exigeant sur les températures corporelles minimales nécessaires au sein des gîtes (20.2 ± 1.1 °C) et que *Myotis nattereri* adopte une position intermédiaire (23.4 ± 1.0 °C) (Otto *et al.* 2013). Enfin, certaines espèces à vol rapide préfèrent des gîtes présentant peu d'encombrement à l'entrée parce qu'ils facilitent l'accès des animaux et favorisent ainsi les échanges sociaux entre les individus de la colonie lors des entrées et des sorties de gîte, comme chez *Mystacina tuberculata* (Sedgeley 2006) et *Nyctalus noctula* (Kanuch 2007). De fait, il n'existe pas de schéma unique de comportement face à la nécessité d'éviter les prédateurs lors de l'émergence ou au contraire d'optimiser les températures au sein des colonies de reproduction.

1.3. Le statut des individus peut-il expliquer la sélection des gîtes arboricoles par les Chiroptères ?

S'il existe une typologie des gîtes sélectionnés selon les espèces, le modèle peut changer en fonction du statut des individus. Il semble que les contraintes soient plus faibles pour les individus non reproducteurs que pour les individus formant des colonies de reproduction chez la plupart des espèces, comme cela a été montré pour *Chalinolobus tuberculatus* (Borkin & Parsons 2011), *Myotis daubentonii* (Encarnaçao *et al.* 2005; Lučan & Radil 2010), *Myotis septentrionalis* (Garroway & Broders 2008) et *Mystacina tuberculata* (Sedgeley 2006). Ils ont d'ailleurs une plus grande facilité à gîter seuls et occupent des cavités leur permettant généralement de minimiser les dépenses d'énergie en entrant en torpeur pour plusieurs jours si nécessaire (Borkin & Parsons 2011). Le niveau de sélectivité des gîtes semble par contre plus élevé pour les colonies de reproduction, selon les phases de reproduction, entre les périodes de gestation, de mise bas et d'allaitement (pouvant nécessiter selon l'espèce des retours fréquents au gîte de la part des femelles), comme cela a été montré chez *Eptesicus fuscus* (Willis *et al.* 2006) et *Chalinolobus tuberculatus* (Borkin & Parsons 2011). La sélection serait aussi plus élevée l'été que l'hiver pour *Mystacina tuberculata* (Sedgeley 2006). Les gîtes sont globalement hauts dans les arbres, même s'il existe des particularités spécifiques : gîtes plus hauts et avec une entrée plus grande en période de gestation qu'après l'arrivée des juvéniles chez *Myotis daubentonii* (Lučan & Radil 2010), alors qu'ils sont plus hauts pour les femelles allaitantes chez *Myotis septentrionalis* (Garroway & Broders 2008).

Si ces études récentes mettent en évidence un comportement de sélection à deux niveaux, avec un premier filtre général des gîtes au sein des cavités disponibles et un second filtre au sein des gîtes utilisés pour répondre à des besoins précis au cours de l'année, les facteurs de sélection qui incitent un animal à changer de type de gîte selon la saison restent mal connus. Pour les Chiroptères forestiers européens, les éléments constitutifs des cavités et des arbres sélectionnés selon les différentes périodes d'activité sont peu documentés. Malgré l'existence d'un type de gîte répondant aux besoins de toutes les espèces en forêt, les individus ont des besoins de thermorégulation qui diffèrent selon leur statut de reproduction et selon l'espèce considérée (Otto *et al.* 2013). *Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus* ont des écologies assez proches (ils sont cavicoles et glaneurs). Pourtant, l'utilisation des ressources disponibles diffère entre les trois espèces et selon leur statut reproducteur. En effet, leur domaine vital varie en fonction du statut reproducteur et/ou de la taille des individus avec un comportement territorial marqué à toutes les saisons chez *M. bechsteinii*, en opposition à *P. auritus* qui est plus transhumant, *M. nattereri* ayant un comportement intermédiaire (chapitre 7). Leur régime alimentaire opportuniste pour *M. bechsteinii* et *M. nattereri* à spécialisé pour *P. auritus* (Robinson 1990; Anderson & Racey 1991;

Shiel *et al.* 1991; Taake 1993; Wolz 1993; Howard 1995; Swift 1997, 1998) implique un comportement glaneur et des émissions ultrasonores différents selon l'espèce (Siemers & Schnitzler 2000; Siemers & Swift 2006; Ashrafi *et al.* 2011; Barataud 2012; Plank *et al.* 2012), donc des exigences différentes selon l'espèce pour accéder aux ressources alimentaires. Enfin, *Myotis bechsteinii* affectionne particulièrement les trous de pics (Barataud *et al.* 2009; Dietz & Pir 2009; Napal *et al.* 2009; Bohnenstengel 2012; Dietz *et al.* 2013) et peut utiliser des gîtes artificiels (Kerth & König 1999). *Plecotus auritus* sélectionne plutôt les fissures (Pénicaud 2002) et des gîtes artificiels dans certains cas (Benzal 1991; Ciechanowski 2005; Schwaab *et al.* 2009). *Myotis nattereri* adopte encore une position intermédiaire en sélectionnant des trous de pics, des fissures et des gîtes artificiels (Siemers *et al.* 1999; Kanuch 2005; Schwaab *et al.* 2009). Il est ainsi possible de supposer que les gîtes sélectionnés par chacune des trois espèces vont différer, et que les pressions environnementales et les besoins corporels saisonniers des individus vont jouer un rôle intra-spécifique important dans la sélection des gîtes. Ainsi, *M. bechsteinii* devrait montrer des exigences fortes dans la sélection de ses gîtes, notamment pendant les phases de reproduction, alors que *P. auritus* devrait être peu exigeant, même si les phases de reproduction sont contraignantes. Enfin, *M. nattereri* devrait adopter une position intermédiaire entre ces deux espèces. Nous avons donc voulu vérifier quels étaient les facteurs de sélection des cavités utilisées par ces trois espèces, en fonction du statut des animaux, entre les mâles et les femelles, puis au sein des femelles entre les individus reproducteurs (gestants et allaitants) et les non reproducteurs.

2. Matériel et méthodes

2.1. Aires d'étude

Notre étude a été menée dans deux forêts tempérées feuillues de plaine à climat subatlantique, dominées par les chênes (*Quercus robur* et *Q. petraea*) particulièrement propices au développement de cavités, accompagnés de hêtre (*Fagus sylvatica*). La première, la forêt de Rambouillet, occupe une surface de 22 000ha au sud-ouest de Paris, elle est aussi composée de bouleaux (*Betula pubescens* et *B. pendula*), de charme (*Carpinus betulus*), de pins (*Pinus sylvestris* et *P. nigra*), de tremble (*Populus tremula*), de châtaignier (*Castanea sativa*) et d'alisier torminal (*Sorbus torminalis*). Elle est enclavée entre l'extension des villes nouvelles proches de Paris au nord et une des plus grandes terres agricoles de France au sud et vers l'ouest, en restant connectée à d'autres massifs boisés par l'est. La seconde, la forêt de Tronçais, est un massif de 11 000ha, au centre de la France, en zone de bocage dégradé laissant place aux grandes cultures céréalières. Les essences d'accompagnement sont rares et présentes en faibles quantités (principalement *F. sylvatica*, *B. pubescens*, *P. sylvestris*, voire *C. betulus*). Les deux forêts sont principalement gérées en futaie régulière, même si la forêt de Rambouillet offre au moins 10% de sa surface en peuplements toujours irrégularisés (taillis sous futaie non encore convertis en futaie régulière et futaie irrégulière). La richesse en chiroptères y est élevée, avec respectivement 20 et 23 espèces, dont la plupart peuvent utiliser occasionnellement, voire exclusivement, des gîtes sylvestres.

En forêt de Rambouillet, le site de Pecqueuse est le seul site hébergeant une colonie de reproduction pour chacune des trois espèces étudiées, alors que les trois autres sites (Charmoie, Etang Rompu et Plainvaux) n'accueillent que des colonies de *P. auritus*. En forêt de Tronçais, le site du Plaix est occupé par une colonie de *M. bechsteinii*, celui de Vernigeole est occupé par une colonie de *P. auritus*, alors que le site de Saloup héberge une colonie pour chacune de ces deux espèces. Si les différents sites de la forêt de Rambouillet ainsi que le site de Plaix en forêt de Tronçais sont inclus dans un massif forestier

avec une forte proportion de peuplements feuillus avec des arbres âgés (malgré la présence de quelques jeunes peuplements feuillus ou de peuplements résineux), les sites de Saloup et de Vernigeole ont été fortement rajeunis. S'il reste encore quelques vieux peuplements feuillus au milieu des perchis de chênes sur le site de Vernigeole, le site de Saloup correspond à un dernier vieux peuplement feuillu enclavé entre des cultures, un étang, des peuplements résineux de très jeunes futaies, des gaulis et des parcelles régénérées depuis les tempêtes de décembre 1999.

2.2. Espèces étudiées

Trois espèces de Chiroptères forestiers ont été étudiées entre 2006 et 2009 : *Myotis bechsteinii*, espèce considérée de fin de succession forestière dans les forêts à bois durs feuillus semi-naturels ou anciens de *Quercus* (Greenaway & Hill, 2005; Dietz & Pir 2009; Dietz 2013), *Myotis nattereri*, espèce de fin de succession forestière dans les forêts humides et à bois tendres (Smith & Racey 2008), et enfin *Plecotus auritus*, espèce utilisant principalement les vieux peuplements forestiers, mais pouvant s'accommoder des jeunes peuplements, et parfois considérée comme pionnière (Meschede & Heller 2003; Rutishauser *et al.* 2012). Ces trois espèces sont considérées comme des espèces de forêts naturelles sur-matures (Kanuch *et al.* 2008). Plusieurs individus ont été capturés au sein d'un même groupe, soit sur leurs terrains de chasse, soit en sortie de leur gîte. Ils ont tous été sexés, mesurés (avant-bras), pesés et examinés (statut reproducteur, âge, présence de blessures ou de parasites). Nous avons ensuite équipé les animaux d'émetteurs pour suivre leurs déplacements et repérer leurs gîtes. Les émetteurs faisaient moins de 5% du poids de l'animal, colle comprise (émetteurs BD2N, Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada, de 0,43gr), pour respecter les préconisations méthodologiques et éthiques proposées par Amelon *et al.* (2009). Les individus ont ensuite été suivis pendant les 3 à 7 nuits suivant l'équipement (selon les conditions météorologiques), et les gîtes de chaque individu ont été recherchés chaque jour à l'aide de récepteurs Regall 2000 (Titley Inc., Australia) couplés à des antennes directionnelles yagi trois éléments (150-152 MHz, Titley Inc., Australia). Les arbres-gîtes ont été localisés à l'aide de GPS (Garmin 60CSx). Au total, 43 individus de *Myotis bechsteinii*, 17 *Myotis nattereri* et 68 *Plecotus auritus* ont été étudiés (tableau 1).

Les mâles adultes de *M. bechsteinii* ont toujours été trouvés seuls dans leurs gîtes (sites de Pecqueuse, Etang Rompu, Plainvaux et Vernigeole), alors que les mâles de *P. auritus* ont pu être observés seuls ou en groupe (sites de Charmoie, Pecqueuse, Etang Rompu et Vernigeole). Seuls des mâles adultes de *P. auritus* ont pu accompagner des femelles de l'espèce.

Tableau 1 : Nombre d'individus suivis par radiolocalisation pour chaque espèce entre les femelles adultes (GES : gestantes ; ALL : allaitantes ; NS : non reproductrices) et juvéniles (NS : non reproductrices), et les mâles adultes (MNS : mâles non reproducteurs) et juvéniles (MNS : non reproducteurs) en forêts de Rambouillet (R) et de Tronçais (T). Le nombre d'arbres découverts pour chaque catégorie de chaque espèce est indiqué (n). Parce qu'il est rare en forêt de Tronçais, *M. nattereri* n'a été étudié qu'en forêt de Rambouillet.

Forêt	<i>M. bechsteinii</i>			<i>M. nattereri</i>		<i>P. auritus</i>		
	R	T	n	R	n	R	T	n
Femelles adultes (GES)	-	4	9	-		9	8	25
Femelles adultes (ALL)	9	4	26	8	10	10	9	28
Femelles adultes (NS)	2	5	36	1	17	8	5	34
Femelles juvéniles (NS)	7	5		8		3	-	
Mâles adultes (MNS)	3	2	24	-		11	2	37
Mâles juvéniles (MNS)	1	1		-		2	2	
Total	22	21	95	17	27	43	25	124

2.3. Description des cavités, des arbres-gîtes et de leur environnement

Une fois les arbres-gîtes repérés, les cavités puis les arbres et leur environnement ont été décrits selon des variables identifiées pour la plupart à partir des résultats de l'étude menée en forêt de Rambouillet sur les Chiroptères et les arbres (Tillon 2005).

Ainsi, au niveau de la cavité, nous avons retenu le **type de cavité** (8 modalités : trou de pic de taille moyenne (diamètre approximatif de l'entrée : 4.5cm), trou de Pic noir, fente, fente ouverte, carie, écorce décollée, base branche cassée, nichoir), le **diamètre externe de l'arbre au niveau de la cavité** (en cm), sa **position sur l'arbre** (4 modalités : tronc sous le houppier, tronc dans houppier, charpentière, branche), la **hauteur** de la cavité dans l'arbre en m, la **vitalité** du support (3 modalités : sain, moribond et mort), le **volume de la cavité** en m³ ainsi que la **hauteur interne au-dessus de l'entrée** en cm, et enfin le **diamètre du couloir d'entrée** en cm et sa **profondeur** en cm.

Au niveau de l'arbre, nous avons noté l'**essence**, le **diamètre** à hauteur de poitrine en cm, la **hauteur totale** en m, la **hauteur du tronc** en m, le **volume** calculé **du houppier** en m³, le **nombre de cavités** susceptibles d'abriter des chiroptères (c'est-à-dire dont la taille supposée en volume interne et en taille de l'entrée permet l'installation d'au moins une chauve-souris), la **vitalité** (3 modalités : sain, moribond et mort) et la **dominance** (dominant ou dominé). Pour le volume du houppier (V_{hou}), nous avons considéré que le houppier était une boule encadrée par sa base (la hauteur des premières branches P_b), la hauteur totale de l'arbre (H_t) et le rayon moyen du houppier (R_m). Il a donc été calculé comme suit :

$$V_{hou} = \frac{4}{3} \pi \cdot \left(\left(\frac{(H_t - P_b)}{2} \right) + R_m \right)^3$$

Au niveau du peuplement forestier environnant (jusqu'à 30m autour de l'arbre), nous avons retenu le **stade de l'unité de gestion** (4 modalités : semis à perchis, jeune futaie, futaie, vieille futaie), la **hauteur dominante** en m, la **surface terrière** totale, la **surface terrière des gros bois feuillus** (à partir de 47,5cm dbh) et des **gros bois résineux**, la **proportion de gros bois** (surface terrière des gros bois/surface terrière totale), le **nombre d'arbres morts debouts**, dont le **nombre d'arbres morts supérieurs à 30 cm** de diamètre (30cm étant le diamètre à partir duquel peuvent apparaître les premières grosses cavités

(Larrieu & Cabanettes 2012) pouvant accueillir de notre point de vue un groupe de chiroptères), le **volume de bois mort debout** en m³, une estimation du **volume de bois mort au sol** en m³, le **nombre de trous de pic**, de **fentes** et **d'autres cavités**, la **distance à la première lisière** en m, l'**encombrement de la végétation** estimé à l'œil en volume total d'encombrement par la végétation (feuilles + troncs et branches) en deux strates de hauteur, **du sol à 15m de hauteur** et **au-dessus de 15m (en m³)**.

Nous avons calculé le volume total de bois mort debout (Vol) à partir de la formule :

$$Vol = \sum_{i=1}^n (\pi r^2 \cdot h_i \cdot c)$$

où c est un facteur de décroissance calculé sur la moyenne des arbres (c = 0,8 pour les arbres de la forêt de Rambouillet, et c = 0,9 pour les arbres de la forêt de Tronçais³), h est la hauteur des arbres et r le rayon de chaque arbre (Bruciamacchie 2005; Paillet *et al.* 2015). La formule entre parenthèses a donc été appliquée à chaque arbre mort, puis les valeurs obtenues ont été additionnées pour obtenir le volume total de bois mort debout. Nous avons considéré que le houppier voyait son volume de bois décroître de la même manière que le tronc, et que pouvait lui être appliqué le même taux de décroissance que pour le tronc. Le volume de bois mort au sol a été estimé par la méthode du « line intercept sampling » en étoiles à trois branches pour les brins dont le diamètre était inférieur à 30 cm et par cubage en plein pour les tiges de diamètre supérieur à 30 cm (Marshall *et al.* 2000; Bruciamacchie 2005; Paillet *et al.* 2015). Les distances ont été mesurées à l'aide d'un télémètre laser.

2.4. Analyse des relations entre la typologie des arbres sélectionnés et le statut des individus

Au total, 182 arbres ont été décrits, ainsi que leur environnement et la cavité utilisée par au moins un Chiroptère. Tous ces arbres ont été utilisés au moins une fois par l'une des trois espèces. Les variables descriptives du statut des individus pour chacune des trois espèces (femelle gestante (GES), femelle allaitante (ALL), femelle sexuellement non active (NS), mâle sexuellement non actif (MNS) ont été mises en relation avec les variables quantitatives et descriptives des cavités, des arbres et de l'environnement des arbres. Nous avons comptabilisé pour chaque arbre l'occurrence de chacun des statuts reproducteurs pour chaque espèce (le nombre de jours de présence pour chaque individu). Pour *M. nattereri*, seuls les statuts allaitants (ALL) et non reproducteurs (NS) ont été rencontrés parmi les dix-sept individus étudiés, et les arbres de la forêt de Tronçais ont été retirés du jeu de données, permettant néanmoins de maintenir encore 132 arbres lors des analyses. Nous avons d'abord utilisé une analyse en composantes principales sur les variables quantitatives descriptives pour observer la structure des données selon l'espèce, les sites et les statuts reproducteurs. Nous avons ensuite modélisé la réponse des Chiroptères aux différentes variables descriptives et quantitatives en utilisant des régressions linéaires univariées pour des distributions de Poisson (R 3.0.2 software (R Development Core Team 2008), fonction `glm` du package *lme4*). Parce que la qualité du milieu peut varier selon les sites étudiés et influencer sur la reproduction des colonies étudiées mais aussi sur la qualité des arbres à cavités disponibles, nous avons ajouté un effet aléatoire « forêt et site » à chaque modèle. Les modèles ont été classés à l'aide du calcul de leur AICc (de la plus petite valeur à la plus grande, fonction AIC, package *AICcmodavg*) afin de mettre en évidence les trois modèles les plus explicatifs qui montrent les variables expliquant le mieux la sélection des arbres à cavités (indépendamment de leur significativité). La

³ Les facteurs de décroissance pour chacune de ces deux forêts sont disponibles dans des documents propres à chaque forêt permettant de cuber les arbres : les tarifs de cubage.

significativité de chaque modèle a été calculée à l'aide de la fonction ANOVA (package *lme4*). Seules les variables significatives ($p < 0.05$ pour tous les modèles) ont été sélectionnées, leur contribution, i.e. leur direction et leur magnitude pour chaque modèle, ayant été notée.

Enfin, quand des relations significatives ont été révélées par les modélisations, nous avons recherché des valeurs de seuil expliquant les réponses. Les estimations de ces seuils ont été calculées à l'aide de la méthode du partitionnement récursif (Hothorn *et al.* 2006). Seuls les seuils significatifs ($p < 0.05$) ont été reportés ici. Basés sur 1 000 ré-échantillonnages aléatoires, des intervalles de confiance IC à 80% (définissant des rangs plus étroitement que les IC à 95%) ont été calculés pour tous les seuils (R-packages *party* et *boot*). En comparaison avec d'autres modèles utilisés dans cette étude, cette méthode ne permet pas de fournir la structure spatiale des données, les modélisations présentées plus haut apportant ces éléments de réponse.

3. Résultats.

Dans les 182 arbres-gîtes identifiés avec au moins l'une des trois espèces, 356 occurrences ont été dénombrées, toutes espèces et tous statuts reproducteurs confondus (tableau 2). Certains gîtes ont été utilisés par des espèces différentes ou des individus au statut reproducteur différent au sein d'une même espèce. Selon les sites et le statut reproducteur des individus pour chaque espèce, les arbres se distribuent différemment au regard de la projection des variables quantitatives descriptives sur les premiers axes de l'ACP (figure 1). Les sites de Saloup et de Vernigeole (tous deux en forêt de Tronçais) se démarquent des autres sites étudiés tant pour *M. bechsteinii* que pour *P. auritus*, démontrant un effet site à prendre en compte lors des analyses. Si les femelles gestantes de *M. bechsteinii* semblent sélectionner des arbres différents des autres statuts reproducteurs de l'espèce, les dissemblances sont peu marquées pour les deux autres espèces, indiquant une sélectivité des arbres à cavités différente selon l'espèce et le statut reproducteur de l'individu. Pour *M. bechsteinii*, les femelles gestantes n'ont été étudiées qu'en forêt de Tronçais, où les arbres sont généralement plus hauts de 10m qu'en forêt de Rambouillet, pouvant expliquer en partie leur positionnement sur l'axe 2 de l'ACP. Les modélisations réalisées pour les trois espèces montrent des résultats différents selon l'espèce et le statut reproducteur des individus.

Tableau 2 : Occurrences des individus de chacune des trois espèces de Chiroptères dans les arbres-gîtes identifiés sur les différents sites d'étude dans les forêts de Rambouillet et de Tronçais pour quatre statuts reproducteurs. Entre crochets figurent les occurrences maximales pour un même arbre, limitées aux individus équipés d'un émetteur. D'autres individus ont pu être présents dans le gîte sans qu'ils aient pu être comptés. *M. nattereri* n'a été étudié qu'en forêt de Rambouillet.

	<i>M. bechsteinii</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>P. auritus</i>
Femelles gestantes	10 [2]	-	35 [3]
Femelles allaitantes	40 [4]	21 [6]	55 [5]
Femelles non reproductrices	61 [5]	36 [9]	39 [3]
Mâles	24 [1]	-	35 [1]
Total	135	57	164

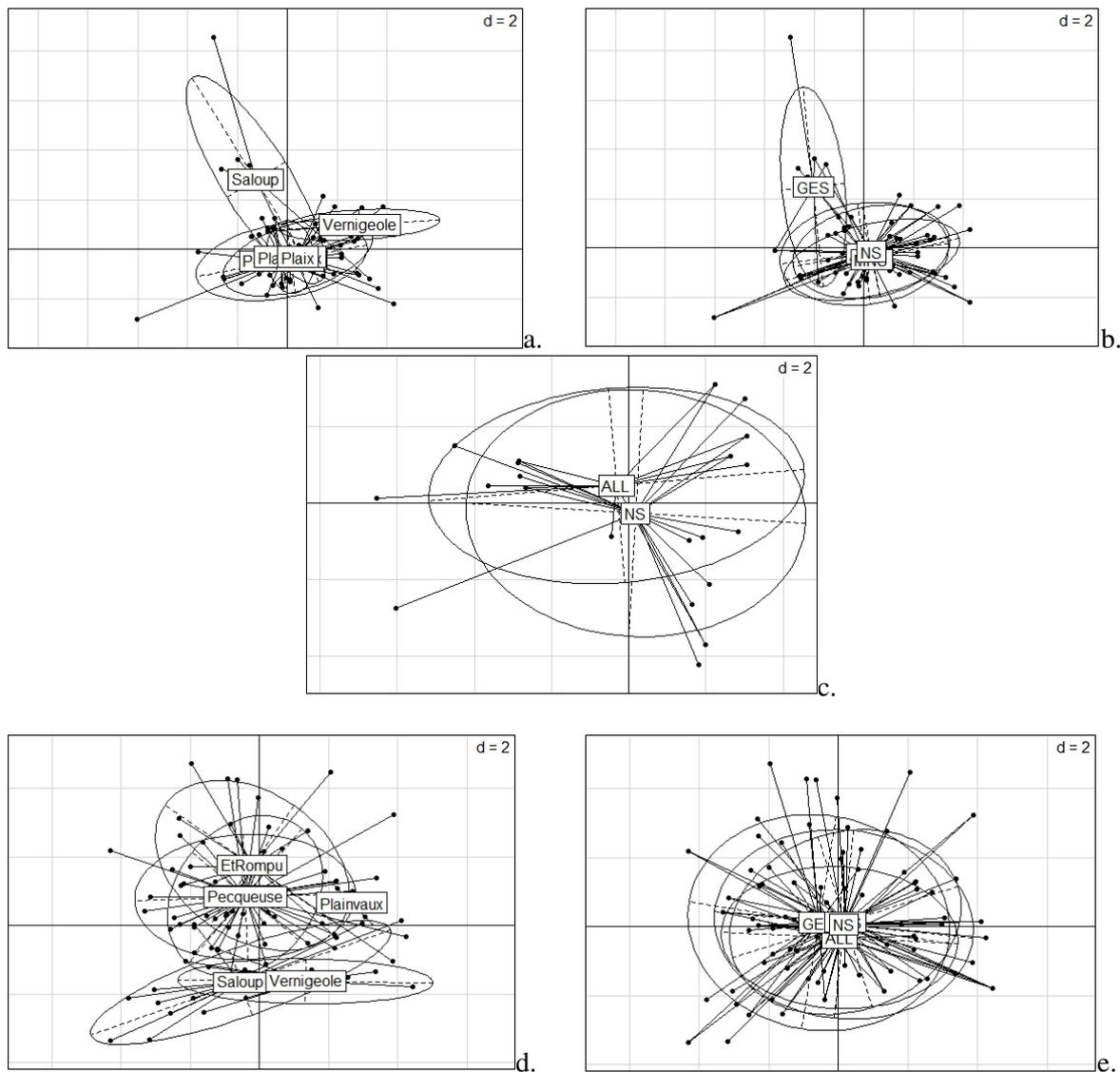


Figure 1 : Distribution des arbres-gîtes de trois espèces de Chiroptères forestiers en forêt de Rambouillet (sites : Charmoie, Etang Rompu, Pecqueuse, Plainvaux) et de Tronçais (sites : Plaix, Saloup et Vernigeole) réalisée à l'aide d'une ACP sur les variables quantitatives (représentation des axes 1 et 2) selon les sites et le statut des individus (femelle gestante GES, femelle allaitante ALL, femelle non reproductrice NS et mâle MNS), respectivement pour *Myotis bechsteinii* (a et b), *M. nattereri* (c : pour les statuts reproducteurs uniquement, puisqu'un seul site a été étudié) et *Plecotus auritus* (d et e).

3.1. Facteurs influençant la sélection des arbres par *M. bechsteinii*

Chez *Myotis bechsteinii*, les arbres sélectionnés parmi ceux exploités par au moins l'une des trois espèces étudiées sont principalement les chênes vivants de gros diamètre et dominants (tableau 3). Huit variables sont significatives pour les femelles gestantes, neuf pour les femelles allaitantes, huit pour les femelles non reproductrices, et seulement une pour les mâles.

En considérant les valeurs de l'AICc, les femelles gestantes dépendent d'abord de la hauteur de l'arbre (AICc = 67,56), puis de la hauteur de la cavité dans l'arbre (AICc = 67,59) et de la hauteur du tronc (AICc = 68,31). Pourtant, la significativité des variables montre qu'elles recherchent des cavités hautes

dans les arbres par rapport au sol avec une entrée profonde, sur des arbres de gros diamètre à forte hauteur totale et avec une hauteur de tronc élevée (tableau 3). Le peuplement environnant ces arbres est d'autant plus propice que la proportion de gros bois augmente, que le volume de bois mort debout est élevé, avec un fort encombrement par la végétation au-dessus de 15 m. Les femelles gestantes sélectionnent les vieilles futaies et évitent les jeunes stades (du fourré au haut-perchis). Nous avons trouvé des valeurs de seuil pour plusieurs variables : la hauteur de la cavité dans l'arbre ($T = 19$ m, $IC80\% = [17-23]$), le diamètre de l'arbre ($T = 93$ cm, $IC80\% = [45-93]$) ainsi que sa hauteur totale ($T = 38$ m, $IC80\% = [34-38]$) et la hauteur du tronc sous le houppier ($T = 17$ m, $IC80\% = [15-20]$), puis la proportion de gros bois ($T = 0,769$, $IC80\% = [0,658-0,786]$) et l'encombrement par la végétation au-dessus de 15 m ($T = 5\ 654$ m³, $IC80\% = [4\ 595-8\ 129]$) (figures 2a et 2f).

Les femelles allaitantes dépendent du type de cavité ($AICc = 191,69$), puis dans l'environnement des arbres-gîtes du nombre de gros bois morts ($AICc = 195,47$) et du volume de bois mort debout ($AICc = 203,95$). Elles sélectionnent significativement des cavités dont l'entrée est profonde sur une partie de l'arbre de gros diamètre au niveau de la cavité. Peu de critères lient ces femelles aux arbres, elles sélectionnent des arbres sains et évitent les arbres moribonds. A l'échelle du peuplement, la relation est positive avec la proportion de gros bois, le nombre de trous de pics et le bois mort debout (le nombre d'arbres morts debout, dont le nombre d'arbres morts supérieurs à 30 cm, et le volume de bois mort debout). Elles sélectionnent les vieilles futaies et évitent les jeunes stades (du fourré au haut-perchis). Nous avons trouvé des valeurs de seuil pour cinq variables : la profondeur de l'entrée de la cavité ($T = 7$ cm, $IC80\% = [3-13]$), puis la proportion de gros bois dans le peuplement ($T = 0,721$, $IC80\% = [0,655-0,769]$), le nombre de trous de pics dans le peuplement ($T = 6$, $IC80\% = [0-6]$), le nombre d'arbres morts de gros diamètre ($T = 1$, $IC80\% = [0-1]$) et le volume de bois mort debout ($T = 7\ 166$ m³, $IC80\% = [1\ 150-7\ 166]$) (figures 3a à 3e).

Les femelles non reproductrices dépendent de l'encombrement par la végétation du sol à 15m de hauteur ($AICc = 79,25$), du stade de l'unité de gestion ($AICc = 256,77$) et du type de cavité ($AICc = 257,84$). Elles sélectionnent significativement des cavités avec une entrée profonde, sur des arbres avec peu de cavités et dominés (les arbres dominants étant évités) mais avec un grand tronc. Les peuplements sélectionnés sont les vieilles futaies (les jeunes stades étant évités) à forte proportion de gros bois, dont des gros arbres morts (en nombre d'arbres et en volume de bois mort debout). Un seuil n'a été détecté que pour la proportion de gros bois ($T = 0,781$, $IC80\% = [0,658-0,917]$) (figure 3f).

Enfin, les mâles dépendent de la vitalité du support au niveau de la cavité ($AICc = 148,40$), du volume de la cavité ($AICc = 150,05$) et de la surface terrière totale du peuplement ($AICc = 150,30$). Pourtant, ils ne sélectionnent significativement que des arbres de faible hauteur totale, sans qu'aucun seuil ne soit détectable.

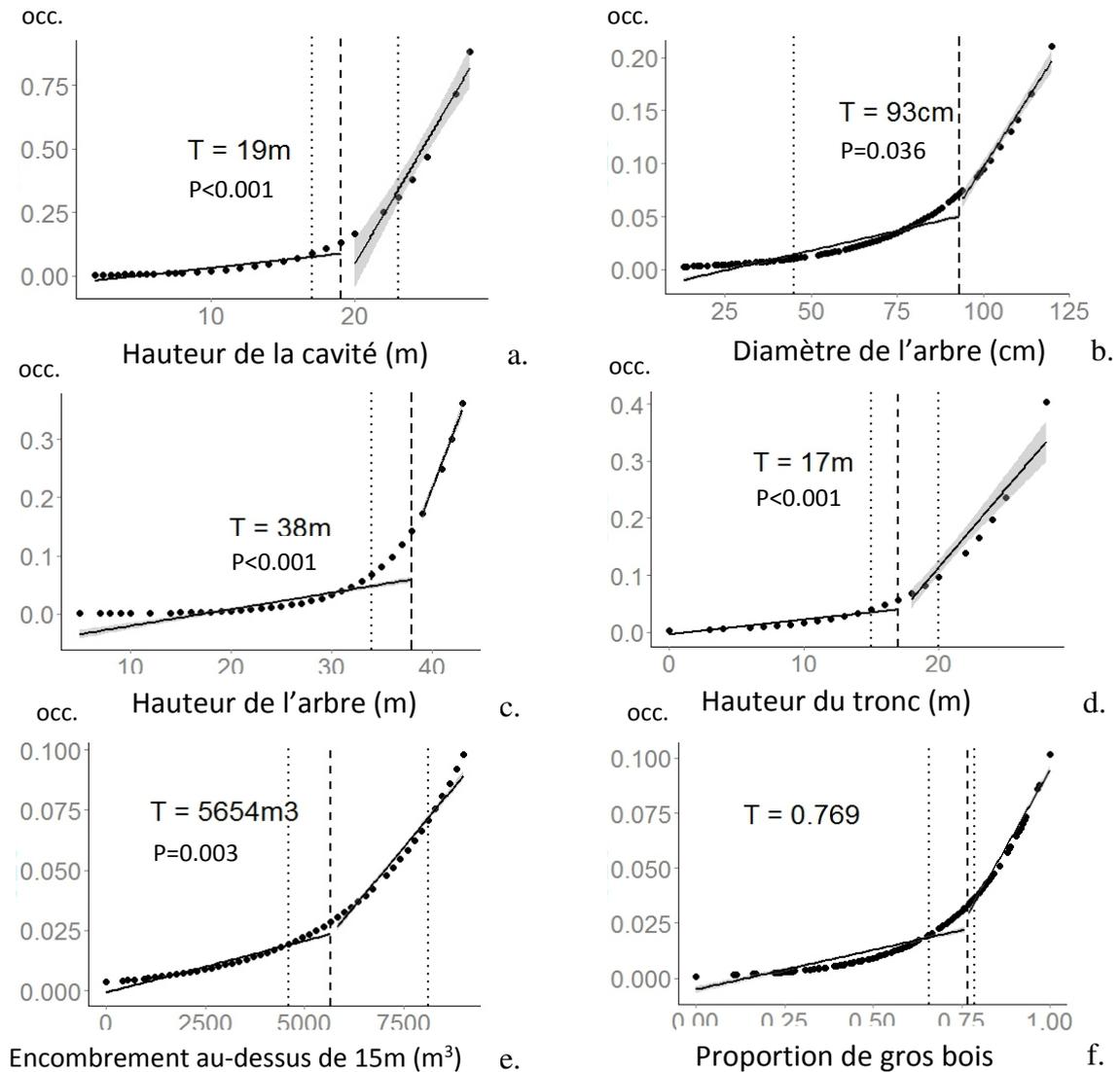


Figure 2 : Estimation du seuil calculé par partitionnement récursif (Hothorn *et al.* 2006) pour les variables auxquelles répondent les femelles gestantes de *M. bechsteinii*. Seules six valeurs de seuil ont été détectées. La valeur du seuil (T) reportée sur chaque graphique est représentée par une ligne de tirets longs, les lignes de tirets courts représentant les intervalles de confiance à 80%. En ordonnées figurent les nombres d'occurrence (occ.). Les valeurs proposées en ordonnée sont issues d'une estimation ajustée de l'occurrence réalisée lors de la régression.

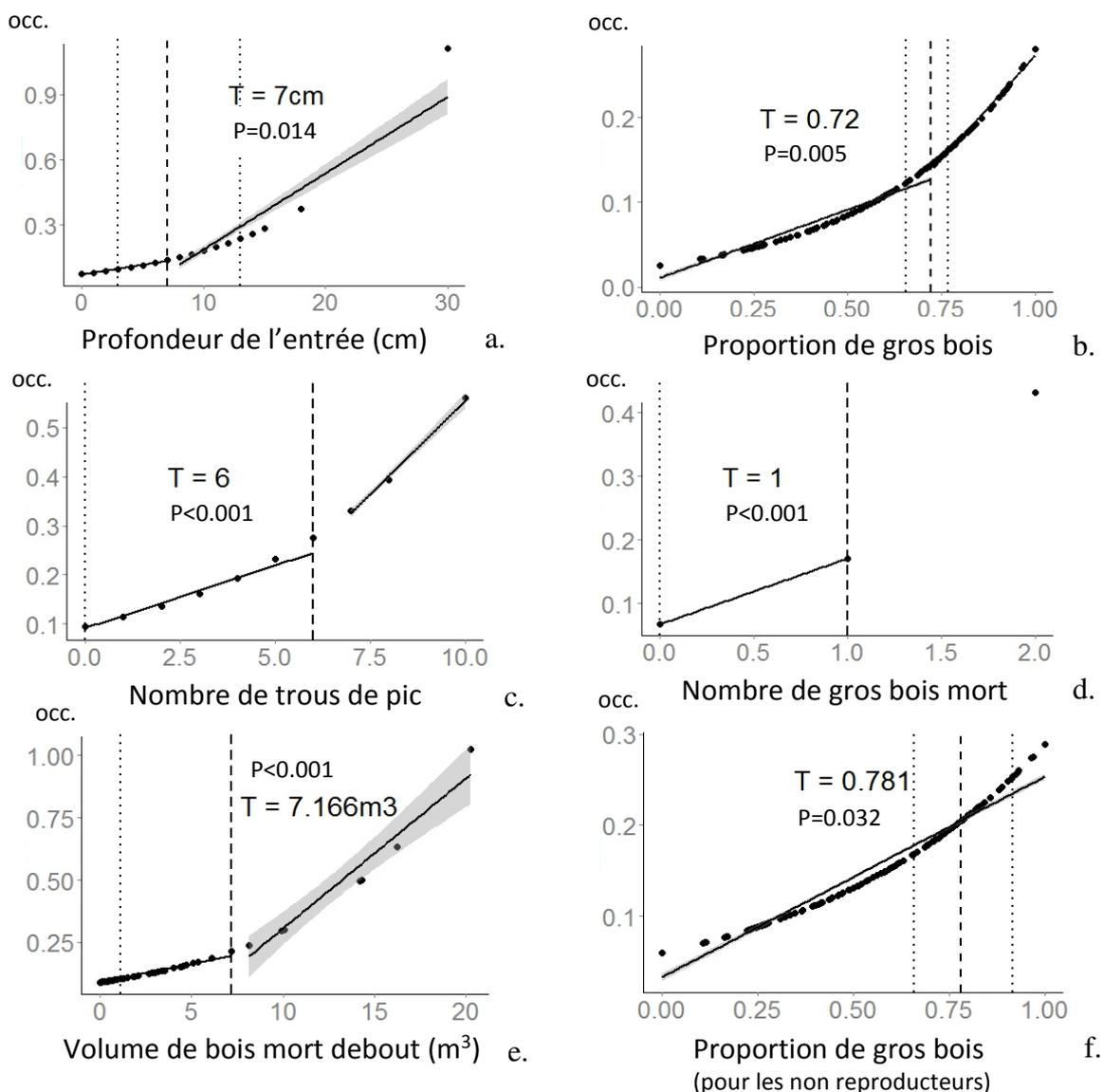


Figure 3 : Estimation du seuil calculé par partitionnement récursif (Hothorn *et al.* 2006) pour les variables auxquelles répondent les femelles allaitantes de *M. bechsteinii* (a à e) ainsi que pour les femelles non reproductrices (f). La valeur du seuil (T) est reportée sur chaque graphique et est représentée par une ligne de tirets longs, les lignes de tirets courts représentant les intervalles de confiance à 80%. En ordonnées figurent les nombres d'occurrence (occ.). Les valeurs proposées en ordonnée sont issues d'une estimation ajustée de l'occurrence réalisée lors de la régression.

3.2. Facteurs influençant la sélection des arbres par *M. nattereri*

Parmi les arbres découverts avec au moins l'une des trois espèces étudiées, *Myotis nattereri* utilise soit des trous de pic sur des chênes vivants de gros diamètre (dans 7 cas sur 21), soit des fissures étroites sur des bouleaux vivants de petite taille en hauteur et diamètre (dans 12 cas sur 21). Une carie et une écorce décollée ont été utilisées seulement une fois par un individu isolé. Les femelles allaitantes dépendent d'abord de la proportion de gros bois dans le peuplement forestier (AICc = 132,30), puis du stade de l'unité de gestion (AICc = 132,61) et de la position de la cavité sur l'arbre (AICc = 134,10). Elles

réagissent significativement à sept variables (avec essentiellement un comportement d'évitement), alors que les femelles non reproductrices réagissent à quinze variables.

Les femelles allaitantes évitent les arbres de gros diamètre, sains et dominés, ainsi que les futaies. Elles sélectionnent des peuplements avec une faible proportion de gros bois, un faible encombrement végétal au-dessus de 15m de hauteur, mais dense du sol à 15m (c'est-à-dire à hauteur des gîtes recensés dans notre étude). Un seuil n'a été détecté que pour la proportion de gros bois ($T = 0,105$, $IC80\% = [0,000-0,729]$) (figure 4a).

Les femelles non reproductrices dépendent d'abord du diamètre de l'arbre ($AICc = 141,19$), de la surface terrière des gros bois feuillus ($AICc = 172,73$) et de la proportion de gros bois ($AICc = 181,77$). Elles utilisent des cavités sur le tronc, peu hautes dans l'arbre par rapport au sol et dont la hauteur interne au-dessus de l'entrée est élevée. Les arbres sélectionnés sont petits avec des troncs petits et au houppier peu développé (faible volume), loin des lisières forestières. Les jeunes futaies, futaies et vieilles futaies sont évitées. Les peuplements présentent une faible surface terrière et une faible proportion de gros bois, même si la surface terrière des gros bois résineux intervient favorablement. Ils présentent peu de fentes, mais un grand nombre d'arbres morts. Enfin, ces peuplements sont fortement encombrés du sol à 15m de hauteur, puis faiblement encombrés au-dessus de 15m de hauteur (figures 5b et 5c). Des seuils ont été détectés pour quatre variables : la proportion de gros bois ($T = 0,111$, $IC80\% = [0,000-0,729]$), la surface terrière ($T = 6,276m^2$, $IC80\% = [6,048-17,035]$), la surface terrière des gros bois résineux ($T = 0,661m^2$, $IC80\% = [0,000-3,3063]$) et l'encombrement par la végétation au-dessus de 15m de hauteur ($T = 3\ 357\ m^3$, $IC80\% = [2\ 121-3\ 358]$) (figures 4b à 4e).

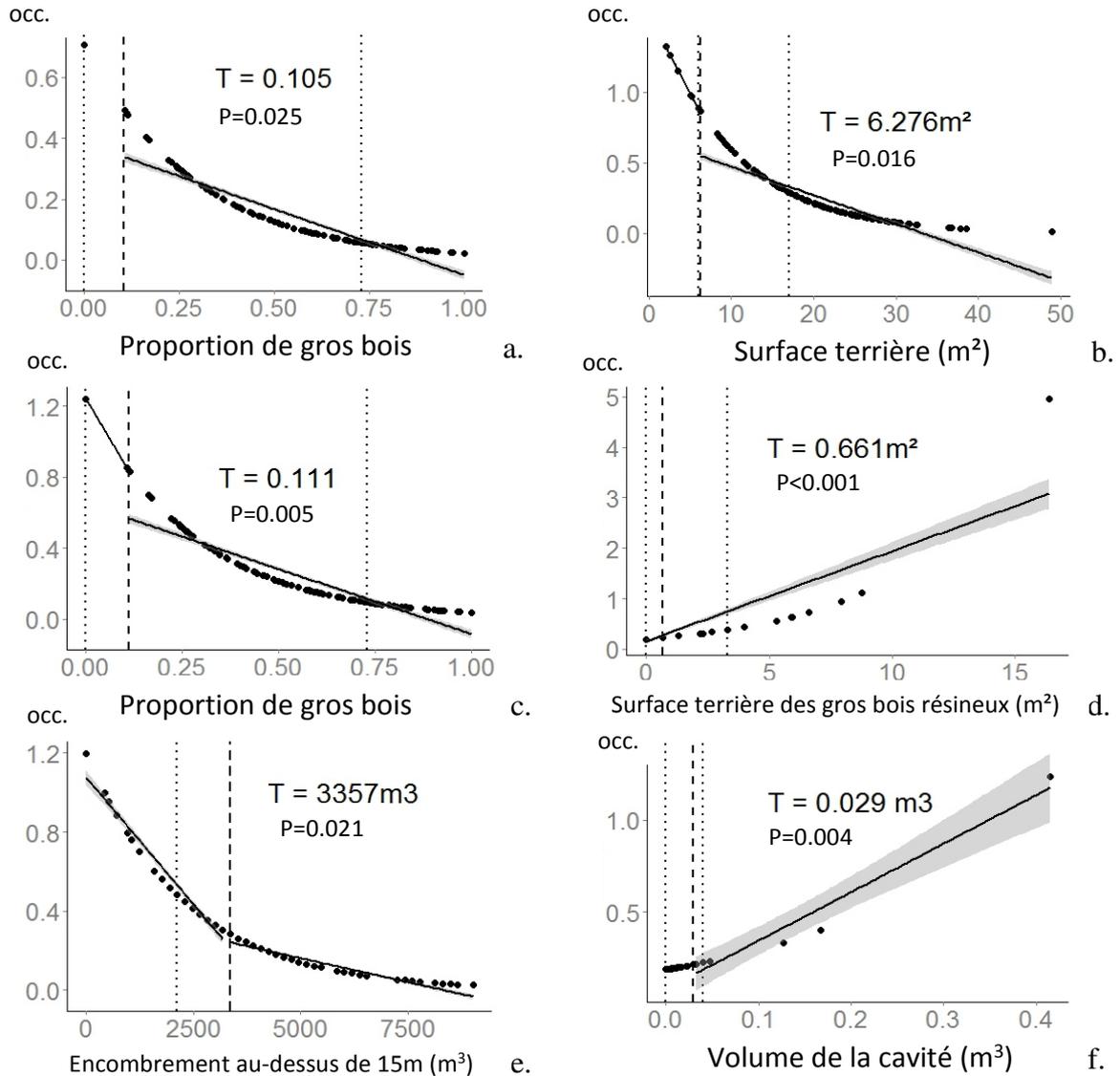


Figure 4 : Estimation du seuil calculé par partitionnement récursif (Hothorn *et al.* 2006) uniquement pour les variables explicatives avec un seuil détectable auxquelles les femelles allaitantes (a) et les femelles non reproductrices (b à e) de *M. nattereri* répondent. La valeur du seuil (T) est reportée sur chaque graphique et est représentée par une ligne de tirets longs, les lignes de tirets courts représentant les intervalles de confiance à 80%. Dans les mêmes conditions, une seule valeur de seuil a été trouvée pour les mâles de *P. auritus* pour le volume de la cavité (f). En ordonnées figurent les nombres d'occurrence (occ.). Les valeurs proposées en ordonnée sont issues d'une estimation ajustée de l'occurrence réalisée lors de la régression.

3.3. Facteurs influençant la sélection des arbres pour *P. auritus*

Plecotus auritus montre très peu de sélectivité en comparaison des deux précédentes espèces (tableau 5). Les arbres-gîtes sont des chênes de gros diamètre (les individus gîtent dans des trous de pic ou des fissures, occasionnellement dans des parties un peu dégradées comme des caries mais encore vivantes), sinon des hêtres ou des bouleaux (fissures hautes dans les arbres). Les femelles gestantes dépendent prioritairement du volume de bois mort debout (AICc = 204,17), de l'encombrement par la végétation

du sol à 15m de hauteur (AICc = 206,40) et du diamètre de l'arbre (AICc = 206,84). Elles ne font pourtant qu'éviter significativement les cavités sur le tronc et sur le tronc dans le houppier.

Les femelles allaitantes dépendent de la vitalité de l'arbre (AICc = 151,93), de la vitalité de la cavité (AICc = 151,96) et de la position de la cavité sur l'arbre (AICc = 151,98). Les valeurs de l'AICc de ces modèles sont très proches et ne permettent pas de les séparer formellement. Significativement, ces individus évitent surtout les écorces décollées et sélectionnent des peuplements à l'encombrement végétal important au-dessus de 15m de hauteur.

Les femelles non reproductrices dépendent du nombre de trous de pic dans le peuplement (AICc = 203,39), du nombre d'arbres morts debout (AICc = 204,33) et du volume de bois mort au sol (AICc = 204,49). Seul le nombre élevé de trous de pic dans le peuplement explique la sélection significative des arbres pour ces individus.

Enfin, les mâles dépendent de l'encombrement par la végétation au-dessus de 15m de hauteur (AICc = 187,33), de la surface terrière des gros bois résineux (AICc = 188,79) et du volume de la cavité (AICc = 190,09). Ils ne recherchent de manière significative que des cavités avec un fort volume à l'intérieur. Nous n'avons détecté de seuil que pour le volume de la cavité ($T = 0,029 \text{ m}^3$, $IC80\% = [1e^{-04}-0,039]$) (figure 4f).

Tableau 3 : Résultats des modélisations réalisées sur chaque variable descriptive des cavités, des arbres et des peuplements environnants les arbres gîtes pour *Myotis bechsteinii*, pour les différents statuts reproducteurs suivis : femelle gestante, femelle allaitante, femelle non reproductrice et mâle. Ne sont présentés ici que les variables pour lesquelles au moins un modèle était significatif entre les quatre statuts reproducteurs. Pour chaque modèle, nous avons indiqué la direction, la magnitude (magn.) et la valeur de l'erreur standard (SE) de la réponse, ainsi que la significativité de l'Anova (0.001 '***', 0.01 '**', 0.05 '*'). Pour chaque variable qualitative ne sont fournies que les modalités significatives. En gras figurent pour chaque statut les variables identifiées par l'AICc.

		Femelles gestantes	Femelles allaitantes	Femelles non reproductrices	Mâles
		Direction et magn.	Direction et magn.	Direction et magn.	Direction et magn.
Cavité					
Diamètre externe au niveau de la cavité			0,019* (SE: 0,009)		
Hauteur de la cavité dans l'arbre		0,209*** (SE: 0,047)			-0,024*** (SE: 0,004)
Profondeur du couloir d'entrée		0,106* (SE: 0,053)	0,092*** (SE: 0,025)	0,054* (SE: 0,024)	
Arbre					
Diamètre		0,041* (SE: 0,016)			
Hauteur totale		0,208*** (SE: 0,049)			
Hauteur du tronc		0,204** (SE: 0,072)		0,059* (SE: 0,024)	
Nombre de cavités				-0,133* (SE: 0,062)	
Vitalité	sain		1,543* (SE: 0,731)		
	moribond		-4,386** (SE: 1,472)		
Dominance	dominant			-3,461* (SE: 1,413)	
	dominé			0,624* (SE: 0,270)	
Peuplement					
Stade de l'unité de gestion	vieille futaie	2,701* (SE: 1,080)	2,701* (SE: 1,080)	1,202* (SE: 0,516)	
	fourré perchis	-4,338** (SE: 1,425)	-4,338** (SE: 1,425)	-3,575* (SE: 1,647)	
Proportion de gros bois		5,034* (SE: 2,251)	2,365** (SE: 0,755)	1,523** (SE: 0,549)	
Nombre d'arbres morts			0,343* (SE: 0,136)		
Nombre d'arbres morts de diamètre supérieur à 30cm			0,929*** (SE: 0,194)	0,473** (SE: 0,175)	
Volume de bois mort debout		0,136*** (SE: 0,003)	0,120*** (SE: 0,029)	0,063* (SE: 0,031)	
Nombre de trous de pic			0,167** (SE: 0,059)		
Encombrement végétal au-dessus de 15m		3,9e-04* (SE: 1,8e-04)			

Tableau 4 : Résultats des modélisations réalisées sur chaque variable descriptive des cavités, des arbres et des peuplements environnants les arbres gîtes pour *Myotis nattereri*, pour les différents statuts reproducteurs suivis : femelle allaitante et femelle non reproductrice. Ne sont présentés ici que les variables pour lesquelles au moins un modèle était significatif entre les quatre statuts reproducteurs. Pour chaque modèle, nous avons indiqué la direction, la magnitude (magn.) et la valeur de l'erreur standard (SE) de la réponse, ainsi que la significativité de l'Anova (0.001 '***', 0.01 '**', 0.05 '*'). Pour chaque variable qualitative ne sont fournies que les modalités significatives. En gras figurent pour chaque statut les variables identifiées par l'AICc.

	Modalité	Femelles allaitantes Direction et magn.	Femelles non reproductrices Direction et magn.
<i>Cavité</i>			
Position sur l'arbre	tronc		1,963** (SE: 0,734)
Hauteur dans l'arbre			-0,167*** (SE: 0,051)
Hauteur interne au-dessus de l'entrée			0,010*** (SE: 0,002)
<i>Arbre</i>			
Diamètre		-0,020* (SE: 0,009)	
Hauteur totale			-0,071** (SE: 0,026)
Hauteur du tronc			-0,102** (SE: 0,035)
Volume du houppier			-3,9e-04* (SE: 1,9e-04)
Vitalité	sain	-1,008* (SE: 0,484)	
Dominance	dominé	-1,349* (SE: 0,624)	
<i>Peuplement</i>			
Stade de l'unité de gestion	jeune futaie		-2,809** (SE: 1,038)
	futaie	-1,156** (SE: 0,444)	-0,924** (SE: 0,350)
	vieille futaie		-330,553* (SE: 154,377)
Proportion de gros bois		-2,983*** (SE: 0,849)	-3,005*** (SE: 0,644)
Surface terrière			-0,084*** (SE: 0,021)
Surface terrière des gros bois résineux			0,173*** (SE: 0,030)
Nombre d'arbres morts			0,299* (SE: 0,123)
Nombre de fentes			-0,011*** (SE: 0,002)
Distance à la lisière			0,009*** (SE: 0,002)
Encombrement végétal du sol à 15m		2,8e-04** (SE: 9,5e-05)	1,6e-04* (SE: 7,5e-05)
Encombrement végétal au-dessus de 15m de hauteur		-3,5e-04** (SE: 1,2e-04)	-3,8e-04*** (SE: 9,1e-05)

Tableau 5 : Résultats des modélisations réalisées sur chaque variable descriptive des cavités, des arbres et des peuplements environnants les arbres gîtes pour *Plecotus auritus*, pour les différents statuts reproducteurs suivis : femelle gestante, femelle allaitante, femelle non reproductrice et mâle. Ne sont présentés ici que les variables pour lesquelles au moins un modèle était significatif entre les quatre statuts reproducteurs. Pour chaque modèle, nous avons indiqué la direction, la magnitude (magn.) et la valeur de l'erreur standard (SE) de la réponse, ainsi que la significativité de l'Anova (0.001 '***', 0.01 '**', 0.05 '*'). Pour chaque variable qualitative ne sont fournies que les modalités significatives. En gras figurent pour chaque statut les variables identifiées par l'AICc.

		Femelles gestantes	Femelles allaitantes	Femelles non reproductrices	Mâles
	Modalité	Direction et magn.	Direction et magn.	Direction et magn.	Direction et magn.
<i>Cavité</i>					
Type de cavité	Ecorce décollée		-2,219* (SE: 1,119)		
Position sur l'arbre	Tronc	-1,691* (SE: 0,782)			
	Tronc (dans houppier)	-1,742* (SE: 0,760)			
Volume de la cavité					4,851* (SE: 2,075)
<i>Arbre</i>					
	Aucune réponse				
<i>Peuplement</i>					
Nombre de trous de pic				0,162* (SE: 0,073)	
Encombrement végétal en dessous de 15m de hauteur			2,1e-04* (SE: 8,6e-05)		

4. Discussion.

Parmi les arbres à cavités, ceux qui ont été étudiés ici se limitent aux arbres ayant au moins une fois hébergé un individu d'une des trois espèces : *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*. Nos résultats montrent un niveau de sélectivité des gîtes très différent selon l'espèce et le sexe. Les femelles de *M. bechsteinii* présentent une forte sélectivité des gîtes, avec de nombreuses variables explicatives. Celles de *M. nattereri* présentent plutôt un comportement d'évitement, avec la plupart du temps des relations négatives pour certaines variables. Enfin, les femelles de *P. auritus* montrent très peu de sélectivité dans la sélection de ses gîtes. Même si chaque espèce de chiroptère sélectionne un type de cavité (Meschede & Heller 2003; Pénicaud 2006), les gîtes observés répondent néanmoins à un modèle général des types de gîtes et d'arbres utilisés par les Chiroptères proche de celui proposé par Tillon & Aulagnier (2014) et Tillon *et al.* (2015) : des trous de pics ou des fissures étroites dans des feuillus vivants principalement de gros diamètre, hauts et dominants. Les femelles des trois espèces ont utilisé des cavités stables dans le temps, comme les trous de pic et les fissures dans des arbres vivants, cavités considérées comme longévives selon Larrieu & Cabanettes (2012). Enfin, les mâles de *M. bechsteinii* et *P. auritus*, seuls étudiés, ne montraient pas de sélectivité particulière sur les types de cavités et d'arbres gîtes.

Des différences ont été détectées entre les femelles gestantes et allaitantes chez *Myotis bechsteinii* et *Plecotus auritus*. Ce résultat s'explique par le comportement nécessairement différent entre ces deux saisons, l'élevage des jeunes imposant aux femelles de revenir régulièrement au gîte pour allaiter, comme cela a été montré chez les trois espèces (Entwistle *et al.* 1996; McLean & Speakman 1997; Swift 1997; Kerth *et al.* 2011), alors qu'elles sont moins contraintes en dehors de cette période et peuvent quitter le gîte le soir pour n'y revenir qu'au matin (chapitre 7). En début d'allaitement (fin juin et début juillet), les femelles des trois espèces ont régulièrement sélectionné des trous de pic dans des gros chênes (dans le houppier ou sur les grosses branches), même si ce résultat n'est pas toujours apparu comme significatif. Seules les femelles allaitantes de *P. auritus* ont montré une sélection significative du type de cavité, en évitant les écorces décollées. Le type de cavité (trou de pic) était le premier critère de sélection (selon l'AICc) pour les femelles de *M. bechsteinii*. Les trous de pic pourraient jouer un rôle crucial, permettant au moins occasionnellement aux colonies de se rassembler en effectifs plus importants lors de cette phase de la reproduction. Ce comportement avait été observé pour *M. bechsteinii* (Reckardt & Kerth 2007; Dietz & Pir 2009; Napal *et al.* 2009; Hohti *et al.* 2011) et pour *M. nattereri* (Smith & Racey 2005). Pour les femelles allaitantes de *M. bechsteinii*, nous avons ainsi pu mettre en évidence que les gîtes sélectionnés présentaient au moins six autres trous de pic à proximité dans le peuplement environnant, probablement pour favoriser la fidélité des colonies au groupe d'arbres sélectionné. Ces cavités longévives (sur support vivant) favorisent le maintien de conditions thermiques favorables notamment en période d'élevage des jeunes (Tillon & Aulagnier 2014), les températures stables étant une condition indispensable pour que des gîtes soient sélectionnés par les individus des trois espèces (Otto *et al.* 2013). Cette assertion est renforcée pour les femelles allaitantes de *M. bechsteinii* puisque nos résultats montrent qu'elles sélectionnent des gîtes sur des parties saines et épaisses des arbres. Ces types de gîte favorisent le maintien de températures moyennes plus élevées et stables lors de la présence des individus que les autres types de cavités et limitent les températures extrêmes, l'épaisseur du bois jouant un rôle de tampon thermique (Tillon & Aulagnier 2014). Ces conditions sont indispensables chez cette espèce dont les exigences thermiques dans les gîtes sont particulièrement très élevées (Hörig & Dietz 2013; Otto *et al.* 2013) En complément, *M. bechsteinii*

sélectionne des gîtes hauts dans les arbres en période de gestation (au-delà de 19m), permettant probablement d'augmenter le réchauffement du gîte par ensoleillement direct pour optimiser les besoins en énergie, comme chez d'autres espèces nord-américaines (Vonhof & Barclay 1996).

Pour ces trois espèces, les femelles sélectionnaient des cavités avec un encombrement végétal important au niveau du gîte. Une telle sélection est typique des Chiroptères capables de chasser en espace encombré (Thomas & Jacobs 2013). Cela a été montré tant pour des espèces arboricoles comme *Barbastella barbastellus* (Russo *et al.* 2007) et *Lasiurus borealis* (Limpert *et al.* 2007) que pour des espèces anthropophiles (Jenkins *et al.* 1998; Petrzalkova & Zukal 2001). *M. nattereri* est connu pour avoir un comportement d'émergence du gîte qui vise à éviter les prédateurs, notamment en sortant le plus tard possible en soirée (Swift 1997), ce que nous avons aussi pu observer (résultats non présentés ici). Parce que les individus de cette espèce sont capables d'évoluer dans le feuillage (Swift 1997; Barataud 2012), il semble que les cavités sélectionnées répondent prioritairement à la nécessité d'éviter les prédateurs en permettant une sortie en espace encombré. Les capacités de vol de *P. auritus* étant très proches de celles de *M. nattereri*, il est probable que la même hypothèse soit valable. Seules les femelles allaitantes de *M. bechsteinii* ne sélectionnent pas les cavités avec un encombrement végétal important. L'espèce montre en effet des comportements sociaux très forts devant le gîte pendant cette phase de la reproduction, nécessitant des espaces dégagés pour échanger de l'information en vol en émettant des cris sociaux lors des entrées et sorties de gîte (Kerth 2008; Barataud *et al.* 2009; Napal *et al.* 2009; Kerth *et al.* 2011), comme *Mystacina tuberculata* (Sedgeley 2006) et *Nyctalus noctula* (Kanuch 2007). Pour contrer le risque de prédation qui peut alors devenir élevé, ces femelles de *M. bechsteinii* sélectionnaient systématiquement des gîtes avec une entrée profonde (essentiellement des trous de pic) dont l'intérieur est peu accessible, dans des arbres de la vieille futaie (donc parmi les plus vieux stades proposés par la gestion forestière), rejoignant les modèles obtenus par d'autres auteurs (Reckardt & Kerth 2007; Dietz & Pir 2009; Hohti *et al.* 2011; Bohnenstengel 2012).

Contrairement à *M. bechsteinii*, les femelles de *M. nattereri* évitaient la futaie, préférant des peuplements forestiers de faible surface terrière totale ($G < 6.3\text{m}^2$, correspondant à des peuplements très clairs) et à faible proportion de gros bois (sans pour autant sélectionner activement les jeunes peuplements forestiers). Ce résultat est surprenant, car même si les cavités de petite taille comme les fissures étroites sont particulièrement sélectionnées par l'espèce (Meschede & Heller 2003; Pénicaud 2000, 2006), il n'en reste pas moins que ces types de cavités se rencontrent particulièrement dans les futaies (Meschede & Heller 2003). Les peuplements dans lesquels cette espèce a été principalement trouvée étaient des bétulaies avec quelques gros bois résineux très dispersés ($G < 0.7\text{m}^2$, valeur extrêmement faible), alors que le site étudié présentait aussi des peuplements âgés de feuillus (principalement de chênes), considérés comme plus propices (Meschede & Heller 2003). Notre résultat n'est donc pas conforme à ce qui était attendu. Les individus que nous avons étudiés se sont regroupés certains jours dans des trous de pics dans des vieux chênes de futaie, démontrant une capacité à coloniser des vieux arbres au sein des vieilles futaies, comme *M. bechsteinii*. Alors que la possible compétition entre ces deux espèces a suscité l'étude comparative de leur comportement de chasse, mettant en évidence une ségrégation de niche (Siemers & Swift 2006), nos résultats suggèrent une compétition pour les gîtes. A l'appui de cette conjecture, les modèles observés dans notre étude s'appuient sur deux colonies étudiées sur un même site, mais dont les domaines vitaux étaient peu chevauchants (chapitre 6), peut-être à cause d'une ségrégation des ressources entre les deux espèces.

La présence de bois mort debout (en nombre d'individus, de gros diamètre notamment, et/ou en volume) apparaît aussi comme un critère expliquant la sélection d'un arbre par ces deux espèces. Ce résultat rejoint le modèle proposé par Tillon (2005). Pourtant, ces arbres ne sont jamais exploités pour le gîte par ces espèces. Dans de nombreux cas observés dans notre étude, ce sont principalement des trous de pic qui sont occupés dans des arbres environnés par un ou des arbres morts. Le comportement des pics au moment de la reproduction peut expliquer ce résultat. En effet, les femelles de pic ont besoin de s'alimenter pendant la couvaison, sans jamais abandonner les œufs plus de quelques minutes. Les arbres sur lesquels ces espèces forent leur loge pourraient être d'autant plus attractifs qu'ils proposent un arbre mort pouvant servir de garde-manger lors de ces sorties rapides (Pasinelli 2007; Smith 2007). La présence de bois mort à proximité d'un gîte de Chiroptères serait donc fortuite pour les chauves-souris.

Pour les trois espèces, les femelles non reproductrices ont montré une sélection de cavités proche de celles des femelles reproductrices, tant pour les types de cavités que pour les arbres gîtes et leur environnement. Ainsi, les femelles non reproductrices de *M. bechsteinii* sélectionnent des cavités avec une entrée profonde et des arbres hauts de la futaie entourés de gros bois et d'arbres morts utilisées par des femelles reproductrices. Ce comportement tient probablement au comportement d'entraide démontré entre toutes les femelles de l'espèce au sein d'une méta-colonie (Kerth *et al.* 2011). Chez les deux autres espèces, les femelles non reproductrices semblent plus indépendantes vis-à-vis des colonies (McLean & Speakman 1997; chapitre 7). En effet, il arrive que des mâles nés dans la colonie accompagnent occasionnellement les femelles reproductrices chez ces deux espèces (Entwistle *et al.* 2000; Burland *et al.* 2001). De plus, les femelles allaitantes de *P. auritus* composent des petits groupes dont les individus échangent peu avec les femelles de groupes voisins, encore moins avec des mâles (Burland *et al.* 2001; chapitre 2). Les femelles non reproductrices pourraient ainsi être écartées des colonies de reproduction, pour se retrouver dans des arbres aux propriétés moins attractives pour l'espèce.

5. Recommandations de gestion.

Les stratégies de sélection des gîtes par les Chiroptères arboricoles répondent à un schéma en deux temps : une sélection spécifique de certains types de gîtes parmi les cavités disponibles puis une sélection saisonnière liée au statut des individus. Même si l'arbre-gîte recherché par les trois espèces est typiquement un arbre vivant, avec des gîtes comme des trous de pic ou des fissures étroites, les trois espèces adoptent des critères de sélection différents. De fait, la pression exercée par la gestion peut affecter diversement les espèces et les colonies au cours de l'année (Lacki *et al.* 2007b).

Myotis bechsteinii nécessite des forêts de chênes avec au moins six trous de pic agrégés sur des petites surfaces (d'un quart d'hectare), notamment pour les femelles allaitantes. Certains de ces trous de pic doivent être à plus de 19m de haut pour accueillir les femelles en gestation. Les arbres gîtes sont grands et de gros diamètre. Ces conditions sont réunies dans les peuplements forestiers âgés, voire sur-matures, présentant quelques arbres morts debout d'au moins 30cm de diamètre. Ils peuvent ainsi offrir des gîtes utilisés par les femelles allaitantes et des femelles non reproductrices dans des gîtes satellites autour de la colonie de reproduction, qui peuvent assister les femelles reproductrices au cours de la saison tout en profitant des échanges sociaux indispensables à l'espèce. Un tel contexte sylvicole consiste soit en réserve intégrale sur des surfaces pouvant être limitées (du quart d'hectare à l'hectare), soit en futaie irrégulière ou jardinée si des vieux arbres ont été maintenus, soit en futaie régulière en fin de cycle de

production (avant mise en régénération). En contexte de futaie régulière et irrégulière, il devient alors essentiel de dédier des bouquets de quelques d'arbres ou îlots en libre évolution pour maintenir l'espèce. Plusieurs bouquets sont nécessaires dans le domaine vital d'une colonie de *M. bechsteinii* pour l'accueillir durablement⁴. Parce que *M. nattereri* et *P. auritus* peuvent composer des groupes plus petits et parce que ces espèces semblent moins territoriales et moins contraintes par leurs gîtes, elles peuvent s'adapter aux conditions proposées par le milieu forestier. Il convient toutefois de maintenir des arbres avec des trous de pic, mais aussi des arbres avec des fissures. Ces deux espèces sont favorisées par la présence de végétation au niveau et à proximité du gîte, favorisant l'émergence à l'abri de prédateurs éventuels. De fait, une gestion sylvicole favorisant le sous-bois tout en maintenant des arbres de gros diamètre doit leur convenir, à condition de garantir le maintien sur le long terme de leurs arbres gîtes, en bouquets ou isolés, voire des peuplements diversifiés favorisant l'expression de cavités favorables, notamment les fissures étroites dans les peuplements de bouleaux pour *M. nattereri*. Enfin, comme d'autres auteurs (Schmidt *et al.* 2013), nous n'avons pas décelé d'enjeux de conservation particuliers pour les arbres gîtes des mâles.

Bibliographie

- Amelon S.K., Dalton D.C., Millsbaugh J.J., Wolf S.A. 2009. Radiotelemetry - Techniques and analysis. in *Ecological and behavioral methods for the study of bats (Second edition)*. Kunz, T.H., Parsons, S. (Eds.), The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 57–77.
- Anderson M.E., Racey P.A. 1991. Feeding behaviour of captive brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Anim. Behav.* 42: 489–493.
- Andrews H.L. *et al.* (coord.) 2013. Bat tree habitat key. AÉcol, Bridgwater.
- Ashrafi S., Beck, A., Rutishauser, M., Arlettaz, R., Bontadina, F. 2011. Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications for conservation. *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 843–849.
- Barataud M. 2012. Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Biotopé, Mèze & Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Barataud M., Grandemange F., Duranel A., Lugon A. 2009. Etude d'une colonie de mise-bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817. Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier. *Le Rhinolophe* 18: 83–112.
- Barclay R.M.R., Kurta A. 2007. Ecology and behavior of bats roosting in tree cavities and under bark. in *Bats in forests - Conservation and management*. Lacki, M.J., Hayes, J.P., Kurta, A. (Eds.), The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 17–59.
- Benzal J. 1991. Population dynamics of the brown long eared bat (*Plecotus auritus*) occupying bird boxes in a pine forest plantation in Central Spain. *Neth. J. Zool.* 41: 241–249.
- Bohnenstengel T. 2012. Roost selection by the forest-dwelling bat *Myotis bechsteinii* (Mammalia: Chiroptera): Implications for its conservation in managed woodlands. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 132: 47–62.

⁴ Notons que les colonies de *M. bechsteinii* sont très territoriales et qu'elles n'ont probablement pas de possibilité de report de leur domaine vital vers un autre territoire en cas de dégradation de leur habitat. Ainsi, le maintien de l'espèce doit se raisonner à l'échelle du domaine vital de chaque colonie, c'est-à-dire sur environ 800 à 1 000 ha (données issues du chapitre traitant du domaine vital des Chiroptères forestiers).

- Borkin K.M., Parsons S. 2011. Sex-specific roost selection by bats in clearfell harvested plantation forest: improved knowledge advises management. *Acta Chiropterologica* 13: 373–383.
- Bruciamacchie M.C. 2005. Protocole de suivi d'espaces naturels protégés. MEDD, Nancy.
- Burland T.M., Barratt E.M., Nichols R.A., Racey P.A. 2001. Mating patterns, relatedness and the basis of natal philopatry in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. *Mol. Ecol.* 10: 1309–1321.
- Ciechanowski M. 2005. Utilization of artificial shelters by bats (Chiroptera) in three different types of forest. *Folia Zool.* 54: 39–52.
- Dajoz R. 1998. Les insectes et la forêt. Lavoisier Tec & Doc, Paris.
- Dietz M. 2013. Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii*. Zarbock GmbH & Co., Frankfurt.
- Dietz M., Bögelsack K., Dawo B., Krannich A. 2013. Habitatbindung und Räumliche Organisation der Bechsteinfledermaus. in *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii*. Dietz, M. (Ed.), Zarbock GmbH & Co., Frankfurt, pp. 85–103.
- Dietz M., Pir J.B. 2009. Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg: implications for forest management and conservation. *Folia Zool.* 58: 327–340.
- Encarnação J.A., Kierdorf U., Holweg D., Jasnoch U., Wolters V. 2005. Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats *Myotis daubentonii* during the nursery period. *Mammal Rev.* 35: 285–294.
- Entwistle A.C., Racey P.A., Speakman J.R. 1997. Roost selection by the brown long-eared bat *Plecotus auritus*. *J. appl. Ecol.* 34: 399–408.
- Garroway C.J., Broders H.G. 2008. Day roost characteristics of northern long-eared bats (*Myotis septentrionalis*) in relation to female reproductive status. *Ecoscience* 15: 89–93.
- Greenaway F., Hill D. 2005. Woodland management advice for Bechstein's bat and barbastelle bat. English Nature, Peterborough.
- Hillen J., Kiefer A., Veith M. 2010. Interannual fidelity to roosting habitat and flight paths by female western barbastelle bats. *Acta Chiropterologica* 12: 187–195.
- Hohti P., Ceľuch M., Danko T., Kanuch P. 2011. Constraints in the roost-site selection of the tree-dwelling Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Hystrix Ital. J. Mammal.* 22: 149–157.
- Hörig A., Dietz M. 2013. Thermoregulation strategy of tree-dwelling Bechstein's bats. in *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii*. Dietz, M. (Ed.), Zarbock GmbH & Co., Frankfurt, pp. 281–297.
- Hothorn T., Hornik K., Zeileis A. 2006. Party: a laboratory for recursive part(y)itioning (2006) [WWW Document]. URL <http://CRAN.R-project.org/>
- Howard R.W. 1995. *Auritus, a natural history of the brown long-eared bat*. William Sessions, York.
- Jenkins E.V., Laine T., Morgan S.E., Cole K.R., Speakman J.R. 1998. Roost selection in the pipistrelle bat, *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae), in northeast Scotland. *Anim. Behav.* 56: 909–917.
- Kanuch P. 2007. Evening and morning activity schedules of the noctule bat (*Nyctalus noctula*) in Western Carpathians. *Mammalia* 71: 126–130.
- Kanuch P. 2005. Roosting and population ecology of three syntopic tree-dwelling bat species (*Myotis nattereri*, *M. daubentonii* and *Nyctalus noctula*). *Biologia (Bratisl.)* 60: 579–587.
- Kanuch P., Danko S., Ceľuch M., Kristin A., Pjencak P., Matis S., Smidt J. 2008. Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammal. Biol.* 73: 147–155.
- Kerth G. 2008. Animal sociality: Bat colonies are founded by relatives. *Current Biol.* 18, 3p.

- Kerth G., König B. 1999. Fission, Fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour* 136: 1187–1202.
- Kerth G., Perony N., Schweitzer F. 2011. Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission–fusion dynamics of their groups. *Proc. R. Soc. B* 278: 2761–2767.
- Kunz T.H., Lumsden L.F. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. in *Bat ecology*. Kunz T.H., Fenton M.B. (Eds.), The University of Chicago Press, Chicago - London, pp. 3–89.
- Lacki M.J., Amelon S.K., Baker M.D. 2007a. Foraging ecology of bats in forests. in *Bats in forests - Conservation and management*. Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A. (Eds.), The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 83–127.
- Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A. 2007b. *Bats in forests - Conservation and management*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Larrieu L., Cabanettes A. 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech–fir forests. *Can. J. For. Res.* 42: 1433–1445.
- Larrieu L., Cabanettes A., Delarue A. 2011. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur. J. For. Res.*
- Larrieu L., Cabanettes A., Gonin P., Lachat T., Paillet Y., Winter S., Bouget C., Deconchat M. 2014. Deadwood and tree microhabitat dynamics in unharvested temperate mountain mixed forests: A life-cycle approach to biodiversity monitoring. *For. Ecol. Manag.* 334: 163–173.
- Limpert D.L., Birch D.L., Scott M.S., Andre M., Gillam E. 2007. Tree selection and landscape analysis of eastern red bat day roosts. *J. Wildl. Manage.* 71: 478–486.
- Lučan R.K., Radil J. 2010. Variability of foraging and roosting activities in adult females of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in different seasons. *Biologia (Bratisl.)* 65: 1072–1080.
- Marshall P.L., Davis G., LeMay V.M. 2000. Using line intersect sampling for coarse woody debris - Technical report (Forest research). Vancouver Forest Region - Forest Service, Nanaimo.
- McLean J.A., Speakman J.R. 1997. Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat. *Anim. Behav.* 54: 1193–1204.
- Meschede A., Heller K.-G. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16: 1–248.
- Napal M., Garin I., Goiti U., Salsamendi E., Aihartza J. 2009. Selection of maternity roosts by *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) in the Southwestern Iberian Peninsula. *Acta Chiropterol.* 11: 425–433.
- O'Donnell C.F.J. 2002. Timing of breeding, productivity and survival of long-tailed bats *Chalinolobus tuberculatus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in cold-temperate rainforest in New Zealand. *J. Zool.* 257: 311–323.
- O'Donnell C.F.J., Sedgely J.A. 2006. Causes and consequences of tree-cavity roosting in a temperate bat, *Chalinolobus tuberculatus*, from New Zealand. in *Functional and evolutionary ecology of bats*. Zubaid, A., McCracken, G. F. and Kunz, T. H. (Eds.), Oxford University Press, New York, pp. 308–328.
- Otto M.S., Becker N.I., Encarnação J.A. 2013. Cool gleaners: Thermoregulation in sympatric bat species. *Mammal. Biol.* 78: 212–215.
- Paillet Y., Bergès L., Hjältén J., Ódor P., Avon C., Bernhardt-Römermann M., Bijlsma R.-J., De Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Mészáros I., Sebastià M.-T., Schmidt W., Standovár T., Tóthmérész B., Uotila A., Valladares F., Vellak K., Virtanen R. 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv. Biol.* 24: 101–112.

- Paillet Y., Pernot C., Boulanger V., Debaive N., Fuhr M., Gilg O., Gosselin F. 2015. Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. *For. Ecol. Manage.* 346: 51–64.
- Pasinelli G. 2007. Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* & *D. major*: implications for forest management and conservation. *Biodiv. Conserv.* 16: 1283–1298.
- Pénicaud P. 2000. Chauves-souris arboricoles en Bretagne (France): typologie de 60 arbres-gîtes et éléments de l'écologie des espèces observées. *Le Rhinolophe* 14: 37–68.
- Pénicaud P. 2002. Les fissures étroites, des gîtes attractifs pour les chauves-souris arboricoles : résultats de sept années de prospection en Bretagne. *Symbioses* 6: 17–22.
- Pénicaud P. 2006. Enquête nationale sur les arbres-gîtes à chauves-souris arboricoles. *Mamm. Sauv.* 52: 16–18.
- Petrzelkova K., Zukal J. 2001. Emergence behaviour of the serotine bat (*Eptesicus serotinus*) under predation risk. *Neth. J. Zool.* 51: 395–414.
- Pierson E.D. 1998. Tall trees, deep holes, and scarred landscapes - Conservation biology of North American bats. in *Bat, biology and conservation*. Kunz T.H., Racey P.A. (Eds.), Smithsonian Institution Press, Washington- London, pp. 309–325.
- Plank M., Fiedler K., Reiter G. 2012. Use of forest strata by bats in temperate forests. *J. Zool.* 286: 154–162.
- Ranius T., Niklasson M., Berg N. 2009. Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). *For. Ecol. Manage.* 257: 303–310.
- Reckardt K., Kerth G. 2007. Roost selection and roost switching of female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) as a strategy of parasite avoidance. *Oecologia* 154: 581–588.
- Regnery B., Paillet Y., Couvet D., Kerbirou C. 2013. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *For. Ecol. Manage.* 295: 118–125.
- Robinson M.F. 1990. Prey selection by the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). *Myotis* 28: 5–18.
- Ruczynski I. 2006. Influence of temperature on maternity roost selection by noctule bats (*Nyctalus noctula*) and Leisler's bats (*N. leisleri*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Can. J. Zool.* 84: 900–907.
- Ruczynski I., Barton K.A. 2012. Modelling sensory limitation: the role of tree selection, memory and information transfer in bats' roost searching strategies. *PLoS ONE* 7: 8p.
- Ruczynski I., Bogdanowicz W. 2005. Roost cavity selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Bialowieza Primeval Forest, Eastern Poland. *J. Mammal.* 86: 921–930.
- Ruczynski I., Kalko E.K.V., Siemers B.M. 2007. The sensory basis of roost finding in a forest bat, *Nyctalus noctula*. *J. exp. Biol.* 210: 3607–3615.
- Ruczynski I., Kalko E.K.V., Siemers B.M., 2009. Calls in the forest: A comparative approach to how bats find tree cavities. *Ethology* 115: 167–177.
- Ruczynski I., Nicholls B., MacLeod C.D., Racey P.A. 2010. Selection of roosting habitats by *Nyctalus noctula* and *Nyctalus leisleri* in Bialowieza Forest—Adaptive response to forest management? *For. Ecol. Manage.* 259: 1633–1641.
- Ruczynski I., Szarlik A., Siemers B.M. 2011. Conspicuous visual cues can help bats to find tree cavities. *Acta Chiropterol.* 13: 385–390.
- Russo D., Cistrone L., Garonna A.P., Jones G. 2010. Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. *Biodiv. Conserv.* 19: 2501–2515.

- Russo D., Cistrone L., Jones G. 2007. Emergence time in forest bats: the influence of canopy closure. *Acta Oecol.* 31: 119–126.
- Russo D., Cistrone L., Jones G., Mazzoleni S. 2004. Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. *Biol. Conserv.* 117: 73–81.
- Rutishauser M., Bontadina F., Braunisch V., Ashrafi S., Arlettaz R. 2012. The challenge posed by newly discovered cryptic species: disentangling the environmental niches of long-eared bats. *Divers. Distrib.* p1–13. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00904.x
- Sachanowicz K., Ruczynski I. 2001. Summer roost sites of *Myotis brandtii* (Evermann, 1845) (Chiroptera, Vespertilionidae) in eastern Poland. *Mammalia* 65: 531–535.
- Schmidt C., Frank T., Bellstedt T. 2013. Auf der Suche nach der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) in Sachsen. Erst Ergebnisse zu Quartier- und Raumnutzung, in *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii*. Dietz, M. (Ed.), Zarbock GmbH & Co., Frankfurt, pp. 247–255.
- Schwaab F., Knochel A., Jouan D. (Coord.) 2009. Connaître et protéger les chauves-souris de Lorraine. *Ciconia* 33 (spécial): 1-562.
- Sedgeley J.A. 2006. Roost site selection by lesser short-tailed bats (*Mystacinus tuberculata*) in mixed podocarp-hardwood forest, Whenua Hou/Codfish Island, New Zealand. *N. Z. J. Zool.* 33: 97–111.
- Shiel C.B., McAney C.M., Fairley J.S. 1991. Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *J. Zool.* 223: 299–305.
- Siemers B.M., Kaipe I., Schnitzler H.-U. 1999. The use of day roosts and foraging grounds by Natterer's bats (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) from a colony in southern Germany. *Z. Säugetierkd.* 64: 241–245.
- Siemers B.M., Schnitzler H.-U. 2000. Natterer's bat (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) hawks for prey close to vegetation using echolocation signals of very broad bandwidth. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 400–412.
- Siemers B.M., Swift S.M. 2006. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59: 373–380.
- Smith K.W. 2007. The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. *Ibis* 149: 183–192.
- Smith P.G., Racey P.A. 2005. The itinerant Natterer: physical and thermal characteristics of summer roosts of *Myotis nattereri* (Mammalia: Chiroptera). *J. Zool.* 266: 171–180.
- Smith P.G., Racey P.A. 2008. Natterer's bats prefer foraging in broad-leaved woodlands and river corridors. *J. Zool.* 275: 314–322.
- Swift S.M. 1997. Roosting and foraging behaviour of Natterer's bats (*Myotis nattereri*) close to the northern border of their distribution. *J. Zool.* 242: 375–384.
- Swift S.M. 1998. Long-eared bats, T & AD Poyser Ltd., London.
- Taake K.H. 1993. Strategien der Ressourcennutzung an Waldgewässern jagender Fledermäuse (Chiroptera: Vespertilionidae). *Myotis* 30: 7–74.
- Thomas A.J., Jacobs D.S. 2013. Factors influencing the emergence times of sympatric insectivorous bat species. *Acta Chiropterol.* 15: 121–132.
- Tillon L. 2005. Gîtes sylvestres à chiroptères en forêt domaniale de Rambouillet (78) : caractérisation dans un objectif de gestion conservatoire. Ecole Pratique des Hautes Etudes (Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés), Montpellier.

- Tillon L., Aulagnier S. 2014. Tree cavities used as bat roosts in a European temperate lowland Sub-Atlantic forest. *Acta Chiropterol.* 16: 359–368.
- Tillon L., Aulagnier S., 2015. Tree selection by roosting bats in a European lowland sub-Atlantic temperate forest. *Mammalia in press.*
- Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.) 2005. Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes. Lavoisier Tec & Doc., Paris.
- Vonhof M.J., Barclay R.M.R. 1996. Roost-site selection and roosting ecology of forest-dwelling bats in southern British Columbia. *Can. J. Zool.* 74: 1797–1805.
- Willis C.K.R., Brigham M.R. 2007. Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 97–108.
- Willis C.K.R., Voss C.M., Brigham R.M. 2006. Roost selection by forest-living female big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *J. Mammal.* 87: 345–350.
- Winter S., Möller G.C. 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For. Ecol. Manage.* 255: 1251–1261.
- Wolz I. 1993. Das Beutespektrum der bechsteinfledermaus *Myotis bechsteini* (Kuhl, 1818), Ermittelt aus Kotanalysen. *Myotis* 31: 27–68.

Chapitre 2 :

Comparaison du comportement de fission- fusion entre trois espèces de Chiroptères européens

Comparaison du comportement de fission-fusion entre trois espèces de Chiroptères européens

Résumé

Les Chiroptères forestiers gâtent dans des réseaux d'arbres, mais la taille souvent réduite des cavités induit la composition de petites colonies de reproduction. Les risques liés au parasitisme et à la prédation d'une part et les liens sociaux très forts entre les individus d'une même colonie qui ne peuvent tous occuper le même gîte d'autre part imposent aux animaux de changer de gîte régulièrement. Ainsi, certaines espèces pratiquent le comportement de fission-fusion, c'est-à-dire que les groupes se disloquent pour aller chasser pour se recomposer le matin, avec de nouveaux individus et dans de nouveaux gîtes. Nous avons voulu comprendre la stratégie d'occupation des gîtes par trois espèces de Chiroptères européens typiquement forestiers : *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*. Ces espèces changent de gîte tous les jours à tous les quatre jours. Nous avons modélisé pour différentes colonies le nombre de gîtes utilisés. Pour les trois espèces, plus de cent cavités sont exploitées pendant les quelques semaines de suivi. Les trois espèces pratiquent la fission-fusion. Néanmoins, les femelles des deux espèces de *Myotis* ayant mis bas et dont les jeunes ne volent pas encore composent des groupes relativement stables qui restent longtemps dans les gîtes, alors que les autres femelles et les mâles juvéniles adoptent bien le comportement de fission-fusion. *Plecotus auritus* présente une autre stratégie : les femelles gestantes composent des groupes importants qui utilisent la fission-fusion avant de se séparer en petits groupes stables. Ces résultats suggèrent que la fission-fusion est un comportement social partagé par les trois espèces forestières. La gestion forestière mise en place par traitement régulier peut entraîner une contrainte forte sur la disponibilité en cavités utilisables. Nous proposons d'adapter les recommandations de gestion à chaque espèce.

Mots-clés : *Chiroptera* – fission-fusion – *Myotis bechsteinii* – *Myotis nattereri* – *Plecotus auritus* – colonie de reproduction – comportement – gîte arboricole – réseau de gîtes.

1. Introduction

1.1. Chiroptères et réseaux de gîtes

En forêt, les Chiroptères utilisent les cavités des arbres pour gâter. Ces cavités jouent notamment un rôle de protection des individus face aux conditions climatiques et aux prédateurs (Entwistle *et al.* 1997; Tillon & Aulagnier 2014). Certaines d'entre elles (en particulier les trous de pics et les fissures sur des arbres vivants) assurent un tampon thermique avec l'extérieur, la chaleur produite par la colonie s'évacuant longtemps après le départ des individus, favorisant probablement le stationnement dans ces cavités sur de plus longues périodes pour les colonies de femelles allaitantes (Tillon & Aulagnier 2014). Elles favorisent aussi les échanges sociaux très forts entre les individus (Entwistle *et al.* 1997; Kerth & Reckardt 2003; Kunz & Lumsden 2003; Barclay & Kurta 2007).

Les Chiroptères sont fidèles aux gîtes qu'ils connaissent, les colonies de *Myotis daubentonii* et *Nyctalus noctula* peuvent occuper une même cavité arboricole au moins 11 et 16 ans respectivement (Lučan *et*

al. 2009). Les Chiroptères forestiers utilisent un réseau de gîtes, comme cela a été montré pour *Eptesicus fuscus*, *Lasionycteris noctivagans*, *Myotis evotis*, *Myotis volans* et *Myotis californicus* en Amérique du Nord (Vonhof & Barclay 1996; Barclay & Brigham 2001; Willis & Brigham 2004), pour *Mystacina tuberculata* et *Chalinolobus tuberculatus* en Nouvelle-Zélande (Sedgeley 2003), pour *Myotis bechsteinii* et *Barbastella barbastellus* en Europe (Kerth 2008a; Hillen *et al.* 2010). Des colonies de reproduction d'*Antrozous pallidus* (Lewis 1996), de *Myotis bechsteinii* (Kerth & König 1999; Kerth 2008b) et d'*Eptesicus fuscus* (Willis & Brigham 2004) pourraient utiliser plus de 100 cavités différentes en une seule année. La seule étude menée sur un cycle annuel pour identifier les patrons d'utilisation des gîtes par une colonie de *Chalinolobus tuberculatus* en Nouvelle-Zélande a montré une grande fidélité à la zone de gîtes étudiée mais plus de 371 gîtes différents utilisés par les 58 individus équipés par télémétrie (O'Donnell & Sedgeley 1999, 2006; Sedgeley & O'Donnell 1999). Ces auteurs ont montré qu'un nombre insuffisant de gîtes favorables affectait négativement la survie et l'état général des individus de cette espèce (O'Donnell & Sedgeley 2006). Même si les individus sont fidèles à un gîte répondant aux caractéristiques favorables aux besoins de l'espèce, les Chiroptères forestiers doivent s'adapter à la disponibilité en cavités utilisables compte tenu de l'instabilité temporelle des cavités arboricoles, provoquée par la mortalité des arbres, alors que les Chiroptères sélectionnent plutôt des arbres vivants (Tillon 2005), et l'exploitation forestière (Ruczyński *et al.* 2010). Ils montrent ainsi une grande fidélité à la zone de gîtes habituellement utilisée, comme *Barbastella barbastellus* (Russo *et al.* 2004) et d'autres Chiroptères nord-américains (Vonhof & Barclay 1996). Les colonies de reproduction utilisant un espace forestier doivent donc composer avec le nombre de cavités disponibles dans leur domaine vital et leur qualité au regard de la compétition importante pour cette ressource d'une part, du renouvellement des cavités d'autre part, surtout en forêt exploitée avec la disparition des gros arbres. Compte tenu des relations sociales très développées chez les Chiroptères arboricoles (Kerth 2008b) et de la disponibilité en cavités en forêt, le gestionnaire devrait adapter les prélèvements dans une perspective de maintien durable de la biodiversité, indépendamment de la préférence des espèces pour certains types de cavités (chapitre 1). L'objectif de notre étude était d'alimenter les connaissances pour plusieurs espèces forestières, à la fois sur le nombre de cavités utilisées et sur la fréquence et l'utilisation des réseaux de gîtes dans des espaces contraints par l'exploitation forestière des arbres favorables à la production de cavités utilisables par les colonies. Ce comportement de fission-fusion est connu chez *M. bechsteinii*, mais mérite d'être documenté pour *M. nattereri* et *P. auritus*, deux espèces qui sélectionnent des gîtes de volume plus petit que *M. bechsteinii*, limitant probablement la taille des groupes. Le comportement d'utilisation des gîtes peut ainsi en être affecté, impliquant des stratégies de conservation des gîtes différentes entre ces espèces.

1.2. La fission-fusion : comportement standard des Chiroptères arboricoles ?

1.2.1. Le comportement de fission-fusion

Les colonies sélectionnent des cavités dont la taille et le type conditionnent la structure et les effectifs du groupe qui l'occupe. Ainsi, les femelles gestantes de *Myotis bechsteinii* peuvent occuper de petites cavités mais sélectionnent des cavités de grand volume favorisant la composition de plus grands groupes quand elles sont allaitantes, alors qu'à l'inverse les femelles gestantes de *Plecotus auritus* peuvent utiliser des cavités diverses pour se diriger vers des gîtes de petit volume (donc limitant la taille des groupes) après la mise bas (chapitre 1). La plupart des cavités disponibles en forêt ont un volume interne réduit, les cavités de gros volume mettent en effet du temps à se former et se rencontrent essentiellement dans les arbres âgés de gros diamètre (Regnery *et al.* 2013; Larrieu *et al.* 2014). Pour répondre aux

contraintes du milieu proposant un nombre limité de cavités favorables et de volume suffisant, les espèces forestières composent des colonies éclatées en plusieurs groupes généralement philopatriques qui échangent de nombreux individus quotidiennement. Ces groupes sont formés soit par des individus aux liens de parenté très forts, les mères gîtant préférentiellement avec leurs filles, comme chez *M. bechsteinii* (Kerth & König 1999) ou acceptant leurs filles et leurs fils dans les groupes chez *Plecotus auritus* (Burland *et al.* 2001), soit au hasard chez *Eptesicus fuscus* (Metheny *et al.* 2008). Ainsi, plusieurs espèces de Chiroptères forestiers présentent un comportement de fission-fusion, c'est-à-dire que les individus constituent des groupes qui se décomposent chaque nuit (il s'agit de la fission), pour former de nouveaux groupes réorganisés selon des règles propres à l'espèce le jour suivant, souvent dans un nouveau gîte (la fusion). Ce comportement a été identifié en Amérique du Nord chez *Eptesicus fuscus* (Willis & Brigham 2004; Metheny *et al.* 2008) et *Myotis septentrionalis* (Garroway & Broders 2007; Patriquin *et al.* 2010; Johnson *et al.* 2012), et en Europe chez *Myotis bechsteinii* (Kerth & König 1999), *Barbastella barbastellus* (Russo *et al.* 2004), *Nyctalus lasiopterus* (Popa-Lisseanu *et al.* 2008) et *Myotis daubentonii* (Lučan & Hanák 2011). Il implique dans chacun des cas la présence d'un réseau de gîtes principaux proches les uns des autres entourés de gîtes satellites.

La fission-fusion pourrait jouer un rôle de limitation du parasitisme pour ces organismes qui vivent en communauté la journée (Kerth & König 1999; Kashima *et al.* 2013) dans des espaces confinés propices au développement des micro-organismes liés à la dégradation du bois (Dajoz 1998) ou à l'augmentation de l'humidité et de la chaleur qui favorisent probablement les parasites. Il semblerait en tout cas que la densité des parasites diminue avec la baisse des effectifs ou avec l'augmentation de la surface des domaines vitaux des individus qui le composent (Bordes *et al.* 2009). Ce phénomène suggère donc un réel intérêt pour les Chiroptères à utiliser un grand nombre de cavités différentes. Un tel comportement anti-parasitaire a notamment été démontré pour une espèce de falaise *Antrozous pallidus* (Lewis 1996). Le changement de gîte permettrait aussi de limiter la prédation, les prédateurs ne sachant pas devant quelle cavité guetter la sortie des chauves-souris (Kerth 2008b). Ces fissions répétées pourraient néanmoins engendrer une perte de familiarité entre les individus dans le temps, alors que la vie en société (notamment lors de l'élevage des jeunes) impose des regroupements permanents d'individus (Kunz & Lumsden 2003; Barclay & Kurta 2007; Kerth 2008a; Kerth *et al.* 2011). Un suivi sur le long terme de deux colonies de *M. bechsteinii* a mis en évidence une fidélité entre les individus d'un même groupe au-delà de cinq années, cette fidélité étant organisée par les femelles les plus anciennes autour de quelques lignées ou groupes familiaux (Kerth *et al.* 2011). Chez *Myotis septentrionalis* les femelles gestantes se rassemblent en petits groupes d'individus qui conservent la même composition au gré des changements de gîtes (Patriquin *et al.* 2010). Pendant l'allaitement, les dépenses en énergie deviennent plus importantes et nécessitent la composition de groupes d'individus plus importants, même si les affinités entre les animaux sont moindres. Les juvéniles assurent alors le lien entre les groupes de femelles parce qu'ils explorent leur environnement plus que les adultes. Ce comportement n'a pas encore été démontré chez une autre espèce.

1.2.2. Fréquence des changements et de la réutilisation des gîtes

Dans les méta-colonies de Chiroptères forestiers, la distance entre les groupes doit rester réduite. C'est le cas chez *M. bechsteinii* dont les arbres utilisés simultanément ne sont pas éloignés de plus de quelques centaines de mètres (Bohnenstengel 2012), tout comme chez *Chalinolobus tuberculatus* (O'Donnell & Sedgeley 1999). Chez *M. nattereri*, l'ensemble des gîtes se concentre sur 2km² (Smith & Racey 2005).

Parce que les individus séparés⁵ dans différents groupes ont besoin de se rencontrer pour partager des informations, les changements de gîtes deviennent socialement importants (Kerth 2008b). Les changements de gîte interviennent en moyenne tous les deux à trois jours (tableau 1), nécessitant la présence d'une quantité importante de cavités disponibles dans le domaine vital de la colonie. Toutefois, la fréquence de ces changements est différente selon les saisons chez certaines espèces. Elle est également largement influencée par le statut reproducteur des individus. Les femelles changent souvent de gîte quand elles sont gestantes, alors qu'elles stationnent plus longtemps dans une même cavité en période d'allaitement, parce qu'il leur est indispensable de maintenir une température élevée dans le gîte et que la production de chaleur par les animaux est énergivore (Barclay & Kurta 2007). Ainsi *Nyctalus lasiopterus* change de gîte tous les 2.52 ± 0.74 jours avant la mise bas, alors que les individus stationnent 4.88 ± 1.91 jours dans une cavité pendant l'allaitement (Popa-Lisseanu *et al.* 2008). De même *Barbastella barbastellus* change de gîte en moyenne tous les 2.6 ± 1.6 jours, alors que les femelles allaitantes de l'espèce restent dans un même gîte jusqu'à 9.4 ± 1.8 jours (Russo *et al.* 2004).

Tableau 1 : Permanence d'utilisation des gîtes mesurée pour plusieurs espèces forestières pratiquant la fission-fusion, en Nouvelle-Zélande (1), en Amérique du Nord (2) et en Europe (3).

Espèce	Permanence d'utilisation des gîtes (en nb de jours/gîte)	Auteurs
<i>Chalinolobus tuberculatus</i>	1.7 ± 2.0	(O'Donnell & Sedgely 1999)
<i>Mystacina tuberculata</i>	5.6 ± 6.9	(Sedgely 2003)
<i>Eptesicus fuscus</i>	1.7 ± 0.7	(Willis & Brigham 2004)
<i>Myotis septentrionalis</i>	1.6 ± 0.5	(Garroway & Broders 2007)
	1.26 ± 0.40 à 1.20 ± 0.49	(Patriquin <i>et al.</i> 2010)
<i>Barbastella barbastellus</i>	2.6 ± 1.6	(Russo <i>et al.</i> 2004)
	2.0 ± 1.8	(Hillen <i>et al.</i> 2010)
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	2.68 ± 0.82	(Popa-Lisseanu <i>et al.</i> 2008)
<i>Myotis bechsteinii</i>	2.1 ± 1.1	(Bohnenstengel 2012)

Toutes les espèces ne réutilisent pas systématiquement les mêmes cavités. O'Donnell & Sedgely (1999) ont montré que les femelles de *Chalinolobus tuberculatus* changeaient régulièrement de gîtes, avec une réutilisation dans l'année de seulement 52% de ces gîtes, pour plus de 300 gîtes utilisés au total par une même colonie. Les femelles allaitantes ne restent même que 1.1 jours dans un même gîte, contre 1.7 jours pour l'ensemble des individus de l'espèce, posant par ailleurs la question du maintien de conditions sociales et thermiques favorables à la colonie notamment en période d'allaitement (O'Donnell & Sedgely 1999). A l'opposé, *Mystacina tuberculata* utilise peu de gîtes différents, mais y stationne sur de plus longues périodes (tableau 1), avec un très fort niveau de fidélité. Les cavités sélectionnées présentent alors un grand volume et hébergent un grand nombre d'individus (310 ± 88.1 individus en moyenne), alors que ce nombre n'excède pas quelques dizaines pour la plupart des autres espèces (Sedgely 2003). Ce schéma se retrouve chez d'autres espèces arboricoles, avec soit des espèces qui composent des petits groupes occupant de petites cavités et qui en changent très souvent, soit des espèces qui composent des groupes à grands effectifs qui stationnent longtemps dans une grande cavité (Barclay & Brigham 2001; Burland *et al.* 2001; Kunz & Lumsden 2003; Sedgely 2003). Il semble donc que la durée de séjour dans un gîte dépende plus de l'effectif de la colonie dans ce gîte que d'un comportement anti-parasitaire ou anti-prédateur. Ces comportements différents induisent alors des stratégies de conservation différentes, puisque si *C. tuberculatus* est peu sensible à la disparition d'un gîte, *M.*

⁵ C'est particulièrement le cas des individus reproducteurs et des femelles adultes avec leur jeune.

tuberculata peut en être affecté durablement (Sedgeley 2003). Enfin, tous ces résultats suggèrent que pour chaque espèce, le statut reproducteur, les besoins énergétiques associés et les parasites induisent les changements de comportements dans l'utilisation des gîtes.

1.3. La fission-fusion, un modèle comportemental nécessitant des mesures de gestion adaptées ?

Dans les forêts européennes, le comportement d'utilisation des gîtes arboricoles selon un fonctionnement de fission-fusion de *M. bechsteinii* est relativement bien connu. Cette espèce vit en général en petits groupes philopatriques fermés composés uniquement de 10 à 45 femelles (les mâles sont systématiquement exclus), limitant les échanges avec des individus d'autres colonies. Ce comportement lui est profitable dans les échanges sociaux importants pour cette espèce et favorise la lutte contre les parasites. Il implique toutefois une plus forte sensibilité aux fluctuations de population et limite les possibilités de dispersion et de fondation de nouvelles colonies (Kerth & Van Schaik 2012). Néanmoins, les études menées sur cette espèce se sont appuyées sur des gîtes artificiels posés en forêt. Nous ne savons donc pas comment elle réagit à l'organisation des cavités naturelles disponibles. Le comportement d'utilisation des gîtes reste inconnu pour *M. nattereri*, alors que *P. auritus* peut composer des petits groupes de femelles acceptant parfois des mâles de générations antérieures (McLean & Speakman 1997; Entwistle *et al.* 2000; Burland *et al.* 2001). Ces trois espèces sont de bonnes candidates pour comprendre comment des colonies de reproduction ou des individus isolés utilisent les cavités disponibles en forêt.

Parce que la stratégie d'utilisation des gîtes peut être très différente d'une espèce à l'autre (dans la composition des groupes, la fidélité à un gîte ou une zone de gîtes et la fréquence de changement de gîte), le comportement d'utilisation des gîtes peut nécessiter des mesures de gestion forestière adaptées aux cortèges d'espèces présentes. Si le comportement de fission-fusion se vérifie pour chaque espèce de Chiroptère arboricole, il implique potentiellement de conserver une disponibilité importante en cavités utilisables. Le but de notre étude est de comparer le comportement d'utilisation des gîtes pour trois espèces de Chiroptères considérées comme caractéristiques des forêts naturelles sur-matures, *Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus* (Kanuch *et al.* 2008), afin d'en inférer les mesures de gestion spécifiques. *Myotis bechsteinii* exploite les forêts à bois durs feuillus de chêne (Greenaway & Hill 2005), alors que *Myotis nattereri* se rencontre dans les forêts humides et à bois tendres (Smith & Racey 2008). Enfin *Plecotus auritus* utilise principalement les vieux peuplements forestiers feuillus, même s'il peut s'accommoder des jeunes peuplements et de résineux (Meschede & Heller 2003). Il est connu pour sa grande fidélité à sa zone de gîtes (Entwistle *et al.* 2000). Ces trois espèces ne sélectionnent pas les mêmes types de gîtes selon le statut de reproduction des individus (chapitre 1). Nous supposons donc des comportements différenciés d'utilisation des gîtes par ces trois espèces, impliquant des mesures de gestion différentes. Nous avons donc étudié (1) la fréquence des changements de gîtes et leur réutilisation (fidélité des individus aux gîtes), (2), le nombre total de cavités utilisées par chaque colonie et enfin (3) le comportement de fission-fusion des trois espèces. Nous avons profité de nos échantillonnages pour étudier (4) le comportement de partage des gîtes entre espèces.

2. Matériel et méthodes

2.1. Aires d'étude

Notre étude a été menée dans deux forêts tempérées feuillues de plaine à climat subatlantique, dominées par les chênes (*Quercus robur* et *Q. petraea*), accompagnés de hêtre (*Fagus sylvatica*) et d'autres essences feuillues (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Carpinus betulus*, *Populus tremula*, *Castanea sativa* et *Sorbus torminalis*) ou résineuses (*Pinus sylvestris* et *P. nigra*) en plus faibles proportions. La forêt de Rambouillet couvre une surface de 22 000 ha au sud-ouest de Paris, elle est enclavée entre l'extension des villes nouvelles proches de Paris au nord, une des plus grandes terres agricoles de France au sud et vers l'ouest, en restant connectée à d'autres massifs boisés par l'est. La forêt de Tronçais fait 11 000 ha au centre de la France, en zone de bocage dégradé laissant progressivement place aux grandes cultures céréalières. La richesse en Chiroptères est bien connue dans les deux forêts (respectivement 20 et 23 espèces, Giosa & Fombonnat 2002; Tillon 2007; Tillon *et al.* 2014).

Pour chacune des deux forêts, trois sites ont été étudiées (tableau 2).

Tableau 2 : Effectifs suivis par site, dans les deux forêts étudiées. Les périodes sont indiquées entre parenthèses.

Site	Espèce étudiée	Caractéristiques de l'échantillonnage
Forêt de Rambouillet Pecqueuse	<i>M. bechsteinii</i>	4 ind. (juin 2006) + 5 (août 2006) + 4 (août 2007) + 6 (août 2009)
	<i>M. nattereri</i>	7 ind. (juillet 2009) + 10 ind. (août 2009)
	<i>P. auritus</i>	2 colonies pour 4 ind. (avril 2006) + 2 ind. (juin 2006) + 1 ind. (août 2006) + 2 ind. (mai 2009) + 9 ind. (juillet 2009) + 5 ind. (août 2009)
	Charmoie	<i>P. auritus</i> 6 ind. (avril 2009)
Etang Rompu	<i>P. auritus</i> 4 ind. (avril 2006) + 4 ind. (juin 2006) + 2 ind. (avril 2007) + 2 ind. (juin 2007) + 2 ind. (août 2007)	
Forêt de Tronçais Le Plaix	<i>M. bechsteinii</i>	6 ind. (septembre 2006) + 8 ind. (août 2008)
	<i>P. auritus</i>	5 ind. (août 2007) + 4 ind. (juin 2008) + 6 ind. (août 2008)
	Etang de Saloup	<i>M. bechsteinii</i>
<i>P. auritus</i>		2 ind. (mai 2006) + 5 ind. (mai 2007) + 3 ind. (juillet 2008)

2.2. Télémétrie

Nous avons équipé les individus des trois espèces d'émetteurs pour suivre leurs déplacements et repérer leurs gîtes : 42 *Myotis bechsteinii*, 17 *Myotis nattereri* et 68 *Plecotus auritus* (tableau 2). Pour chaque session, le premier individu a été capturé sur son terrain de chasse en forêt, les suivants ayant été capturés à la sortie du gîte découvert en suivant l'individu équipé. Les émetteurs pesaient moins de 5% de la masse corporelle de chaque animal, colle comprise (émetteurs BD2N, Holohil Systems Ltd., Carp,

Ontario, Canada, de 0,43gr). Les individus ont ensuite été suivis pendant les 3 à 7 nuits suivant l'équipement (selon les conditions météorologiques), et les gîtes de chaque individu ont été recherchés chaque jour à l'aide de récepteurs Regall 2000 (Titley Inc., Australia) couplés à des antennes directionnelles yagi trois éléments (150-152 MHz, Titley Inc., Australia). Les arbres-gîtes ont été localisés à l'aide de GPS (Garmin 60CSx).

2.3. Estimation du nombre de gîtes

Le nombre de cavités utilisées a été estimé en utilisant la méthode CMR (capture – marquage – recapture). Elle est habituellement employée pour estimer des tailles de population, voire estimer le recrutement, l'émigration ou l'immigration. Elle impose un marquage des individus piégés, que les individus marqués et non marqués soient capturés de façon aléatoire, qu'ils aient le même taux de mortalité, et que les marques ne soient pas perdues. Ainsi la proportion des individus marqués est représentative de l'ensemble de la population. Il est alors possible de calculer la taille réelle N de la population au moment du marquage :

$$N = CM/R$$

avec M = nombre de captures du premier échantillon (marqué) ; C = nombre total de captures du deuxième échantillon ; R = nombre d'individus marqués dans le second échantillon.

Nous avons appliqué cette méthode en considérant que la chauve-souris équipée d'un émetteur était un piège mobile et que les arbres-gîtes étaient les individus de la population à estimer. Nous avons dû appliquer une méthode de calcul CMR pour petits échantillons (Chao 1987), qui tient compte d'une hétérogénéité du taux de capture des « individus ». Nous avons pour cela utilisé le logiciel EstimateS 7.5.2 (procédure Chao1). Nous avons estimé le nombre d'arbres-gîtes pour chaque groupe en construisant une courbe d'accumulation, puis calculé la pente de la courbe via une régression linéaire simple réalisée sous R (fonction *lm* du package *stats*). Enfin, parce que certaines colonies d'espèces différentes étaient sur les mêmes sites et ont partagé les mêmes réseaux de gîtes, nous avons utilisé la même procédure pour l'ensemble des arbres afin d'estimer le nombre total de gîtes nécessaires par zone d'étude.

2.4. Fidélité aux gîtes et relations de fission-fusion

Le comportement de fission-fusion est pour le moment peu documenté pour les Chiroptères car il nécessite des observations répétées. Afin de la mesurer, nous nous sommes appuyés sur les méthodes de calcul proposées par Willis & Brigham (2004), qui nécessitent des suivis d'individus d'un même groupe pendant au moins cinq jours afin de détecter des échanges et des partages de gîte entre les individus. Néanmoins, ce type d'étude souffre du problème matériel inhérent à un suivi télémétrique avec des émetteurs VHF, avec parfois la difficulté de suivre dans le temps des individus différents (durée de la batterie limitée à dix jours, voire moins, perte des signaux VHF en forêt, perte de l'émetteur par les individus). Nous avons calculé le « pairwise sharing index » (PSI, Indice de partage des gîtes par les paires d'individus) qui met en avant le partage de gîtes entre des individus d'un même groupe au regard de ce qui est attendu (PSI = changement de gîte observé - changement de gîte attendu). Les valeurs de PSI se calculent de la façon suivante :

$$PSI = OSP - ESP$$

où :

OSP (Observed roost-sharing proportion, proportion observée de partage des gîtes) : nombre de jours pendant lesquels deux individus ont partagé un même gîte/ nombre total de jours de suivi commun à ces deux individus,

ESP (Expected roost-sharing proportion, proportion attendue en théorie de partage des gîtes) : nombre de jours de partage de gîtes attendu pour des individus d'un même groupe. L'ESP se calcule comme suit :

$$ESP = (1/(ST)(\text{Ind1 g\^ites/jour})) * (1/(ST)(\text{Ind2 g\^ites/jour})),$$

avec Ind gîtes/jour = nombre total de gîtes utilisés par l'individu / nombre total de jours de suivi, et ST = nombre total de jours simultanés de télémétrie.

Nous avons ensuite calculé la valeur du PSI moyen par groupe d'individus, afin d'identifier la moyenne de partage de gîtes au sein des groupes.

Si PSI=0, le changement de gîte observé équivaut au changement attendu. Si PSI>0, il y a fission-fusion, mais si PSI<0, il y a plutôt répulsion entre les individus.

Nous avons aussi calculé « l'individual sharing index » (ISI), correspondant au taux individuel de partage de gîtes avec d'autres individus. Nous avons appliqué la formule légèrement modifiée de celle de Willis & Brigham (2004) :

$$ISI = (\text{Ind/jours}) / P$$

où :

Ind : nombre d'individus suivis avec lesquels un individu donné partage un gîte,

jours : nombre de jours de suivi,

P : nombre moyen quotidien d'individus équipés pouvant participer au partage des gîtes (si un individu est perdu lors du suivi, il n'est donc plus comptabilisé comme pouvant contribuer à la fission-fusion, car non observable).

Plus la valeur de l'ISI d'un individu est élevée, plus l'individu partage des gîtes avec d'autres individus. Toutefois, nos suivis télémétriques souffrent d'une impossibilité d'observer en même temps tous les individus d'une même colonie. De fait, la valeur de l'ISI peut être largement sous-estimée, car l'observateur peut détecter qu'un individu est seul pendant plusieurs jours, alors qu'il partage son gîte avec d'autres individus non équipés d'un émetteur. Afin de limiter ce biais, nous avons donc rajouté deux indices mettant en avant la sociabilité de chaque individu, puis la réutilisation des gîtes.

L'indice de sociabilité ou indice de familiarité quotidienne (IS) se calcule comme suit :

$$IS = \text{nombre jours avec au moins un partenaire} / \text{nombre jours de suivi}$$

L'indice de réutilisation des gîtes (IRG) se calcule enfin de la manière suivante :

$$IRG = GR/GI$$

où :

GR : nombre gîtes réutilisés par d'autres individus équipés parmi les gîtes de l'individu suivi,

GI : nombre de gîtes de l'individu.

L'indice IS est compris entre 0 et 1. Plus cet indice se rapproche de 1, plus l'individu est sociable, c'est-à-dire qu'il partage ses journées avec d'autres individus. L'indice IRG varie de 0 à 1. Cet indice met en avant le partage des gîtes entre les individus d'un même groupe. Le faible nombre d'individus équipés

en même temps peut limiter l'observation du partage simultané de gîte, affectant les valeurs de PSI et d'ISI. Toutefois, d'un jour à l'autre, les individus peuvent utiliser un gîte qui avait été occupé par l'un des individus équipés un jour précédent, révélant que cet individu a probablement partagé l'information relative à son existence avec les autres individus du groupe. L'IRG permet donc de mettre en évidence l'utilisation du même réseau de gîtes par tous les individus équipés. Plus cet indice se rapproche de 1, plus le groupe partage les mêmes gîtes, comportement associé à la fission-fusion.

Enfin, nous avons voulu tester différents effets des caractéristiques des individus (espèce, sexe, âge et statut reproducteur : gestante GES, allaitante ALL et sexuellement non actif SNA, voire des effets combinés du sexe avec l'âge, puis de l'espèce avec le sexe et le statut reproducteur) sur les différents indices individuels : ISI, SI, IRG, mais aussi sur le nombre de jours par gîte, exprimant la fidélité aux gîtes. Seuls ont été pris en compte les groupes d'individus et les paires avec un nombre de jours de suivi commun supérieur à deux pour permettre de calculer ces indices (même si un nombre inférieur à cinq jours a un impact négatif sur la valeur de PSI et d'ISI, Willis & Brigham 2004). Nous avons donc testé différents modèles reprenant ces différents indices, à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes (package *nlme 3.1-68.1*, procédure *REML*). Le poids d'évidence de chaque modèle a été calculé via la fonction ANOVA, puis les modèles ont été classés selon le critère de l'AICc. Selon le même principe et en suivant la même procédure statistique, nous avons testé l'effet de l'espèce, du groupe (pour tester un effet site) et de la période (combinaison du mois et de l'année) sur la valeur du PSI moyen de chaque groupe. Enfin, nous avons testé l'effet de l'espèce et du statut reproducteur sur les différents indices (ISI, IS, IRG, fréquence de changement de gîte et nombre de jours dans un gîte) à l'aide d'une régression (procédure *glm*) en pondérant les données en fonction du nombre de jours de suivi.

3. Résultats

3.1. Utilisation des gîtes

3.1.1. Fréquence des changements de gîtes

Les trois espèces changent de gîtes régulièrement (tableau 5). Les individus de *Myotis bechsteinii* restent dans leurs gîtes 1,47 jours ($\pm 0,7$, soit de 1 à 4 jours), ceux de *M. nattereri* 1,34 jours ($\pm 0,55$, soit de 1 à 3 jours) et ceux de *Plecotus auritus* 1,55 jours ($\pm 0,59$, soit de 1 à 3 jours). Toutefois, si l'espèce n'explique pas significativement cette durée de présence dans un gîte ($p > 0,07$ pour chacune des trois espèces), cette fréquence des changements de gîte varie significativement en fonction des périodes ($p < 0,001$ pour les femelles allaitantes et $p = 0,004$ pour les individus non reproducteurs), sauf pour les femelles gestantes ($p = 0,18$). Les femelles de *M. bechsteinii* se déplacent tous les $2,75 \pm 1,26$ jours en période de mise bas en juin alors que les femelles allaitantes depuis déjà plusieurs semaines changent de gîte tous les $1,26 \pm 0,26$ jours. Pour *M. nattereri*, ces changements s'opèrent tous les $1,69 \pm 0,71$ jours pour les femelles tout juste allaitantes et tous les $1,09 \pm 0,22$ jours après plusieurs semaines d'allaitement. Chez *P. auritus*, les femelles gestantes changent de gîte tous les $1,90 \pm 0,55$ jours, alors que les femelles qui viennent de mettre bas se déplacent tous les $1,69 \pm 0,37$ jours et que les femelles allaitantes depuis quelques semaines se déplacent tous les $1,44 \pm 0,49$ jours. Ainsi, nos résultats montrent que les femelles allaitantes des trois espèces changent plus régulièrement de gîtes que les femelles venant de mettre bas et les individus non reproducteurs. En période de mise bas, les femelles de *M. bechsteinii* restent toutefois près d'un jour plus longtemps dans les gîtes que les femelles des deux autres espèces étudiées.

3.1.2. Nombre de cavités utilisées par groupe d'individus et partage de gîtes

Les estimations réalisées par capture marquage recapture ont permis de proposer une relation entre le nombre estimé de cavités et l'effectif de chaque colonie (tableau 3). Il n'est pas possible de modéliser ces relations sans étudier le comportement d'utilisation des gîtes. Le calcul du nombre minimum de gîtes utilisés par la colonie se limite donc à la seule période de suivi. Par exemple, la colonie de *M. bechsteinii* du site de Pecqueuse comporte au moins 33 femelles adultes qui ont pu être observées simultanément dans deux gîtes différents. Nous n'avons pas été en mesure de réaliser d'autres comptages plus fiables. La figure 1 montre l'évolution des estimations du nombre de cavités utilisées. Pendant les quatre semaines de suivi, ces femelles ont utilisé au moins 86 ± 72 gîtes différents. Compte tenu de la difficulté de dénombrer la colonie, ce chiffre est très certainement sous-estimé. De plus, il se limite à une courte période. Sur l'année, le nombre total de cavités exploitées par la colonie est donc probablement bien plus important. Ces estimations semblent varier d'une espèce à l'autre, voire d'une colonie à l'autre. Il apparaît plutôt que chaque colonie s'adapte aux contraintes de son domaine vital. Ainsi, pour *M. bechsteinii*, les extrêmes sont de 86 gîtes utilisés par au moins 33 femelles en 4 semaines et 139 gîtes utilisés par au moins 70 femelles en 2 semaines. Pour *M. nattereri*, la seule colonie d'au moins 42 femelles a utilisé 89 gîtes en 2 semaines. Enfin, pour *P. auritus*, les colonies ont occupé de 23 gîtes par au moins 25 femelles en 3 semaines à 173 gîtes utilisés par au moins 35 femelles en seulement 1 semaine.

Tableau 3 : Relations liant les colonies de Chiroptères suivies et l'estimation du nombre de cavités utilisées. La fonction proposée est linéaire. Le nombre minimum de gîtes utilisés par la colonie pendant la période totale de suivi (y) a été calculé à partir des effectifs minimaux connus des colonies étudiées (obtenus par comptage simultané de certains gîtes, x) et de la courbe moyenne des estimations du nombre de cavités (courbe pleine sur la figure 1).

Site	Espèce étudiée	Fonction représentant l'estimation du nombre de cavités	Effectif minimum connu de la colonie	Durée du suivi (en semaines)	Nombre minimum de gîtes	
Forêt de Rambouillet Pecqueuse	<i>M. bechsteinii</i>	$y = 2.1x + 17.2$	33	4	86	
	<i>M. nattereri</i>	$y = 1.9x + 10.2$	42	2	89	
	<i>P. auritus</i>	Colonie 1 : $y = 4.4x + 0.8$	25	4	110	
		Colonie 2 : $y = 2.1x + 16.9$	22	2	64	
Charmoie	<i>P. auritus</i>	$y = 4.9x + 1.7$	35	1	173	
Etang Rompu	<i>P. auritus</i>	$y = 1.5x + 8.9$	Inconnu	5	?	
Forêt de Tronçais	Le Plaix	<i>M. bechsteinii</i>	$y = 1.8x + 11.8$	70	2	139
		<i>P. auritus</i>	$y = 0.8x + 11.4$	40	3	42
	Etang de Saloup	<i>M. bechsteinii</i>	$y = 1.3x + 3.3$	Inconnu	1	?
		<i>P. auritus</i>	$y = 0.4x + 12.7$	25	3	23

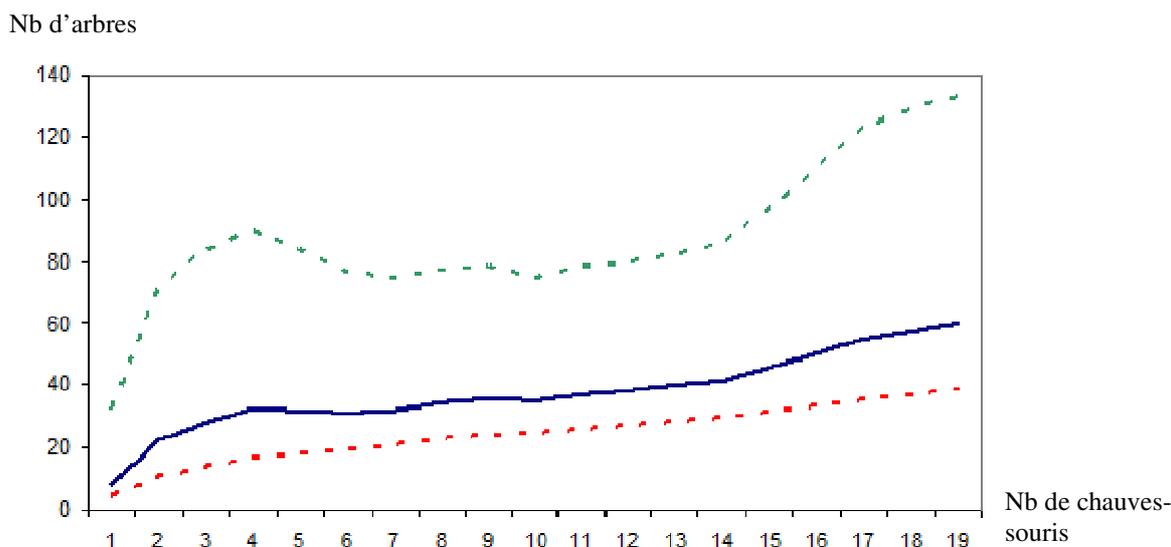


Figure 1 : Estimation de l'évolution du nombre de cavités utilisées par 19 individus de *Myotis bechsteinii* en forêt de Rambouillet (site de Pecqueuse). Le suivi de ces individus est réparti sur 4 sessions d'une semaine. La courbe pleine représente l'estimation moyenne du nombre de cavités utilisées, les courbes en pointillés représentant les courbes d'écart-type bas et d'écart-type haut.

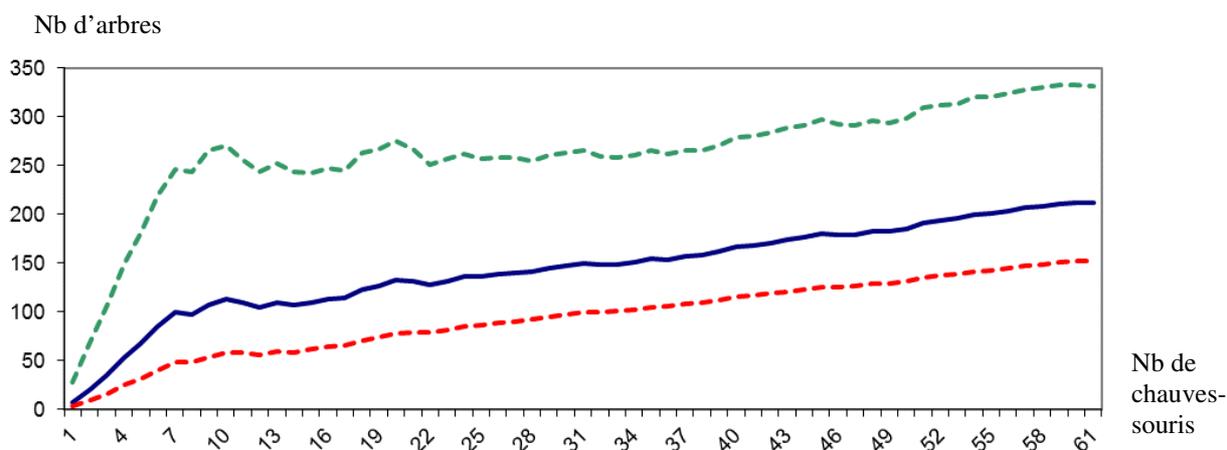


Figure 2 : Estimation de l'évolution du nombre de cavités utilisées par 66 individus de Chiroptères en forêt de Rambouillet, répartis entre 19 *Myotis bechsteinii*, 17 *Myotis nattereri* et 25 *Plecotus auritus*. Ces individus ont été suivis lors de sessions entre 2006 et 2009, à chaque fois pendant une semaine. La courbe pleine représente l'estimation moyenne du nombre de cavités utilisées, les courbes en pointillés représentant les courbes d'écart-type bas et d'écart-type haut.

Les groupes de Chiroptères que nous avons étudiés exploitent des réseaux de gîtes, avec un certain niveau de partage des gîtes entre les espèces et les individus. Sur le site de Pecqueuse en forêt de Rambouillet, la modélisation estime le nombre total de cavités utilisées par la communauté des 61 Chiroptères équipés à partir de la méthode de capture marquage recapture :

$$y = 2.46x + 66.92 \text{ (figure 2)}$$

où x = le nombre de Chiroptères et y = le nombre de gîtes. Pour les 61 individus des trois espèces, 349 cavités différentes (d'après les résultats obtenus présentés dans le tableau 3) devraient être utilisées s'il

n'existait pas de partage de gîtes. Dans le cas présent, le modèle comptabilise 230 cavités différentes utilisées, avec le partage de 14 cavités entre les espèces (fig. 3).

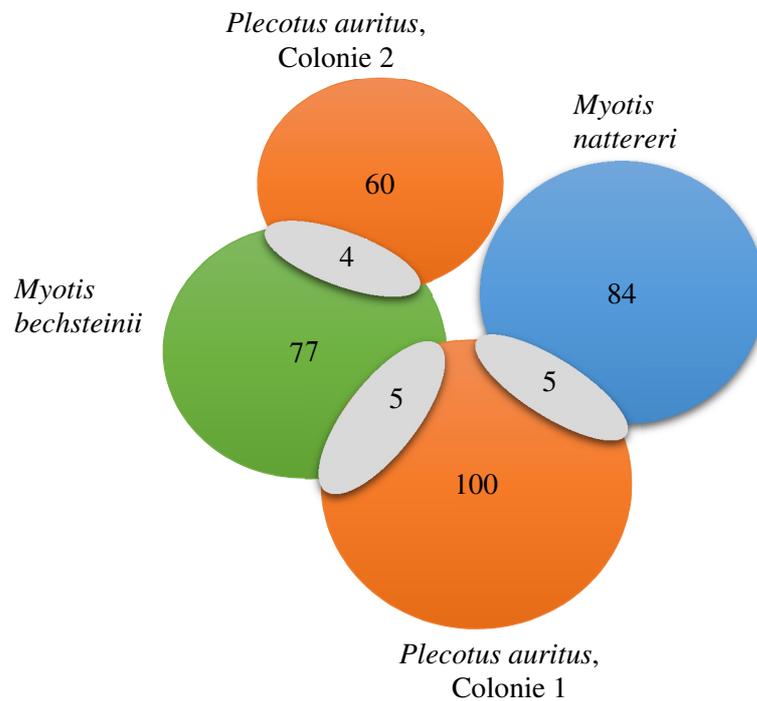


Figure 3 : Nombre de cavités utilisées par les 19 *Myotis bechsteinii*, 17 *Myotis nattereri* et 25 *Plecotus auritus* estimé par CMR sur le site de Pecqueuse (forêt de Rambouillet). Certaines cavités ne sont utilisées que par une seule espèce, alors que d'autres sont partagées (en gris clair).

Nous avons pu mettre en évidence que toutes les espèces suivies sont capables d'utiliser les mêmes gîtes au sein des réseaux de gîtes mis en évidence pour chacun d'eux, avec un partage de gîtes pour *P. auritus* et *M. bechsteinii* sur le site de Saloup (figure 4b), où trois cavités sont partagées sur les 17 connues, et avec un partage de gîtes entre ces deux espèces et *M. nattereri* sur le site de Pecqueuse (figure 4a). *M. bechsteinii* partage des gîtes avec des individus de *P. auritus* mais pas avec *M. nattereri* (figure 3), certainement parce que les domaines vitaux des colonies de *M. nattereri* et *M. bechsteinii* se chevauchent peu.

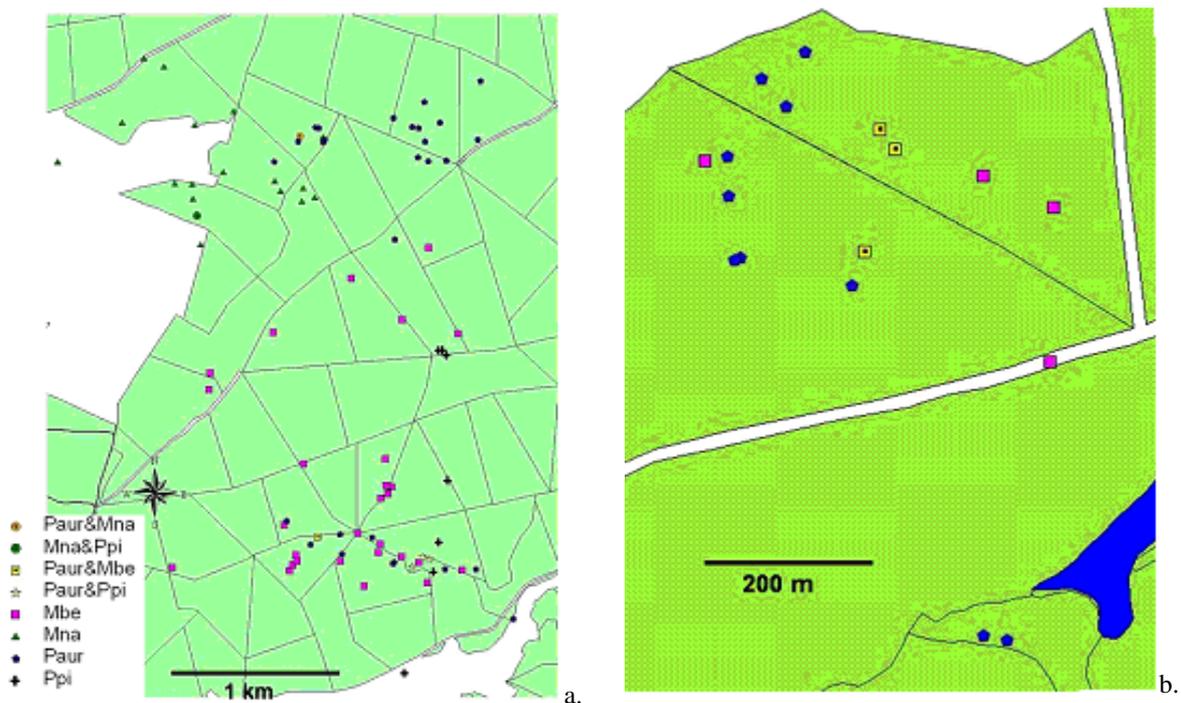


Figure 4 : Distributions spatiales de gîtes utilisés conjointement ou exclusivement par différentes espèces (a. : site de Pecqueuse (Forêt de Rambouillet) et b. : site de Saloup (Forêt de Tronçais) – Paur : *Plecotus auritus* ; Mna : *Myotis nattereri* ; Mbe : *Myotis bechsteinii* ; Ppi : *Pipistrellus pipistrellus* (quelques individus ont été observés en même temps que les autres espèces étudiées et ont parfois utilisé les mêmes gîtes en même temps, justifiant que nous les représentions ici) ; la légende de la figure 4a s’applique à la figure 4b).

Nous avons cartographié l’ensemble des gîtes utilisés par les différents groupes d’individus suivis (figure 4). Des individus d’espèces différentes nous ont amené dans les mêmes zones de gîtes, avec parfois des gîtes partagés d’une session de suivi à une autre. Même si le nombre de gîtes partagés reste réduit pour chaque site, il n’en démontre pas moins la fidélité des différents groupes suivis à leur zone de gîte voire à certains gîtes. Ce comportement a été observé pour *Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus*. D’autres espèces ont été observées dans les réseaux d’arbres-gîtes utilisés par les espèces suivies. Une colonie d’*Eptesicus serotinus* utilisait une cavité dans le houppier d’un arbre alors qu’au moins 20 individus de *M. nattereri* occupaient en même temps un vieux trou de pic à l’entrée étroite sur le tronc. Il est même arrivé qu’au moins deux mâles de *Pipistrellus pipistrellus* occupent la fente étroite d’un bouleau de 20 cm de diamètre à 2 m de hauteur en même temps qu’une colonie de reproduction de *M. nattereri* (au moins cinq femelles adultes allaitantes) en juillet 2009. Cette cavité a été réinvestie par plusieurs individus de cette même colonie de *M. nattereri* en août 2009, démontrant une fidélité importante à ce gîte. Une même cavité (trou de pic en bord de chemin) a même été utilisée par trois espèces différentes, avec à chaque fois au moins un individu équipé : nous y avons observé dix femelles de *P. auritus* en juin 2006, puis une femelle de *M. bechsteinii* en août 2006 (elle était probablement accompagnée d’autres individus) et enfin un mâle de *P. pipistrellus* en avril 2007. Trois cavités (deux trous de pic l’un sur une charpentière haute et l’autre haute sur le tronc, une fente haute sur le tronc) ont été partagées lors de la même semaine par des femelles de *M. bechsteinii* puis deux jours après leur départ par des femelles de *P. auritus*, traduisant un vrai partage de la ressource. Enfin, un groupe de femelles de *M. bechsteinii* a utilisé un trou de pic sur un chêne en août 2006. En septembre, la cavité était occupée par un nid de frelons (*Vespa crabro*). L’année suivante, un autre groupe de femelles de *M. bechsteinii* (de la même méta-colonie) a occupé encore en août un autre trou de pic 2m au-dessus de la cavité initialement occupée. Cette même cavité a été réinvestie par au moins six

individus de cette colonie en août 2009 alors que les frelons étaient toujours présents en-dessous. Ces quelques anecdotes traduisent bien un comportement de partage des cavités disponibles.

3.2. Relations de fission-fusion

3.2.1. Résultats sur les groupes d'individus

Nos résultats sur la fission-fusion sont contrastés. Ils mettent en évidence une valeur d'indice de partage des gîtes par les paires d'individus (PSI) fluctuante dans le temps pour un même groupe. Le tableau 4 montre les résultats des calculs de PSI pour des individus de *M. bechsteinii* suivis à trois périodes différentes, mais issus d'une même colonie. En juin 2006, les valeurs moyennes de PSI sont négatives (-0,52), alors que la moyenne des PSI est positive lors des deux autres périodes (0,41 en août 2007 et 0,30 en août 2009). Par ailleurs, si on prend l'exemple d'août 2007, il apparaît que l'individu 158 s'associe régulièrement avec l'individu 337 (PSI = 0,31), alors qu'il évite l'individu 138 (PSI = -0,13). Le tableau 5 présente plusieurs situations relativement identiques, avec pour *M. nattereri* (site de Pecqueuse en forêt de Rambouillet) une valeur moyenne de PSI de -0,65 en juin qui remonte à 0,27 en août de la même année. De même le PSI moyen de *P. auritus* passe de 0,5 en mai 2007 à -0,5 en juin 2008 sur le site de Saloup (forêt de Tronçais). Les valeurs de PSI sont négatives en période de mise bas pour *M. bechsteinii* (1 cas sur 2, tableau 5) et *M. nattereri* (1 seul cas étudié) alors qu'elles sont positives pour les autres périodes et majoritairement négatives pour *P. auritus* (5 cas sur 7). Néanmoins, les individus perdaient régulièrement l'émetteur après 2 jours en période de mise bas, il est probable que ces valeurs sont négatives parce que le nombre de jours de suivi communs à deux animaux était trop faible (le nombre de jours de partage de gîte observé devient nul ou presque, tirant la valeur de l'OSP vers 0). Pour *M. nattereri*, nous avons observé majoritairement des petits groupes, qui se rassemblaient régulièrement pour former des plus grands groupes dans des grands gîtes de type trou de pic, comportement pouvant perturber les résultats de calcul de l'indice PSI. Enfin, nous n'avons détecté aucun effet significatif de l'espèce, du groupe ou de la période sur la valeur moyenne du PSI.

Tableau 4 : Scores de l'indice de partage de gîtes par paires d'individus d'un même groupe (PSI) obtenus pour *Myotis bechsteinii* sur le site de Pecqueuse en forêt de Rambouillet, à des périodes et pour des durées moyennes de suivi différentes, a : juin 2006 (2,67 jours) ; b : août 2007 (2,5 jours) ; c : août 2009 (5,9 jours). (OSP : proportion observée de gîtes partagés ; ESP : proportion attendue de gîtes partagés).

a.							
Numéro des individus	738/558	738/578	738/778.2	558/578	558/778.2	578/778.2	
OSP	0,67	1	0,33	1	0	0	
Ind1 gîtes/jour	1,33	1,33	1,33	0,33	0,33	0,33	
Ind2 gîtes/jour	0,33	0,33	0,25	0,33	0,25	0,25	
ESP	0,25	0,57	0,33	2,29	1,35	1,35	
PSI	0,41	0,43	0,00	-1,29	-1,35	-1,35	

b.							
Numéro des individus	337/118	337/158	337/138	118/158	118/138	158/138	
OSP	1	0,5	0,67	0,5	0,67	0	
Ind1 gîtes/jour	0,67	0,67	0,67	1	1	2	
Ind2 gîtes/jour	1	2	1	2	1	1	
ESP	0,17	0,19	0,17	0,13	0,11	0,13	
PSI	0,83	0,31	0,5	0,38	0,56	-0,13	

c.

Numéro des individus	338/478	338/558	338/638	338/738	338/978	478/558	478/638	478/738	478/978	558/638	558/738	558/978	638/738	638/978	738/978
OSP	0,67	0,17	0,33	0,33	0,4	0,33	0,43	0,5	0,4	0,33	0,83	0,2	0,57	0,2	0,2
Ind1 gîtes/jour	0,67	0,67	0,67	0,67	0,67	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,57	0,57	0,57
Ind2 gîtes/jour	0,5	0,5	0,57	0,57	0,6	0,5	0,57	0,57	0,6	0,57	0,57	0,6	0,57	0,6	0,6
ESP	0,08	0,08	0,07	0,07	0,1	0,11	0,07	0,05	0,13	0,1	0,1	0,13	0,06	0,12	0,12
PSI	0,58	0,08	0,26	0,26	0,3	0,22	0,36	0,45	0,27	0,24	0,74	0,07	0,51	0,08	0,08

Tableau 5 : Valeurs de PSI moyenne (PSI moy) obtenues pour différents groupes d'individus, pour les 3 espèces étudiées (selon le site et la période). Dans ce tableau sont aussi indiqués la durée moyenne (jour/gîte) passée par chaque individu dans chaque gîte, ainsi que les extrêmes constatées de ces durées, les valeurs moyennes de PSI, les valeurs minimales (min) et maximales (max) de PSI obtenues entre 2 individus au sein de chaque groupe, et le nombre moyen de jours de suivis communs aux différents individus du groupe (jours communs).⁶ Avril correspond à la période de gestation des femelles, juin-juillet à la période de mise-bas et août à la fin de la phase d'allaitement (émancipation des juvéniles).

Espèce	Groupe (site)	Période	jour/gîte	écart-type	extrêmes	PSI moy	écart-type	min	max	jours communs
<i>Myotis bechsteinii</i>	Pecqueuse	juin06	2,75	1,26	(1 à 4)	-0,52	0,90	-1,35	0,43	2,67
	Pecqueuse	août06	1,08	0,17	(1 à 1,33)	0,15	0,23	-0,15	0,57	3,2
	Pecqueuse	août07	1,13	0,25	(1 à 1,5)	0,41	0,32	-0,13	0,83	2,5
	Pecqueuse	août09	1,56	0,15	(1,33 à 1,75)	0,30	0,20	0,07	0,74	5,93
	Plaix	août08	1,44	0,51	(1 à 2,5)	0,35	0,27	0,03	0,92	3,46
	Saloup	juil08	1,08	0,20	(1 à 1,5)	0,30	0,59	-0,49	0,85	1,8
<i>Myotis nattereri</i>	Pecqueuse	juil09	1,69	0,71	(1 à 3)	-0,65	1,65	-6,06	0,67	2,14
	Pecqueuse	août09	1,09	0,22	(1 à 1,7)	0,27	0,16	0,09	0,89	3,6
<i>Plecotus auritus</i>	Charmoie Etang	avril09	1,81	0,79	(1 à 3)	-0,39	1,04	-3,03	0,64	4,4
	Rompou	avril07	2,50	0,71	(2 à 3)	-0,09	NA	NA	NA	8
	Pecqueuse	juil09	1,38	0,74	(1 à 3)	-1,28	1,50	-6,06	0,58	1,8
	Pecqueuse	août09	1,43	0,66	(2 à 3)	-0,74	0,92	-2,50	0,23	2,5
	Saloup	mai07	1,41	0,14	(1,2 à 1,5)	0,50	0,19	0,27	0,88	5,1
	Saloup	juil08	2,00	0,00	(2 à 2)	-0,50	NA	NA	NA	2
Vernigeole	août07	1,45	0,31	(1 à 1,67)	0,56	0,38	0,08	0,94	3,8	

3.2.2. Résultats individuels

Nous avons calculé la valeur des différents indices (taux de partage de gîte pour chaque individu ISI, indice de sociabilité ou de familiarité quotidienne pour chaque individu SI et indice de réutilisation des gîtes RRI) pour 89 individus répartis entre les 3 espèces (33 *Myotis bechsteinii*, 17 *M. nattereri* et 39 *Plecotus auritus*)⁷ puis nous avons testé leur significativité selon les caractéristiques des individus (tableau 6). L'espèce n'intervient que pour expliquer l'interaction avec le sexe des individus et leur état sexuel. Indépendamment de l'espèce, nous avons détecté un effet prédominant du sexe, puis de l'âge et enfin du statut reproducteur des individus. Les femelles expliquent positivement la valeur des quatre indices, toutes espèces confondues, plaçant pour un comportement social très fort entre les individus,

⁶ L'ensemble des valeurs de PSI pour chaque paire de chaque groupe se trouve en annexe 2.2.

⁷ L'ensemble des résultats (valeurs des indices) pour chaque individu est présenté en annexe 2.3.

alors que nos résultats sont opposés pour les mâles. Les adultes ont une relation positive avec l'ISI, indiquant un partage très fort des gîtes. Le nombre de jours dans le gîte (jour/gîte) est plus élevé pour les femelles allaitantes comparativement aux autres individus. Enfin, les femelles présentent une sociabilité élevée (effet positif des femelles sur l'indice IS) et réutilisent régulièrement des gîtes déjà utilisés par d'autres femelles (effet positif des femelles sur l'indice IRG), alors que nous n'avons pas détecté de relation pour les mâles.

Tableau 6 : Résultats des régressions réalisées sur les différents indices mesurant la familiarité individuelle et la réutilisation des gîtes : taux de partage de gîte pour chaque individu (ISI), indice de sociabilité ou de familiarité quotidienne pour chaque individu (IS), indice de réutilisation des gîtes (IRG) et nombre de jours passés dans chaque gîte jour/gîte. Les effets sont mesurés pour l'espèce, le sexe (F : femelle et M : mâle), l'âge (A : adulte et J : juvénile) et le statut reproducteur des individus (GES : gestante, ALL : allaitante et SNA : non reproducteur). Certains modèles mettent en avant des interactions entre variables qui plaident pour des effets cumulés de ces variables pour expliquer la relation avec certains indices, même si une seule variable est significative dans cette interaction. Nous ne montrons que les résultats significatifs (0.001 '***', 0.01 '**', 0.05 '*').

Modèle	AICc	Significativité (P-value)	Sens de l'effet
ISI ~ Sexe*Age	17.15	0.014* (Sexe) et 0.017* (Age)	effet +pour F et - pour M, effet + pour A et - pour J
ISI ~ Sexe	19.25	0.019*	effet + pour F et - pour M
ISI ~ Espèce*statut*Sexe	26.83	0.046* (Sexe)	effet + pour F et - pour M
IRG ~ Sexe*Age	31.97	7.558e-05*** (Sexe)	effet + pour F et - pour M
IRG ~ Sexe	32.11	0.001***	effet + pour F et - pour M
IRG ~ Espèce*statut*Sexe	42.18	0.003** (Sexe)	effet + pour F et - pour M
IS ~ Sexe	49.75	0.021*	effet + pour F et - pour M
IS ~ Sexe*Age	50.88	0.018* (Sexe)	effet + pour F et - pour M
jour.gîte ~ statut	158.04	0.009**	effet + pour ALL et - pour GES et SNA
jour.gîte ~ Espèce*statut*Sexe	164.91	0.009** (statut)	effet +pour ALL et - pour GES et SNA
jour.gîte ~ Sexe*Age	177.63	0.046* (Sexe)	effet + pour F et - pour M

Pour les trois espèces, les valeurs des indices de réutilisation des gîtes IRG et du nombre de jours par gîte sont plus élevées pour les femelles allaitantes que pour les autres statuts (figure 5). Si les différences entre ces valeurs ne sont pas significatives pour l'indice IRG ($p = 0,17$), les femelles allaitantes passent significativement plus de temps dans leur gîte que les femelles non reproductrices ($p < 0,01$, pas d'effet significatif pour les femelles gestantes et pas d'effet non plus de l'espèce). Si on s'intéresse au comportement social des individus, la figure 6 montre la distribution de la valeur du taux individuel de partage de gîtes avec d'autres individus (ISI) en fonction de l'indice de familiarité (IS) pour les 89 individus des trois espèces. La relation entre ces deux indices est :

- *M. bechsteinii* : $ISI = 0,31IS + 0,17$
- *M. nattereri* : $ISI = 0,40IS + 0,16$
- *P. auritus* : $ISI = 0,73IS + 0,32$

Les distributions chevauchantes pour *M. bechsteinii* et *M. nattereri* indiquent que la sociabilité ou familiarité est favorisée face au taux de partage des gîtes, alors que *P. auritus* présente une distribution inverse, mettant en le partage de gîtes plutôt que la familiarité ($p < 0,001$). Ce résultat plaide pour une préférence de *P. auritus* pour des groupes composés toujours des mêmes individus⁸ et capables de se

⁸ Dans notre étude, ces groupes se limitaient à des petits effectifs.

déplacer ensemble vers de nouveaux gîtes, alors que les deux autres espèces montrent un turn-over plus important entre les individus et une recomposition quotidienne des groupes au sein des gîtes, même si on retrouve régulièrement les mêmes individus ensemble. Même si les différences ne sont pas significatives ($p = 0,08$), la figure 7 indique aussi que les femelles de *P. auritus* s'isolent plus facilement que celles de *M. bechsteinii* et qu'elles ne se rassemblent qu'au moment de l'allaitement et de l'élevage des jeunes. Enfin, *M. nattereri* sélectionnait généralement des gîtes de petite taille limitant les effectifs des groupes (chapitre 1). Il est pourtant arrivé que certains groupes se réunissent certains jours dans un même gîte de grand volume, perturbant peut-être nos résultats de PSI et d'ISI.

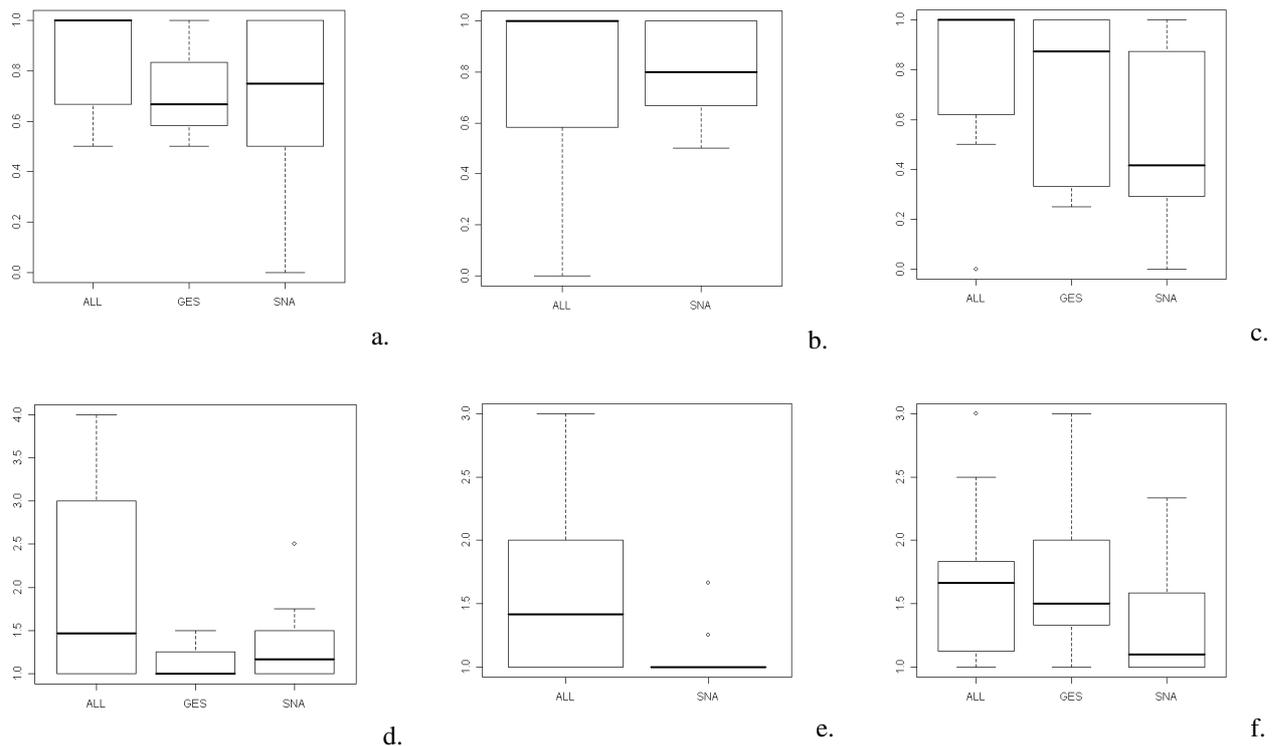


Figure 5 : Distributions des valeurs de réutilisation des gîtes IRG pour *M. bechsteinii* (a), *M. nattereri* (b) et *P. auritus* (c) ($p = 0,17$), ainsi que celles du nombre de jours par gîte pour *M. bechsteinii* (d), *M. nattereri* (e) et *P. auritus* (f) ($p < 0,01$) en fonction du statut reproducteur des individus : ALL : allaitante, GES : gestante, SNA : sexuellement non actif.

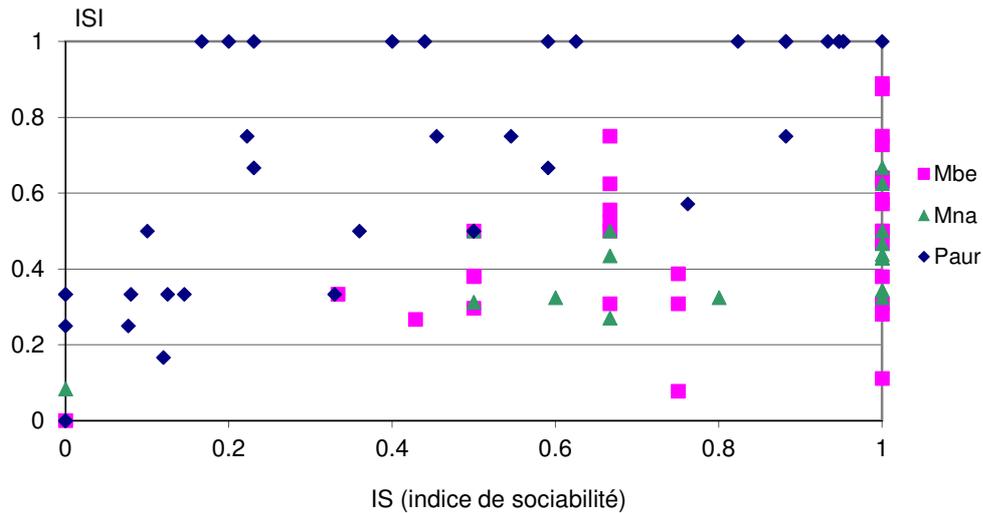


Figure 6 : Relation entre l'indice de sociabilité ou de familiarité (IS) et le taux de partage de gîte pour chaque individu (ISI) ($p < 0.001$), pour les 3 espèces étudiées (33 *Myotis bechsteinii* Mbe, 17 *M. nattereri* Mna et 39 *Plecotus auritus* Paur). Nous n'avons pas détecté d'effet significatif entre les indices IS et ISI et l'espèce.

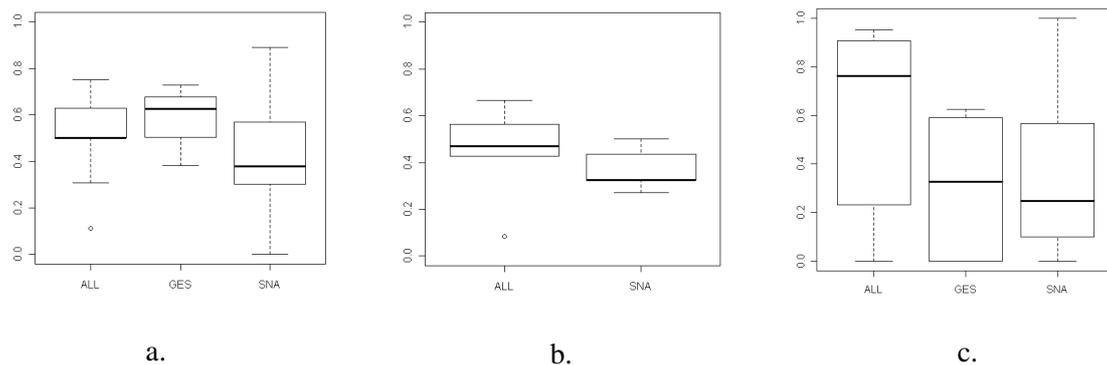


Figure 7 : Distribution des valeurs de l'ISI pour les 3 espèces étudiées (a-*M. bechsteinii*, b-*M. nattereri* et c-*P. auritus*), en fonction de leur statut reproducteur (ALL pour allaitante, GES pour gestante et SNA pour sexuellement non actif, $p=0,08$).

4. Discussion

Pour étudier la fission-fusion des colonies arboricoles de Chiroptères, Willis & Brigham (2004) préconisent un suivi de plus de 5 jours sans quoi le calcul des divers indices est affecté négativement. Nos résultats sont donc fragiles car ils s'appuient sur des données limitées pour chaque colonie, à la fois en nombre d'individus suivis et en nombre de jours de suivi. Plusieurs sites ont été étudiés dans deux forêts, introduisant de possibles biais supplémentaires. Néanmoins, divers résultats apparaissent et méritent d'être discutés.

4.1. Fréquence des changements de gîtes, nombre et fidélité aux gîtes

Les changements de gîtes sont réguliers chez les espèces de Chiroptères arboricoles, ils ont lieu en moyenne tous les deux à trois jours, quelle que soit l'espèce et la région étudiée (tableau 1). Nous avons observé quasiment la même fréquence de ces changements de gîte pour *M. bechsteinii* avec 1,47 jours ($\pm 0,7$, soit tous les 1 à 4 jours, rejoignant les résultats de Bohnenstengel 2012), pour *M. nattereri* avec 1,34 jours ($\pm 0,55$, soit tous les 1 à 3 jours) et pour *Plecotus auritus* avec 1,55 jours ($\pm 0,59$, soit tous les 1 à 3 jours). Nous avons aussi montré que la fréquence des changements de gîte était plus influencée par le statut reproducteur des individus que par l'espèce. Barclay & Kurta (2007) considèrent que les femelles peuvent changer de gîte quotidiennement en période de gestation, alors que l'allaitement nécessite le maintien des individus sur une plus longue période pour favoriser la température élevée dans le gîte dont les juvéniles ont besoin. Si la fréquence des changements de gîtes selon le statut des individus n'était pas documentée pour les trois espèces étudiées, nous avons montré le stationnement plus long des femelles allaitantes depuis peu dans les gîtes, alors que les femelles en fin d'allaitement et les individus non reproducteurs en changent régulièrement. Le comportement des femelles gestantes apparaît plus difficile à définir, celles de *M. bechsteinii* stationnant moins longtemps que celles de *P. auritus* (nous n'avons pas étudié de femelles gestantes de *M. nattereri*).

Le nombre total de cavités utilisées peut devenir très élevé, comme nous avons pu le montrer pour les trois espèces étudiées (jusqu'à au moins 173 gîtes utilisés pour une colonie de *P. auritus*), avec toutefois des disparités entre les sites. Comme pour *Chalinolobus tuberculatus* (Sedgeley 2003), *M. bechsteinii*, *M. nattereri* et *P. auritus* utilisent un réseau dense de gîtes, dépassant la centaine par colonie. Nous confirmons donc les observations déjà réalisées sur *Myotis bechsteinii* (Kerth & König 1999; Kerth 2008b) alors que Smith & Racey (2005) avaient montré que les colonies de reproduction de *M. nattereri* utilisaient plutôt entre 21 et 31 gîtes différents (entre des gîtes arboricoles et anthropiques) distribués entre 15 et 25 zones de gîtes, avec un fort niveau de fidélité inter-annuelle pour certains. Il est toutefois arrivé dans notre étude que certaines colonies adoptent un fonctionnement différent, avec un nombre réduit de cavités utilisées, les colonies de femelles de *M. bechsteinii* et de *P. auritus* du site de Saloup (forêt de Tronçais) ont suivi ce schéma. Elles présentaient alors une faible fécondité (respectivement de 40% et de 33%), alors que la même année les autres colonies de ces espèces étudiées dans la même forêt avaient une fécondité proche de 90% (résultats non publiés). De plus, sur le site de Saloup, des colonies d'autres espèces ont été observées simultanément sur la zone, parfois sur les mêmes arbres que les colonies des espèces suivies. La question du nombre de cavités disponibles devenu trop limitant dans ce site est posée.

Nos résultats ont montré une réutilisation de certains gîtes au fil des saisons par un même groupe d'individus, surtout pour *M. bechsteinii* (certains trous de pics dans des chênes) et *M. nattereri* (une fissure dans un bouleau). Ces groupes d'individus ont aussi réutilisé les mêmes secteurs ou zones de gîtes d'une session à l'autre. Certains de ces gîtes pourraient jouer un rôle essentiel lors de certaines phases de la reproduction, les groupes de femelles y étant particulièrement fidèles. La très haute fidélité pluriannuelle à certains gîtes (dont certains n'étaient pas arboricoles) a été montrée pour *Myotis nattereri* (Smith & Racey 2005). Un gîte arboricole a été utilisé plusieurs fois par l'espèce dans notre étude. Nos observations plaident donc pour une fidélité importante de ces espèces aux gîtes et aux zones de gîtes, comme cela a été montré pour d'autres espèces forestières (Kunz & Lumsden 2003; Willis & Brigham 2004; Barclay & Kurta 2007). Ce comportement pourrait être en partie lié au caractère territorial des colonies de reproduction qui exploitent un domaine vital identifié (chapitre 6). De plus, il apporterait un bénéfice aux individus en réduisant les coûts énergétiques liés à la recherche de nouveaux gîtes et à l'utilisation de gîtes connus pour favoriser le maintien de bonnes conditions internes malgré les

changements fréquents de gîte, tout en favorisant les échanges d'informations entre les individus (Kerth & Reckardt 2003; Willis & Brigham 2004; Ruczyński & Barton 2012). Cela n'empêche pas certains individus de gîter seuls à proximité des groupes de femelles reproductrices, comme nous avons pu l'observer pour plusieurs mâles et femelles non reproducteurs de chacune des espèces.

4.2. Partage des gîtes

Nous avons mis en évidence un partage de cavités entre différentes espèces (pour près de 10% des cavités utilisées). Ce partage s'effectuait à des périodes différentes, sauf dans un cas (deux mâles de *Pipistrellus pipistrellus* occupant un gîte avec des femelles allaitantes et leurs jeunes de *M. nattereri*). Ces observations plaident pour l'hypothèse selon laquelle une communauté de Chiroptères pourrait utiliser le même réseau d'arbres-gîtes. En effet, elle s'appuie notamment sur la nécessité des individus et des groupes à minimiser le coût énergétique lié au temps de recherche de nouvelles cavités utilisables et qui répondraient aux meilleures conditions nécessaires aux Chiroptères, notamment les colonies de femelles (Ruczyński & Barton 2012). Ces auteurs ont montré que plusieurs mécanismes étaient utilisés pour trouver ces cavités : la recherche active à vue, la mémorisation d'une carte des cavités disponibles et utilisables et enfin les écoutes indiscretes à proximité de gîtes déjà occupés. L'observation récurrente de traces de présence passée, parfois très odorantes (notamment les mélanges de guano et d'urine, détectables à plusieurs mètres de la cavité) facilite probablement la découverte de ces cavités comme potentiellement déjà utilisées par des Chiroptères, donc favorables.

4.3. Comparaison du comportement de fission-fusion entre les trois espèces

Nos résultats ont mis en évidence des comportements différents entre les trois espèces, puis au sein de ces espèces selon le statut reproducteur.

4.3.1. Cas de *Myotis bechsteinii*

Myotis bechsteinii montre des comportements de fission-fusion très forts, une grande sociabilité (indice du taux individuel de partage de gîte avec d'autres individus $ISI = 0,5$ et indice de familiarité = 0,67) et un fort niveau de réutilisation des gîtes (médiane = 1), comme il était attendu (Kerth & König 1999; Kerth *et al.* 2011). Toutefois les femelles semblent rester plus longtemps dans le même gîte en période de mise bas (fin juin), les groupes se décomposent et se recomposent moins à cette période. Les associations entre les individus sont variables, certaines paires se formant plus régulièrement que d'autres, confortant l'hypothèse d'associations qui ne sont pas dues au hasard (Kerth & König 1999; Kerth *et al.* 2006; Kerth *et al.* 2011). Le statut des individus (âge et statut reproducteur principalement) n'influence pas la composition des groupes (avec des femelles reproductrices, des femelles non reproductrices et des jeunes), renforçant l'hypothèse selon laquelle les femelles non reproductrices pourraient jouer un rôle important de coopération pour l'élevage des jeunes de la colonie (Kerth & König 1999; Kerth 2008a). Les gîtes sélectionnés par l'ensemble de ces individus correspondent essentiellement à des trous de pics de grand volume interne, permettant l'accueil d'un grand nombre d'individus, sur le tronc des arbres et dans des peuplements forestiers dégagés, favorisant les échanges sociaux dès l'émergence et lors du retour au gîte (chapitre 1). Les risques de prédation y sont

probablement plus forts que pour des gîtes cachés dans le feuillage permettant une sortie discrète ou hauts dans les arbres pour éviter les prédateurs terrestres (Thomas & Jacobs 2013). Les risques de prédation sont d'autant plus élevés pour cette espèce qui émet de nombreux cris audibles et bruyants pendant plusieurs minutes avant l'émergence (contrairement aux deux autres espèces étudiées). Au regard du comportement de fission-fusion de l'espèce et de ses implications sociales, avec la constitution de nouveaux groupes philopatriques chaque jour recomposés dans de nouvelles séries de cavités (Kerth 2008a,b), il est fort probable que l'espèce mise sur les changements réguliers de gîtes pour éviter la prédation et peut-être la compétition avec d'autres espèces malgré son comportement territorial collectif (Kerth & Van Schaik 2012)⁹.

La transmission d'informations sur le paysage utilisé, notamment sur les gîtes et les proies disponibles, est primordiale (Kerth & Reckardt 2003). Nous avons réalisé une observation très intéressante un jour d'août 2007, alors que cinq individus de la même colonie étaient équipés en même temps. Ils étaient tous dans le même gîte (gîte A), avant de gagner chacun leur terrain de chasse. Le matin, de nombreux individus dont quatre des cinq équipés sont rentrés au gîte A, puis ont rejoint un nouveau gîte à 800m après l'émission de nombreux cris sociaux (gîte B). Le dernier individu équipé est arrivé quelque temps après et s'est abrité dans le gîte A avec d'autres individus arrivés eux aussi tardivement. Le soir suivant, un des quatre individus présents dans le gîte B est sorti plus tôt qu'habituellement puis a parcouru la zone et visité diverses cavités utilisées les jours précédents, pour finir sa course autour du gîte A. Il a émis des cris sociaux et tous les individus sont sortis. Tous sont allés directement au gîte B. Après l'émission à nouveau de cris sociaux devant ce gîte B, tous les individus présents dans le gîte sont sortis. Enfin, tous les animaux ont quitté la zone pour aller sur leur terrain de chasse. Après leur nuit de chasse, tous les individus équipés sont passés devant le gîte B, même si certains ont rejoint un nouveau gîte. Si cette observation ne permet pas de prouver que l'animal qui est allé chercher les individus retardataires a profité des cris sociaux émis par ces individus pour les localiser, puis les inciter à le suivre, elle va toutefois dans le sens de l'hypothèse selon laquelle les Chiroptères peuvent repérer de nouveaux gîtes grâce aux cris sociaux émis par d'autres chauves-souris à l'intérieur de gîtes occupés (Kerth & König 1999; Ruczyński & Barton 2012). Elle met aussi en évidence l'importance des liens entre les individus d'un groupe chez *M. bechsteinii* (Kerth 2008b).

Nous n'avons pas été en mesure d'associer les mâles adultes à ces analyses, ces derniers gîtant systématiquement seuls. Nous supposons donc que ces individus ont un caractère solitaire très fort.

4.3.2. Cas de *Myotis nattereri*

Notre étude a été limitée à des femelles allaitantes et non reproductrices. La comparaison avec les deux autres espèces devient donc fragmentaire. Néanmoins, le schéma observé ressemble à celui de *M. bechsteinii*. De plus, nous avons montré un chevauchement comportemental entre *M. nattereri* et *M. bechsteinii* pour la familiarité entre les individus et le partage des gîtes. Enfin, le niveau de réutilisation de gîtes par d'autres individus du groupe est le même pour *M. nattereri* que pour *M. bechsteinii*. Rejoignant les résultats de Smith & Racey (2005) et d'August *et al.* (2014) qui avaient

⁹ Nous avons montré dans le chapitre 1 que cette espèce pouvait entrer en compétition avec *M. nattereri*. Nous avons montré qu'elle semblait alors plus compétitive, au point de repousser les colonies de *M. nattereri* en marge du domaine vital de ses colonies, vers des arbres et des peuplements forestiers semblant moins favorables.

démontré une fidélité aux gîtes intra-annuelle et inter-annuelle par des colonies non arboricoles, même si l'espèce change de gîte presque quotidiennement (Siemers *et al.* 1999). Nous supposons donc que les deux espèces répondent au même schéma comportemental de fission-fusion. Toutefois, les cavités sélectionnées ont comme support des arbres de faible diamètre, offrant des cavités de faible volume. Pourtant, nos résultats montrent que les individus reproducteurs forment des groupes plus ou moins importants qui se recomposent régulièrement. Les individus de cette espèce doivent donc composer entre des petites cavités (chapitre 1) et la nécessité de permettre à plusieurs individus d'occuper ensemble une cavité. Nous manquons toutefois de données pour confirmer une hypothèse qui pourrait expliquer que les femelles de *M. nattereri* sont moins exigeantes que les femelles de *M. bechsteinii* quant aux conditions thermiques internes dans les gîtes (Otto *et al.* 2013). Cette hypothèse contredit les résultats de Smith & Racey (2005) qui plaidaient pour une sélection différenciée des gîtes selon des critères thermiques pour répondre aux besoins en énergie en fonction du statut reproducteur des individus, mais sur un site exempt de *M. bechsteinii*. Notre résultat pourrait donc être conditionné par la compétition entre les deux espèces.

La sélection de gîtes de petit volume ne semble pas affecter la sociabilité de *M. nattereri*. En effet, nous avons pu observer jusqu'à huit groupes différents simultanés lors de nos observations, alors que tous les individus ont été observés au moins une fois tous ensemble dans un trou de pic de grand volume. O'Donnell & Sedgeley (1999) suggèrent que les changements de gîtes très fréquents pour les petits groupes faciliteraient la recomposition de groupes avec de nouveaux individus chaque jour, permettant de maintenir des liens forts entre les individus. Il est donc probable que *M. nattereri* réponde à un schéma classique de fission-fusion avec des associations relativement stables dans le temps (>100jours) observables entre la moitié des individus d'une méta-colonie (August *et al.* 2014), mais qui diffère de *M. bechsteinii* par la taille des groupes limitée par le volume des gîtes. Enfin, l'émergence tardive de l'espèce (nos observations et Swift 1997) et l'encombrement végétal important au niveau des gîtes (chapitre 1) impliquent une adaptation comportementale de ces individus devant échanger des informations notamment sur les gîtes, comme la fission-fusion l'impose (Kerth 2008a,b; Kerth & Dechmann 2009). Fiedler *et al.* (2004) ont observé jusqu'à plus de 120 individus ensemble dans un bâtiment. Pour *M. nattereri*, nous suggérons que les petits groupes d'individus se rassemblent ponctuellement (seulement sur une journée) en plus grands effectifs dans des cavités de grand volume (trous de pic) pour assurer les échanges nécessaires entre le maximum d'individus et resserrer les liens sociaux.

4.3.3. Cas de *Plecotus auritus*

Nous avons montré que les femelles de *P. auritus* composaient des petits groupes sociaux relativement stables qui changeaient régulièrement de gîtes. Pourtant, il semble que l'espèce pratique relativement peu la fission-fusion. La sélection de cavités de petit volume impose la présence d'un nombre limité d'individus (chapitre 1). En période de gestation, il arrive toutefois que ces femelles sélectionnent des cavités de plus grand volume (chapitre 1), permettant alors la fusion de plusieurs groupes. Ces observations expliquent que les colonies comptent de 5 à 50 femelles (20 en moyenne), rarement jusqu'à 80 (Entwistle *et al.* 1997; Entwistle *et al.* 2000; Meschede & Heller 2003). Les comportements que nous avons observés plaident pour la constitution de groupes pouvant être importants en phase de gestation, avec la sélection de cavités à grand volume soit pour favoriser la constitution de groupes stables par la suite, soit pour réduire les dépenses d'énergie en augmentant les avantages thermiques liés au nombre

d'individus (Kerth *et al.* 2001; Willis 2006). Parce qu'il y a fission et fusion pour cette espèce en phase de gestation, nous émettons l'hypothèse que cette période favorise les échanges entre les femelles pour reconstruire les liens sociaux probablement mis en dormance avec l'hibernation.

Pendant l'allaitement, les femelles sélectionnent des cavités de plus petit volume en canopée (chapitre 1) à la fois inaccessibles des prédateurs et ensoleillées pour favoriser le réchauffement du gîte. Le volume réduit de ces cavités implique la présence d'un petit nombre d'adultes, ce qui limite l'augmentation de la température alors que les jeunes ne sont pas capables de thermorégulation (Thomas & Jacobs 2013). A cette période, les individus restent fidèles aux mêmes groupes et concentrés autour des femelles allaitantes et de leurs jeunes, même si les mâles des générations antérieures et les femelles non reproductrices peuvent être acceptés, apportant un bénéfice au groupe (thermique notamment) (McLean & Speakman 1997; Entwistle *et al.* 2000; Burland *et al.* 2001). Enfin, les échanges entre ces groupes s'effectueraient par l'intermédiaire de quelques rares individus (Burland *et al.* 2001).

5. Conclusion, recommandations de gestion

Le nombre de cavités utilisées par une même colonie peut être considérable et largement dépasser la centaine, rejoignant ainsi les résultats obtenus pour diverses espèces (Kerth & König 1999; Sedgeley 2003; Kerth 2008b). Le nombre de cavités disponibles en forêt pourraient devenir un facteur limitant. Nous confirmons néanmoins l'hypothèse de Smith & Racey (2005), Barclay & Kurta (2007) et de Kerth (2008b) selon laquelle toutes les espèces de Chiroptères exploiteraient des réseaux d'arbres-gîtes en forêt auxquels elles seraient fidèles. Ainsi, le turn-over des cavités disponibles peut être important, les colonies exploitent toutefois les mêmes secteurs au fil du temps. Aucun élément ne nous permet de confirmer que les femelles de *M. nattereri* et de *P. auritus* soient territoriales, contrairement à *M. bechsteinii* (chapitre 6). De fait, un déplacement de colonies fragilisées de ces espèces vers des espaces déjà occupés pourrait être possible (avec toutes les précautions à prendre liées à la disponibilité limitée de la ressource qui pourrait empêcher l'installation d'une nouvelle colonie trop importante). Par contre, le caractère très territorial des individus de *M. bechsteinii* d'une part (Kerth *et al.* 2001) et l'incapacité des colonies de reproduction de traverser des habitats défavorables trop grands permettant à l'espèce de se déplacer d'autre part (Kerth & Melber 2009) constituent probablement des contraintes rédhibitoires pour qu'une colonie de reproduction fragilisée se déplace vers une parcelle forestière plus favorable. Dans ces conditions, il est probable qu'une colonie de *M. bechsteinii* qui serait trop limitée pour une ressource comme les gîtes disparaisse au terme de la mortalité naturelle des individus trop contraints pour assurer le recrutement de nouveaux individus. O'Donnell & Sedgeley (2006) émettaient cette hypothèse suite aux observations réalisées sur *Chalinolobus tuberculatus*, Sedgeley (2003) suggérant par ailleurs que la disponibilité en cavités utilisables était en effet le premier facteur limitant pour les espèces sélectionnant un nombre réduit de gîtes, comme chez *Mystacina tuberculata*.

Le gestionnaire forestier doit être particulièrement attentif au nombre d'arbres à cavités qu'il maintient en forêt au gré des exploitations. Pour *M. bechsteinii*, le renouvellement des cavités doit impérativement se raisonner à l'échelle du domaine vital déjà sélectionné par la colonie en place, ce qui présente un problème pour le gestionnaire qui ne peut pas identifier précisément ces domaines vitaux (sans une étude approfondie). Travailler à l'échelle des cantons forestiers devient alors indispensable (les surfaces moyennes exploitées par une colonie de l'espèce avoisinant les 800 à 1000ha). Pour les deux autres

espèces, il apparaît que les relations sociales entre les individus sont tout aussi complexes que pour *M. bechsteinii*. *M. nattereri* propose un fonctionnement de fission-fusion proche de *M. bechsteinii*. Il semble que la pression de conservation porte moins sur ces arbres rassemblant des petits groupes que sur ceux qui concentrent les individus et qui sont réutilisés régulièrement (nos observations, Swift 1997 et Smith & Racey 2005). De fait, si la gestion forestière assure un renouvellement des gîtes dont peuvent s'accommoder les petits groupes, elle doit toutefois être particulièrement attentive à ces quelques arbres qui jouent probablement un rôle très important dans la transmission d'informations entre les individus. La difficulté consiste à les repérer, puisqu'ils correspondent à seulement quelques arbres à chaque saison. Enfin, *P. auritus* propose un fonctionnement encore différent, avec un comportement de fission-fusion très fort en période de gestation, alors qu'après la mise bas, les femelles se réunissent en petits groupes très stables pour lesquels nous n'avons pu montrer qu'il y avait une réelle fission. Les enjeux de conservation porteront surtout sur les gîtes rassemblant les femelles au printemps en période de gestation. Pour *M. nattereri* et *P. auritus*, il peut arriver qu'une colonie n'utilise qu'un nombre limité de gîtes comme cela a été montré par Smith & Racey (2005). Il convient alors d'appliquer des consignes identiques à celles proposées pour *M. bechsteinii*. Pour ces trois espèces, le maintien d'îlots d'arbres gîtes et d'arbres à cavités isolés et/ou dispersés apparaît donc indispensable.

6. Bibliographie

- August T.A., Nunn M.A., Fensome A.G., Linton D.M., Mathews F. 2014. Sympatric woodland *Myotis* bats form tight-knit social groups with exclusive roost home ranges. PLoS ONE 9 (10): e112225.
- Barclay R. M. R., Brigham M. R. 2001. Year-to-year reuse of tree-roosts by California Bats (*Myotis californicus*) in Southern British Columbia. The American Midland Naturalist 146: 80-85.
- Barclay R. M. R., Kurta A. 2007. Ecology and behavior of bats roosting in tree cavities and under bark. in *Bats in forests - Conservation and management*. Lacki M. J., Hayes J. P., Kurta A. Baltimore, The Johns Hopkins University Press: 17-59.
- Bohnenstengel T. 2012. Roost selection by the forest-dwelling bat *Myotis bechsteinii* (Mammalia: Chiroptera): Implications for its conservation in managed woodlands. Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles 132: 47-62.
- Bordes F., Morand S. *et al.* 2009. Home range and parasite diversity in mammals. The American Naturalist 173(4): 467-474.
- Burland T. M., Barratt E. M. *et al.* 2001. Mating patterns, relatedness and the basis of natal philopatry in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. Molecular Ecology 10: 1309-1321.
- Chao A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. Biometrics 43(4): 783-791.
- Dajoz R. 1998. Les insectes et la forêt. Paris, Lavoisier Tec & Doc.
- Dietz C., von Helversen O., Nill D. 2009. L'encyclopédie des Chauves-souris d'Europe et d'Afrique du nord - Biologie, caractéristiques, protection. Collection *Les encyclopédies du naturaliste*. Delachaux & Niestlé. Paris.
- Entwistle A. C., Racey P. A. *et al.* 1997. Roost selection by the brown long-eared bat *Plecotus auritus*. Journal of Applied Ecology 34: 399-408.
- Entwistle A. C., Racey P. A. *et al.* 2000. Social and population structure of a gleaning bat, *Plecotus auritus*. Journal of Zoology 252: 11-17.

- Fiedler W., Illi A., Alder-Eggli H. 2004. Raumnutzung, Aktivität und Jagdhabitatwahl von Fransenfledermäusen (*Myotis nattereri*) im Hegau (Südwestdeutschland) und angrenzendem Schweizer Gebiet. *Nyctalus* (NF) 9(3), 215-235.
- Garroway C.J., Broders H.G. 2007. Nonrandom association patterns at northern long-eared bat maternity roosts. *Canadian Journal of Zoology* 85: 956-964.
- Giosa P., Fombonnat J. 2002. Quelques données sur les gîtes arboricoles en forêt de Tronçais (Allier). *Symbioses* 6: 5-6.
- Greenaway F., Hill D. 2005. Woodland management advice for Bechstein's bat and barbastelle bat. E. N. R. Reports. Peterborough, English Nature: 30p.
- Hillen J., Kiefer A. et al. 2010. Interannual fidelity to roosting habitat and flight paths by female western barbastelle bats. *Acta Chiropterologica* 12(1): 187-195.
- Johnson J. B., Ford M. W. et al. 2012. Roost networks of northern myotis (*Myotis septentrionalis*) in a managed landscape. *Forest Ecology and Management* 266: 223–231.
- Kanuch P., Danko S. et al. 2008. Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammalian Biology* 73: 147-155.
- Kashima K., Ohtsuk H. et al. 2013. Fission-fusion bat behavior as a strategy for balancing the conflicting needs of maximizing information accuracy and minimizing infection risk. *Journal of Theoretical Biology* 318: 101–109.
- Kerth G. 2008a. Animal sociality: Bat colonies are founded by relatives. *Current Biology* 18(17): 3.
- Kerth G. 2008b. Causes and consequences of sociality in bats. *Bioscience* 58(8): 737-746.
- Kerth G., Dechmann D.K.N. 2009. Field-based observations and experimental studies of bat behavior. in *Ecological and behavioral methods for the study of bats (second edition)*. Kunz, T. H. & Parsons, S. Baltimore, The Johns Hopkins University Press: 393-406.
- Kerth G., Ebert C. et al. 2006. Group decision-making in fission- fusion societies: Evidence from two field experiments in Bechstein's bats. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2785–2790.
- Kerth G., König B. 1999. Fission, Fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour* 136: 1187-1202.
- Kerth G., Melber M. 2009. Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biological Conservation* 142: 270-279.
- Kerth G., Perony N. et al. 2011. Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission–fusion dynamics of their groups. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 2761-2767.
- Kerth G., Reckardt K. 2003. Information transfer about roosts in female Bechstein's bats: an experimental field study. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 511-515.
- Kerth G., Van Schaik J. 2012. Causes and consequences of living in closed societies: lessons from a long-term socio-genetic study on Bechstein's bats. *Molecular Ecology* 21: 633-646.
- Kerth G., Wagner M. et al. 2001. Roosting together, foraging apart: information transfer about food in unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioural and Ecological Sociobiology* 50: 283-291.
- Kerth G., Weissmann K. et al. 2001. Day roost selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia* 126: 1-9.
- Kunz T. H., Lumsden L. F. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. in *Bat ecology*. Kunz T.H., Fenton M.B. Chicago & London, The University of Chicago Press: 3-89.
- Larrieu L., Cabanettes A., Gonin P., Lachat T., Paillet Y., Winter S., Bouget C., Deconchat M. 2014. Deadwood and tree microhabitat dynamics in unharvested temperate mountain mixed forests: a life-cycle approach to biodiversity monitoring. *Forest Ecology and Management* 334: 163–173.

- Lewis S. E. 1996. Low roost-site fidelity in pallid bats: associated factors and effect on group stability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 335-344.
- Lučan R. K., Hanák V. 2011. Population ecology of *Myotis daubentonii* (Mammalia: Chiroptera) in South Bohemia: summary of two long-term studies: 1968-1984 and 1999-2009. *Acta Soc. Zool. Bohem.* 75: 67-85.
- Lučan R. K., Hanák V. *et al.* 2009. Long-term re-use of tree roosts by European forest bats. *Forest Ecology and Management* 258: 1301–1306.
- McLean J. A., Speakman J. R. 1997. Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat. *Animal Behaviour* 54: 1193-1204.
- Meschede A., Heller K.-G. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16: 1–248.
- Metheny J. D., Kalcounis-Rüppell M. C. *et al.* 2008. Genetic relationships between roost-mates in a fission-fusion society of tree-roosting big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62(7): 1043-1051.
- O'Donnell C.F.J., Sedgely J.A. 1999. Use of roosts by the long-tailed bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in temperate rainforest in New Zealand. *Journal of Mammalogy* 80(3): 913-923.
- O'Donnell C.F.J., Sedgely J.A. 2006. Causes and consequences of tree-cavity roosting in a temperate bat, *Chalinolobus tuberculatus*, from New Zealand. in *Functional and evolutionary ecology of bats*. Zubaid A., McCracken G. F., Kunz T. H., Oxford University Press: 308-328.
- Otto M.S., Becker N.I. *et al.* 2013. Cool gleaners: Thermoregulation in sympatric bat species. *Mammalian Biology* 78: 212-215.
- Patriquin K. J., Leonard M. L. *et al.* 2010. Do social networks of female northern long-eared bats vary with reproductive period and age? *Behav Ecol Sociobiol* 64: 899–913.
- Popa-Lisseanu A. G., Bontadina F. *et al.* 2008. Highly structured fission-fusion societies in an aerial-hawking, carnivorous bat. *Animal Behaviour* 75: 471-482.
- Regnery B., Couvet D., Kubarek L., Julien J.-F., Kerbiriou C. 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in mediterranean forests. *Ecological Indicators* 34: 221–230.
- Ruczyński I., Barton K. A. 2012. Modelling sensory limitation: the role of tree selection, memory and information transfer in bats' roost searching strategies. *PLoS ONE* 7(9): 8p. DOI: 10.1371/journal.pone.0044897
- Ruczyński I., Nicholls B. *et al.* 2010. Selection of roosting habitats by *Nyctalus noctula* and *Nyctalus leisleri* in Białowieża Forest—Adaptive response to forest management? *Forest Ecology and Management* 259: 1633–1641.
- Russo D., Cistrone L. *et al.* 2004. Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. *Biological Conservation* 117(1): 73-81.
- Sedgely J.A. 2003. Roost site selection and roosting behaviour in lesser short-tailed bats (*Mystacinus tuberculata*) in comparison with long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*) in Nothofagus forest, Fiordland. *New Zealand Journal of Zoology* 30: 227-241.
- Sedgely J.A., O'Donnell C.F.J. 1999. Roost selection by the long-tailed bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in temperate New Zealand rainforest and its implications for the conservation of bats in managed forests. *Biological Conservation* 88: 261-276.
- Smith P.G., Racey P.A. 2005. The itinerant Natterer: physical and thermal characteristics of summer roosts of *Myotis nattereri* (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Zoology* 266(2): 171-180.
- Smith P.G., Racey P.A. 2008. Natterer's bats prefer foraging in broad-leaved woodlands and river corridors. *Journal of Zoology* 275: 314-322.

- Swift S.M. 1997. Roosting and foraging behaviour of Natterer's bats (*Myotis nattereri*) close to the northern border of their distribution. *Journal of Zoology* 242: 375-384.
- Thomas A.J., Jacobs D.S. 2013. Factors influencing the emergence times of sympatric insectivorous bat species. *Acta Chiropterologica* 15(1): 121-132.
- Tillon L. 2005. Gîtes sylvestres à Chiroptères en forêt domaniale de Rambouillet (78) : Caractérisation dans un objectif de gestion conservatoire. Montpellier, Ecole Pratique des Hautes Etudes (Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés): 106p.
- Tillon L. 2007. Statut des chauves-souris peuplant le massif forestier de Rambouillet (78), état des lieux après 8 années de suivis et d'inventaire. *Symbioses* 20: 53-59.
- Tillon L., Darnis T. *et al.* 2014. Stratégie d'échantillonnage des chiroptères d'une grande forêt de production, la forêt domaniale de Tronçais (03, Auvergne, France). *Symbioses* 32: 37-43.
- Tillon L., Aulagnier S. 2014. Tree cavities used as bat roosts in a european temperate lowland sub-atlantic forest. *Acta Chiropterologica* 16 (2): 359–368.
- Vonhof M.J., Barclay R.M.R. 1996. Roost-site selection and roosting ecology of forest-dwelling bats in southern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1797-1805.
- Willis C.K.R. 2006. Daily heterothermy by temperate bats using natural roosts. in *Functional and evolutionary ecology of bats*. Zubaid A., McCracken G.F., Kunz T.H., Oxford University Press: 38-55.
- Willis C.K.R., Brigham R.M. 2004. Roost switching, roost sharing and social cohesion: forest-dwelling big brown bats, *Eptesicus fuscus*, conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour* 68(3): 495-505.

Chapitre 3

Le bois mort, élément structurant le peuplement de Chiroptères en forêt ?

Le bois mort, élément structurant le peuplement de Chiroptères en forêt ?

Résumé

Le bois mort est considéré déficient dans les forêts exploitées européennes. Si près de 30% des espèces animales présentes en forêt en dépendent, certaines d'entre elles, notamment des insectes, sont aujourd'hui considérées comme rares, voire montrent un fort risque d'extinction principalement à cause d'une quantité insuffisante de bois mort. Quelques espèces de Chiroptères (individus isolés, groupes, voire colonies de reproduction) gâtent dans les arbres morts et les chandelles. Compte tenu du régime alimentaire strictement insectivore de ces Chiroptères, se pose la question de l'intérêt du bois mort pour la production de proies potentielles. Nous avons donc réalisé des points d'écoute ultrasonore dans différentes forêts feuillues de plaine française, dominées par des chênes (*Quercus* spp.) et du hêtre (*Fagus sylvatica*), et stratifiées selon un gradient allant de 0 à 373m³ de bois mort à l'hectare. Nos résultats montrent une relation positive entre le volume de bois mort et la richesse spécifique de Chiroptères. Certaines espèces présentent un lien positif avec le bois mort, soit au sol, soit debout. Ce lien s'explique soit par les proies qui peuvent s'y développer (cas de *Myotis emarginatus*), soit par la structure forestière générée par la mort d'un arbre restant debout ou tombant au sol, créant une clairière forestière favorable aux espèces dites de lisière (*Pipistrellus pipistrellus*, *Nyctalus leisleri* et *Eptesicus serotinus*). D'autres espèces réagissent négativement à la présence de bois mort, parce qu'un arbre venant de mourir ne propose plus le feuillage nécessaire au développement des insectes (diptères et lépidoptères phytophages) qui constituent la majeure partie de leurs proies. Contrairement à notre hypothèse de départ, la plupart des Chiroptères forestiers glaneurs répondent plus à l'encombrement par le feuillage puis à la surface terrière des bois vivants qu'au bois mort présent. Considérant que plusieurs des espèces recensées pourtant considérées comme forestières (*Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri*, *Plecotus auritus*, *Barbastella barbastellus*) ne présentent pas de relation avec le bois mort, ce résultat implique de mener de nouvelles études permettant d'affiner le lien entre les variables structurant les habitats disponibles et les chauves-souris.

Mots clé : Chiroptera – forêt tempérée – bois mort – clairière forestière – encombrement végétal – gestion conservatoire – continuité spatiale.

1. Introduction

1.1. Importance du bois mort pour la biodiversité en forêt

Les études visant à définir le lien entre les espèces végétales et animales et la forêt se sont beaucoup orientées vers le bois mort notamment en forêt non exploitée, où les organismes dépendant du bois mort y sont plus riches en espèces (Paillet *et al.* 2010; Lassauce *et al.* 2011). Qu'il soit debout ou couché, le bois mort en forêt joue en effet un rôle prépondérant pour le maintien de la biodiversité (Jonsell *et al.* 1998; Bunnell *et al.* 2002; Müller *et al.* 2007; Müller & Bussler 2008). Il est souvent considéré déficient

par les naturalistes dans les forêts tempérées gérées pour la production de bois (Vallauri 2005). Sa présence en forêt est en effet associée à la gestion mise en œuvre. Elle est favorisée par :

- l'absence d'exploitation forestière (Jonsson *et al.* 2005; Paillet *et al.* 2010),
- l'âge des bois, le bois mort augmentant avec l'âge des peuplements forestiers (Jonsson *et al.* 2005),
- les incidents climatiques comme les tempêtes ou les feux (Lindbladh *et al.* 2003; Wermelinger *et al.* 2003; Toivanen & Kotiaho 2010),
- les attaques parasitaires (Dajoz 1998; Kula & Zabecki 2006; Joensuu *et al.* 2008; Kausrud *et al.* 2011),
- le mode de gestion, les travaux d'éclaircie en futaie régulière pouvant apporter du bois mort au sol ponctuellement alors que la gestion de type irrégulier pied par pied favorise un apport régulier (Dajoz 1998; Larrieu *et al.* 2011; Bouget *et al.* 2012).

La réponse des organismes à la présence de bois mort en forêt est variable : les bryophytes, les lichens, les champignons et les coléoptères saproxyliques sont étroitement corrélés à la quantité locale et aux divers stades de décomposition ou types de bois morts (Franc *et al.* 2007; Müller & Bussler 2008; Lachat *et al.* 2012). La richesse spécifique ne s'exprime généralement qu'à l'échelle très locale de l'arbre mort et des quelques mètres environnants (Nilsson & Baranowski 1997; Grove 2002). Elle dépend de la diversité locale des pièces de bois mort plutôt que de leur volume (Brin *et al.* 2009). Néanmoins, Bouget *et al.* (2013) ont montré que la richesse spécifique locale des coléoptères saproxyliques augmentait plus rapidement après le seuil de 46m³/ha de bois mort couché. Toutefois en forêt tempérée de plaine, cette assertion ne se vérifie pas toujours, notamment dans les forêts feuillues. D'autres facteurs pourraient expliquer la richesse spécifique de la faune saproxylique, comme le degré d'exploitation de la forêt, l'organisation du paysage ou encore l'ancienneté du couvert boisé (Paillet *et al.* 2010; Lassauce *et al.* 2011). Parfois même, le bois mort ne montre un intérêt pour la biodiversité que lorsqu'il est apprécié à l'échelle des massifs forestiers (notamment la diversité des pièces de bois mort et leur volume total) et des peuplements forestiers (avec le degré d'ouverture). La richesse spécifique des organismes saproxyliques s'y exprime mieux qu'en prenant en compte la quantité locale de bois mort (Bouget & Gosselin 2012).

1.2. Bois mort et Chiroptères

1.2.1. Arbres morts, chandelles et gîtes

Pour les Chiroptères, les arbres morts sont prioritairement des gîtes pour des individus isolés ou des groupes, voire des colonies de reproduction (Meschede & Heller 2003; Pénicaud 2006). Les arbres morts peuvent offrir la majorité des cavités sélectionnées par certains taxons, comme dans les forêts tempérées d'Amérique du Nord dominées par les conifères (Bunnell *et al.* 2002; Kalcounis-Rüppell *et al.* 2005; Barclay & Kurta 2007). En Europe, *Nyctalus leisleri* et *N. lasiopterus* apprécient les cavités dans les arbres morts ou mourants (Ruczynski & Bogdanowicz 2005; Beuneux *et al.* 2010), *Barbastella barbastellus* gîte régulièrement derrière les écorces décollées, notamment sur les chandelles (Russo *et al.* 2004; Hillen *et al.* 2010; Russo *et al.* 2010), tout comme certains *Myotis* et *Pipistrellus* (Pénicaud 2006). La relation entre les cavités disponibles et les Chiroptères doit s'appréhender à l'échelle du paysage forestier, car un groupe d'individus utilise un réseau de gîtes au cours de la saison d'activité

(Kerth *et al.* 2011; Tillon 2012). La fidélité spatiale s'exerce à l'échelle d'un réseau d'arbres ou d'un secteur, mais pas des arbres eux-mêmes (Hillen *et al.* 2010; Russo *et al.* 2010).

1.2.2. Bois mort et proies saproxyliques pour les Chiroptères

Parmi les différentes espèces de Chiroptères, certaines sont opportunistes alors que d'autres semblent très spécialistes dans leur régime et leur comportement alimentaire sans pour autant se limiter à un seul type de proies (tableau 1). Certains insectes jouent un rôle fondamental dans l'alimentation de la plupart des espèces de Chiroptères. La disponibilité des proies peut toutefois être le premier facteur limitant pour les Chiroptères (Zahn *et al.* 2006). Leur production en grande quantité est fondamentale pour leur maintien. C'est le cas des diptères (Gregor & Bauerova 1987) et des lépidoptères (Burford *et al.* 1999; Rydell & Lancaster 2000; Speakman & Rydell 2000; Jones & Rydell 2003). Les différents comportements de prédation des espèces de Chiroptères, voire leur morphologie et leur physiologie sont souvent adaptés à des habitats soit denses, soit ouverts (Müller *et al.* 2012). Outre l'offre de gîtes pour les Chiroptères, le bois mort peut produire jusqu'à plus de 30 % de l'ensemble des espèces d'insectes en forêt (Good & Speight 1996; Dajoz 1998), dont plus de 40 à 50 % des coléoptères forestiers dans certaines régions du monde (Grove 2002). Les Chiroptères de haut vol ou de lisière peuvent profiter de cette ressource et se focaliser sur les émergences ponctuelles de coléoptères issues du bois mort frais. C'est le cas des bois exploités et laissés en place de dépôt en forêt, qui favorisent la concentration soudaine des scolytes, attirant ainsi plusieurs espèces de Chiroptères (Tillon 2001; Mehr *et al.* 2012). Les Chiroptères dits spécialistes forestiers, dont le régime alimentaire comporte notamment des insectes saproxyliques (coléoptères principalement, mais aussi certains diptères, dictyoptères, hémiptères et hyménoptères), devraient être favorisés par l'abondance du bois mort en forêt.

Les Chiroptères peuvent s'adapter de manière opportuniste aux insectes disponibles sur la zone qu'ils exploitent. Or, la richesse et le nombre d'individus d'insectes saproxyliques dépendent de la quantité de bois mort (en volume et en nombre de pièces de grosse taille) et des microhabitats associés (champignons lignivores, cavités...) (Winter & Möller 2008; Lassauce *et al.* 2011; Bouget *et al.* 2012), eux-mêmes structurés au niveau du paysage forestier, expliquant mieux la richesse en coléoptères saproxyliques que la quantité de bois mort (Bouget & Gosselin 2012). Les prédateurs des insectes saproxyliques doivent toutefois rechercher leurs proies dans des volumes forestiers potentiellement restreints à proximité des habitats d'émergence (e.g. la tige de bois mort ou le chablis), profitant ainsi de plus fortes concentrations d'insectes (Tillon 2001; Mehr *et al.* 2012), mais pas seulement. La concentration locale d'insectes pourrait expliquer la faible superficie des terrains de chasse pour les chauves-souris qui exploitent un grand nombre d'espèces d'insectes en forêt. Par exemple, *Myotis bechsteinii* présente un domaine vital de faible surface où il se nourrit des proies disponibles (comme le montre son régime alimentaire très large, tableau 1), alors qu'une espèce spécialiste comme *Plecotus auritus* doit parcourir de plus grands espaces (Tillon *et al.*, in prep.) pour aller chercher des papillons tymanés (Barataud 1990; Motte 2011), parfois en faible densité.

Tableau 1 : Comportement alimentaire des espèces de Chiroptères inventoriées pendant notre étude, entre les espèces glaneuses chassant leurs proies dans le feuillage (voire sur les feuilles), celles qui évoluent sur les lisières, et celles qui chassent dans le ciel, au-dessus de la végétation (x pour le comportement principal, et (x) pour le comportement secondaire de l'espèce) (Patterson *et al.* 2003; Barataud 2012). La proportion de chaque groupe d'insectes dans le régime alimentaire des espèces est exprimé par « - » quand le taxon est retrouvé dans moins de 5% des fèces, par « + » entre 5 et 10%, par « x » entre 10 et 20%, par « X » au-delà de 20%. Cette synthèse est issue d'une riche bibliographie, dont seulement certains articles fondamentaux ou récapitulatifs sont indiqués ici (Beck 1995; Arlettaz 1996; Vaughan 1997; Roué & Barataud 1999; Arlettaz *et al.* 2000; Motte & Libois 2003; Bartonička *et al.* 2008; Kervyn *et al.* 2012; Lino *et al.* 2014). Aucun régime alimentaire de *Myotis alcaethoe* n'est publié, l'espèce ne figure donc pas dans ce tableau.

		Développement larvaire saproxylique de certains taxons																				
		<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	<i>Eptesicus serotinus</i>	<i>Barbastella barbastellus</i>	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>	<i>Nyctalus leisleri</i>	<i>Nyctalus noctula</i>	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	<i>Pipistrellus nathusii</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	<i>Myotis bechsteinii</i>	<i>Myotis brandtii</i>	<i>Myotis daubentonii</i>	<i>Myotis emarginatus</i>	<i>Myotis myotis*</i>	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>Myotis nattereri</i>		
Groupe fonctionnel (comportement de chasse)	glaneur	x	x		(x)	x	x							x	x	x	x	x	x	x	x	
	de lisière			(x)	x					x	x	x	x			x						
	de haut vol			x				x	x													
(habitats de chasse forestiers)	oui				(x)	(x)		x						x	x				x		x	
	en partie non	x	x	x	x	x	x	(x)		x	x	x				x	x		x	(x)		
Régime	spécialisé	x	x		x	x	x	x			x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	
	opportuniste			x					x					x								
Branchiopoda																					-	
Ostracoda																						-
Gastropoda																						-
Arachnida		-	-	+	-	+	+	+	-					x	-	-	X	x	x	+		
Diplopoda & Chilopoda		-						+					+									
Insecta	Coleoptera	X	x	X	X	-	-	-	x	x	X	+	X	X	x	+	+	X	+	+		
	Dermaptera						+	+						X			+	-	-			
	Dictyoptera	X			+									X								
	Diptera	X	X	X	X	+	+	+	X	X	X	X	X	X	X	X	X	x	X	X	X	
	Ephemeroptera				-	-	-		+	x	x	X	+			x	x	x	-	x	+	
	Hemiptera	X	-		x	-	-	-	-	X	x	x	+		x	+	-	-	-	+	-	
	Homoptera								+					X								
	Hymenoptera	X	+	x	x	+	-	-	+	x		+	X		x	-	-	-	+	+	x	
	Lepidoptera	X	X	X	X	X	X	X	X	x	X	x	X	x	X	x	+	+	+	x	x	
	Neuroptera	X	+	-	+	-	+	x	+	x	x	X		X	x	x	+	-	+	-		
	Odonata				-																	
	Orthoptera				+					+					X				x		+	
	Plecoptera									+		x	X				+			+	+	
	Psocoptera		x			-	-	-					x			+	-	+		+	-	
Thysanoptera																						
Trichoptera		x	x	X	+	+	+	x	X	X	x	+	x	x	+	x	-		+	x		
Osteichthyes																						-

* *Myotis myotis* est une espèce glaneuse qui chasse ses proies au-dessus du sol principalement « à l'oreille » (écoute passive) (Arlettaz 1996), tout comme *M. bechsteinii* dans le feuillage des arbres (Siemers & Swift 2006).

1.3. Le bois mort explique-t-il l'activité de chasse des Chiroptères ?

La distribution de l'activité des Chiroptères en forêt est notamment conditionnée par la densité de la végétation et la hauteur des peuplements (Müller *et al.* 2012; Plank *et al.* 2012; Müller *et al.* 2013; Kennedy *et al.* 2014). Pourtant, le bois mort est une source conséquente de proies potentielles en forêt. Nous émettons donc l'hypothèse que les Chiroptères profitent des proies d'origine saproxylique et peuvent sélectionner leurs zones de chasse en fonction de la présence locale de bois mort. La quantité de bois mort expliquerait la richesse spécifique locale des Chiroptères en forêt, ainsi qu'une activité accrue pour la plupart des espèces. Elles pourraient de plus être particulièrement favorisées au-delà de certains seuils de volume de bois mort. Nous avons donc étudié l'activité des Chiroptères en fonction de la quantité de bois mort disponible en forêt par l'analyse des contacts ultrasonores sur un réseau de placettes échantillons.

L'activité ultrasonore des chauves-souris change pendant les périodes de reproduction, les femelles gestantes et allaitantes se concentrant autour des gîtes pouvant donner l'illusion d'une diminution des comportements alimentaires audibles en période de mise bas chez la plupart des espèces (Kusch & Idelberger 2005). Les arbres morts pouvant être utilisés comme gîte par certaines espèces, l'activité détectée peut être importante à proximité immédiate d'un arbre mort, particulièrement en juin-juillet pendant les mises bas et l'allaitement, surtout chez les espèces arboricoles (Ruedi 1993; McLean & Speakman 1997; Garroway & Broders 2008). Nous émettons donc l'hypothèse que l'activité des Chiroptères est particulièrement élevée autour des arbres morts à cette période. Nous avons donc répété ces modèles uniquement pour le mois de juin.

2. Matériels et méthodes

2.1. Aires d'étude

Nous avons échantillonné 132 placettes de rayon fixe (20m), avec une quantité de bois mort total mesuré variant de 0 à plus de 373m³/ha dans 6 massifs forestiers tempérés de chênaie-hêtraie atlantique à subatlantique en plaine : 24 placettes en forêt d'Auberives-Chalmessin (Champagne), 25 en forêt de Chizé (Poitou), 10 en forêt de Citeaux (Bourgogne), 29 en forêt de Fontainebleau, 30 en forêt de Rambouillet (Ile-de-France) et 14 en forêt du Haut-Tuilleau (Champagne) (figure 1). Parmi ces placettes, 73 sont situés en forêt exploitée pour le bois et 59 sont en réserve forestière non exploitée depuis au moins 30 ans (voire plus de 150 ans) (figure 2). Toutes ces forêts sont composées de chênes *Quercus petraea* et *Q. robur* accompagnés d'essences secondaires comme *Fagus sylvatica*, *Betula pubescens* et *B. pendula*, *Carpinus betulus*, *Populus tremula*, *Sorbus torminalis* et *Prunus avium*.

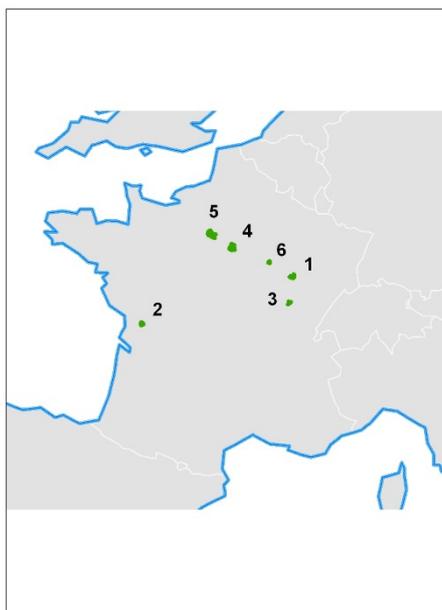


Figure 1 : Localisation en France des massifs forestiers échantillonnés pour l'étude de la relation entre Chiroptères et bois mort (1 : Auberives-Chalmessin ; 2 : Chizé ; 3 : Citeaux ; 4 : Fontainebleau ; 5 : Rambouillet ; 6 : Haut-Thuilleau).

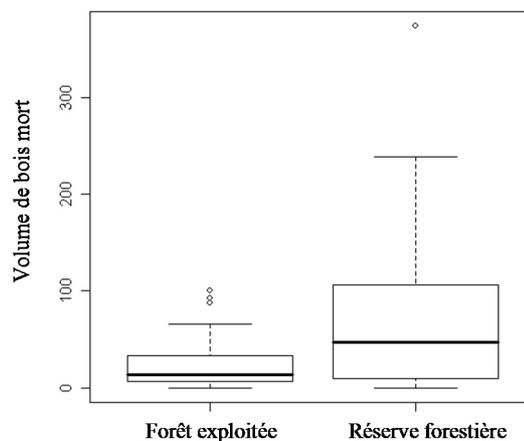


Figure 2 : Volume total de bois mort mesuré à l'hectare (en m³), dans 73 placettes en forêt exploitée et 59 placettes en réserve forestière sans aucune intervention sylvicole depuis au moins 30 ans, voire plus de 150 ans.

2.2. Description des habitats forestiers, mesures du bois mort

Le bois mort a été mesuré selon différentes procédures en s'appuyant sur une méthode visant à décrire les flux de matière dans les réserves forestières françaises (Bruciamacchie 2005). Pour le bois mort debout (V.BMD en m³/ha), tous les arbres ont été cubés à partir de 7,5cm de diamètre à 1,30m de hauteur (dbh) jusqu'à 10m de rayon. Les arbres morts de 30cm minimum (dbh) ont été intégrés jusqu'à 20m de rayon. Pour les arbres fraîchement morts et encore intacts (avec les rameaux sur les branches), nous avons utilisé une table de cubage (permettant de calculer le volume de bois sur un arbre à partir de quelques variables dendrométriques mesurées) identique aux arbres vivants et propre à chaque forêt afin d'en calculer le volume. Pour les autres bois morts (volis, souches hautes...), leur volume a été cubé sur pieds. Pour le bois mort au sol, les différentes pièces ont été cubées selon deux méthodes. Les bois morts ayant un diamètre supérieur ou égal à 30cm, et compris dans la placette de 20m de rayon, ont tous été cubés en multipliant leur longueur par le diamètre (en tenant compte de leur décroissance). Les bois morts dont le diamètre était compris entre 5 et 30cm ont été comptés et mesurés selon 3 transects de 20m disposés en étoile par la méthode du « line intercept sampling » (Marshall *et al.* 2000). Leur volume a ensuite été calculé en tenant compte des mesures de chaque pièce (diamètre et longueur), de l'angle d'interception du transect, et de la probabilité d'intercepter la pièce au sein de la placette d'inventaire (Marshall *et al.* 2000; Bruciamacchie 2005). La somme des volumes de toutes les pièces de bois mort nous a fourni un volume total de bois mort au sol (V.BMS en m³/ha).

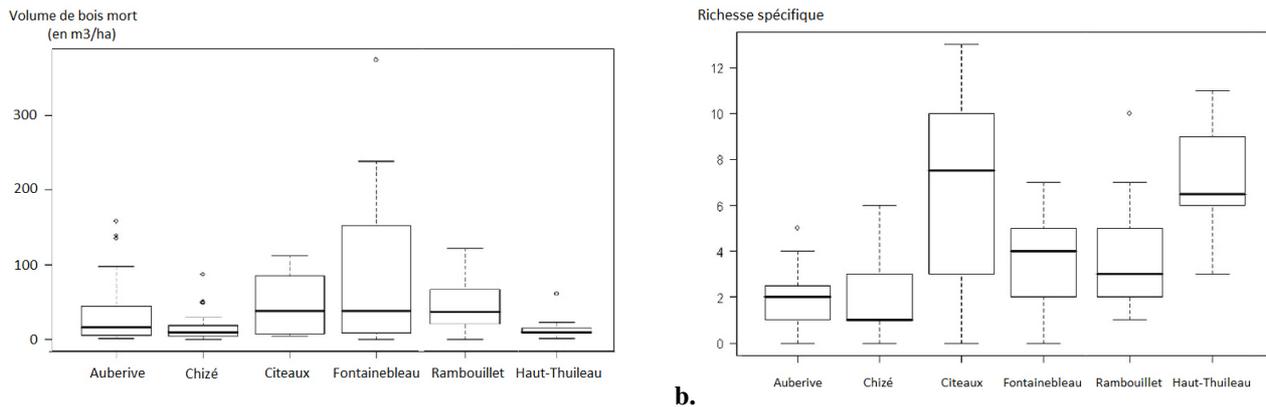
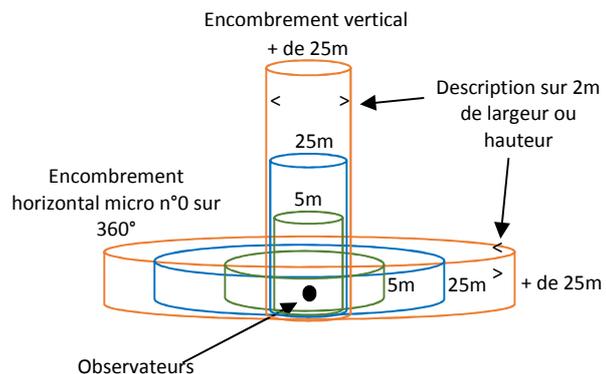


Figure 3 : Volume total de bois mort en m³/ha (VTBM) pour chaque massif forestier (a) et richesse spécifique en Chiroptères dans les placettes (b) (n = 132 placettes).

Selon les massifs, les placettes présentaient de 0 à 373m³ de bois mort total (figure 3a), avec une moyenne de 43,65±58,61m³/ha de bois mort total (9,47±20,31m³/ha pour le bois mort debout et 34,52±45,96m³/ha pour le bois mort au sol).

Considérant que la végétation et son encombrement peuvent influencer la capacité de détection d'une espèce (Ford *et al.* 2005; Gonzalo-Turpin *et al.* 2008; Plank *et al.* 2012; Müller *et al.* 2013), nous avons intégré l'encombrement végétal comme variable explicative de l'activité. Nous avons mesuré la surface terrière totale du bois vivant sur chaque placette (G.BV en m²/ha), pour intégrer un effet bois vivant contribuant à opposer les arbres vivants aux arbres morts lors des analyses. La stratification de la végétation et du feuillage jouant un rôle important dans la production d'insectes (Dajoz 1998; Burford *et al.* 1999; Ulyshen 2011), nous avons ensuite mesuré l'encombrement végétal à l'œil en trois classes (occupant moins d'un tiers de l'espace, entre un et deux tiers, ou plus de deux tiers, à moins de 5m, jusqu'à 25m, et au-delà, tant à l'horizontale qu'à la verticale, figure 4). Ces différentes valeurs obtenues ont été sommées pour fournir un indice d'encombrement horizontal total (Htot) et un indice d'encombrement vertical total (Vtot), les valeurs variant de 3 au minimum à 9 au maximum. Les deux variables présentent une distribution normale (test de Kolmogorov-Smirnov, D=0.053, p=0.852).

Figure 4 : Protocole descriptif de l'encombrement horizontal (Htot) et vertical (Vtot) de la végétation. Pour chacun des cylindres de végétation est estimé l'encombrement total entre trois classes, entre moins d'un tiers, entre un et deux tiers et plus de deux tiers.



2.3. Description de l'activité des Chiroptères

Les écoutes ultrasonores permettent d'inventorier facilement les chauves-souris dans tout type de milieu. C'est l'une des méthodes les plus communément utilisées pour l'inventaire des Chiroptères en forêt (Barataud 2012; Boonman 1996; Gannon & Sherwin 2004; Kunz *et al.* 1996; Lacki *et al.* 2007;

Middleton *et al.* 2005). La détection ultrasonore présente l'intérêt de détecter toutes les espèces avec toutefois une portée de leurs émissions sonores limitée entre 5 à 40m selon les circonstances de vol et les espèces. Un site ou habitat attractif pour une espèce donnée sera caractérisé par un niveau d'activité élevé localement. La taille réduite des placettes constitue un avantage majeur pour l'utilisation de la détection ultrasonore (Barataud 2012).

Toutefois, l'utilisation de cette méthode nécessite des précautions méthodologiques (Tillon *et al.* in prep., chapitre 8). Des binômes d'observateurs ont réalisé des points d'écoute de 30 minutes sur chaque placette, en passant trois fois (en avril, en juin et en septembre, entre 2008 et 2011). A condition que les températures soient toujours supérieures à 5°C, sans pluie et sans vent, systématiquement en période de nouvelle lune (l'éclairement lunaire pouvant influencer négativement les émissions des animaux), les points d'écoute étaient limités aux trois premières heures après la tombée de la nuit. Chaque passage a donné lieu à un dénombrement des contacts par minute pour chaque espèce, en considérant pour un individu chaque séquence de 5 secondes au maximum comme un seul et unique contact. Deux individus passant en même temps étaient donc comptés comme deux contacts. Les écoutes ont été réalisées depuis le sol, ne permettant pas d'accéder aux animaux émettant à faible portée et chassant dans la canopée, notamment des *Myotis* ou des *Plecotus* glanant leurs proies dans le feuillage, et n'émettant qu'à quelques mètres, les rendant inaudibles à un observateur au sol (Plank *et al.* 2012; Müller *et al.* 2013; Tillon *et al.* in prep.). Pour identifier les animaux, nous avons utilisé les méthodes complémentaires de l'hétérodyne et de l'expansion de temps (Obrist *et al.* 2004; Barataud 2012). Quand nous n'avons pu identifier un contact à l'espèce, nous l'avons rattaché au genre (pour 8.32% des contacts, qui représentent 2.19% des contacts pour les genres *Pipistrellus* et *Barbastellus*, 14.83% pour les genres *Eptesicus* et *Nyctalus* et 45.52% pour les genres *Myotis* et *Plecotus*). Nous avons réalisé les points d'écoute à l'aide de détecteurs de type Pettersson D980 ou Pettersson D240x couplés à des enregistreurs numériques Marantz PMD620. Quand une séquence sonore n'était pas identifiable par l'hétérodyne, nous l'avons enregistrée en expansion de temps par 10 pour une identification à l'aide du logiciel Batsound 3.31. Toutes les séquences ont été identifiées selon la méthode proposée par Barataud (2012).

Enfin, pour tenir compte de la différence de détectabilité entre espèces (Tillon *et al.* in prep., chapitre 8), il peut être judicieux d'utiliser un estimateur qualitatif de la probabilité de détection de chaque taxon (Alpizar-Jara *et al.* 2004). Nous avons donc réalisé les analyses en requalifiant le nombre de contacts par espèce avec un estimateur propre à chaque espèce (coefficient de détectabilité), selon la méthode proposée par Barataud (2012) pour comparer des indices d'activité. Ainsi, *Rhinolophus hipposideros* et *Plecotus* se voient attribuer un coefficient de 5, *Myotis emarginatus* et *M. nattereri* un coefficient de 3,1, *M. alcathoe*, *M. brandtii*, *M. mystacinus*, *M. daubentonii* et *M. bechsteinii* un coefficient de 2,5, *Barbastella barbastellus* et *Myotis myotis* un coefficient de 1,7, *Pipistrellus pygmaeus* un coefficient de 1,2, *P. pipistrellus* et *P. kuhlii* un coefficient de 1, et pour les espèces à portée de signal élevée *Eptesicus serotinus* un coefficient de 0,83, *Nyctalus leisleri*, de 0,31 et *Nyctalus noctula* de 0,25.

2.4. Analyse des données

L'activité des chauves-souris a été décrite au niveau de la communauté (richesse spécifique, nombre total de contacts toutes espèces confondues) et au niveau spécifique (occurrence et nombre de contacts, pour chaque espèce ou groupe d'espèces). Elle a été mise en relation avec les variables quantitatives et descriptives du bois mort (volume de bois mort debout V.BMD et de bois mort au sol V.BMS) et les

variables décrivant les arbres vivants (surface terrière du bois vivant G.BV ainsi que l'encombrement végétal total horizontal Htot et vertical Vtot). Des regroupements d'espèces ayant des comportements de chasse proches (tableau 1) selon la typologie de Müller *et al.* (2013) et de Patterson *et al.* (2003) ont aussi été étudiés : les espèces glaneuses *Myotis* et *Plecotus*, les espèces de lisière *Pipistrellus* et *Barbastella* et les espèces de haut vol ou grandes espèces de lisière *Nyctalus* et *Eptesicus*. Les espèces du genre *Rhinolophus* constituent un groupe à part. Nous avons modélisé la réponse des Chiroptères aux cinq variables descriptives du bois mort et du bois vivant en utilisant des régressions pour des distributions de Poisson pour les données de richesse spécifique et de comptage d'activité globale et par espèce, et des régressions pour des distributions binomiales pour les données d'occurrence de chaque taxon (R 3.0.2 software (R Development Core Team, 2008), fonction *gamm* du package *gamm4*). Parce que la richesse spécifique peut varier selon les forêts étudiées, nous avons ajouté un effet aléatoire « forêt » à chaque modèle. Seules les variables significatives ($p < 0.05$ pour tous les modèles) ont été sélectionnées. Leur contribution, i.e. leur direction et leur magnitude pour chaque modèle, a été notée.

Lorsque des relations significatives ont été révélées par les modélisations, nous avons recherché des valeurs de seuil à l'aide de la méthode du partitionnement récursif (Hothorn *et al.* 2006; Zeileis *et al.* 2008). Seuls les seuils significatifs ($p < 0,001$) ont été reportés ici. Basés sur 1 000 ré-échantillonnages aléatoires, des intervalles de confiance IC à 80% (définissant des rangs plus étroitement que les IC à 95%) ont été calculés pour tous les seuils (R-packages *party* et *boot*).

3. Résultats

Les inventaires ont mis en évidence jusqu'à 13 espèces différentes pour une même placette d'écoute (total de 1h30 par placette), avec en moyenne $3,58 \pm 2,74$ espèces par placette (figure 3b). Les 18 espèces détectées sont les suivantes (figure entre parenthèse le nombre total de contacts pour chaque espèce) : *Rhinolophus hipposideros* (4), *Eptesicus serotinus* (64), *Barbastella barbastellus* (34), *Plecotus auritus* (1), *Plecotus austriacus* (2), *Nyctalus leisleri* (291), *Nyctalus noctula* (202), *Pipistrellus kuhlii* (23), *Pipistrellus pipistrellus* (3823), *Pipistrellus pygmaeus* (44), *Myotis alcathoe* (10), *Myotis bechsteinii* (17), *Myotis brandtii* (9), *Myotis daubentonii* (58), *Myotis emarginatus* (63), *Myotis myotis* (20), *Myotis mystacinus* (34) et *Myotis nattereri* (84). Certaines séquences sonores n'ont pas pu être identifiées, le taxon attribué est alors resté générique. Il s'agit des groupes *Eptesicus-Nyctalus* (97), *Plecotus* (27), *Pipistrellus* (88) et *Myotis* (222).

3.1. Richesse spécifique et bois mort

La richesse spécifique augmente avec le volume de bois mort (figures 5a à 5c). Pour 6 à 9 espèces présentes, le volume de bois mort total moyen est de $94,57 \pm 39,36 \text{ m}^3/\text{ha}$, contre seulement $34,29 \pm 40,76 \text{ m}^3/\text{ha}$ pour 0 à 5 espèces. Il est de $44,19 \pm 42,71 \text{ m}^3/\text{ha}$ pour 10 à 13 espèces. La quantité de bois mort au sol contribue très largement à expliquer cette tendance, avec $63,97 \pm 76,58 \text{ m}^3/\text{ha}$ pour 6 à 9 espèces, contre seulement $29,01 \pm 36,05 \text{ m}^3/\text{ha}$ pour 0 à 5 espèces. La richesse spécifique augmente aussi avec la surface terrière des bois vivants (figure 5d), alors qu'elle est plus difficile à mettre en relation avec l'encombrement végétal, qu'il soit horizontal ou vertical (figures 5e et 5f). Le tableau 2 montre que la richesse spécifique RS répond positivement à la présence de bois mort debout et de bois mort au sol. RS réagit négativement à un encombrement horizontal trop important. Le nombre total de contacts augmente avec l'encombrement horizontal (tableau 2), impliquant que plus le milieu est encombré horizontalement, moins il y a d'espèces. Néanmoins, une espèce prédomine, *P. pipistrellus*, avec une très forte activité expliquant ce résultat (tableaux 3 et 4). En juin, seul le nombre total de contacts augmente avec l'encombrement horizontal (tableau 2). Nos analyses ont mis en évidence l'existence d'un seuil à partir duquel la richesse spécifique augmente plus fortement, uniquement pour le bois mort debout V.BMD avec $T = 24,59 \text{ m}^3/\text{ha}$, et un intervalle de confiance à 80% compris entre 0,72 et 24,60 (figure 6).

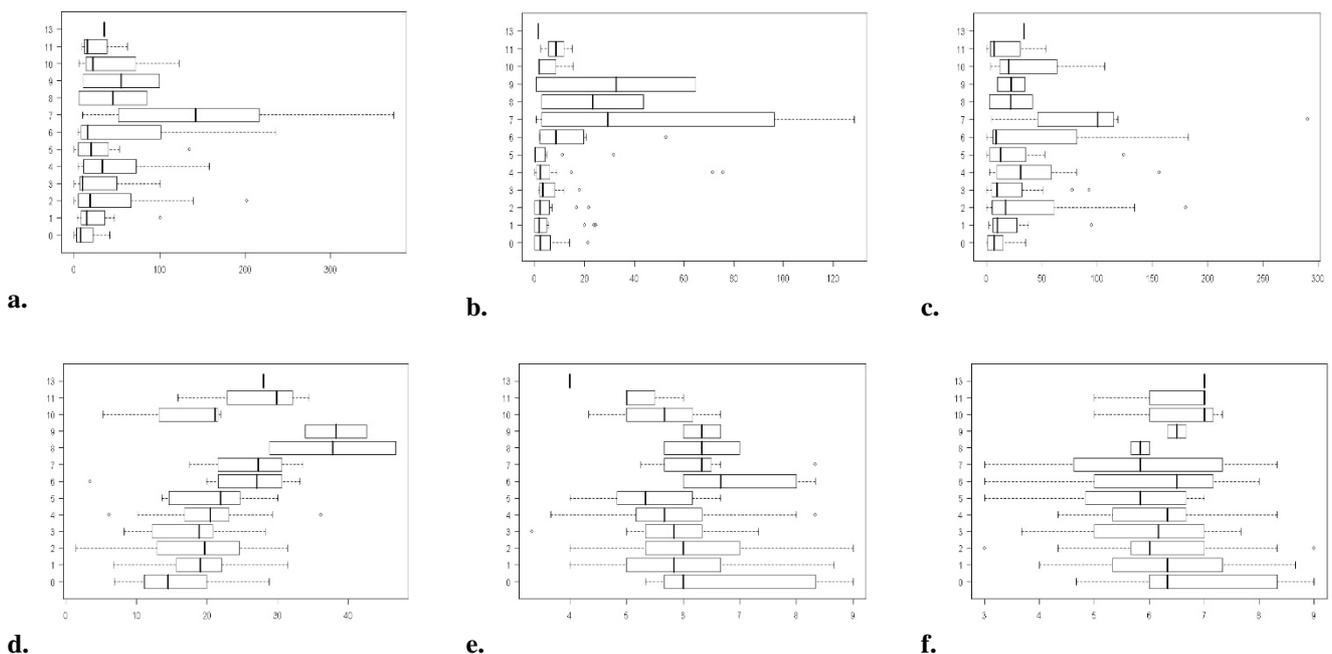


Figure 5 : Distribution de la richesse spécifique en Chiroptères sur les 132 placettes de suivi dans six massifs forestiers selon le volume (en m^3/ha) de bois mort total (V.BMD+V.BMS) (a), le bois mort debout V.BMD (b) et le bois mort au sol V.BMS (c), de la surface terrière des bois vivants G.BV (d), de l'encombrement horizontal Htot (e) et vertical Vtot (f) de la végétation.

Tableau 2 : Résultats obtenus pour la modélisation de la richesse spécifique en Chiroptères et du nombre total de contacts ultrasonores, toutes périodes confondues et en juin, dans six massifs forestiers. Pour chaque modèle, nous avons noté la magnitude avec un effet positif de la variable noté par (+) ou négatif par (-), l'erreur standard (SE) et la signification des variables (avec les seuils : 0,1% ***, 1% ** et 5% *) pour le volume de bois mort debout V.BMD, le volume de bois mort au sol V.BMS, la surface terrière des bois vivants G.BV, et l'encombrement horizontal et vertical (resp. Htot et Vtot). Les variables non-significatives n'ont pas été reportées.

	V.BMD	V.BMS	G.BV	Htot	Vtot
<i>Toutes périodes</i>					
Richesse spécifique	0,005* (SE:0,002)	0,002* (SE:0,001)		-0,100* (SE:0,048)	
Nombre de contacts				0,247* (SE:0,111)	
<i>Mois de juin uniquement</i>					
Richesse spécifique					
Nombre de contacts				0,247* (SE:0,105)	

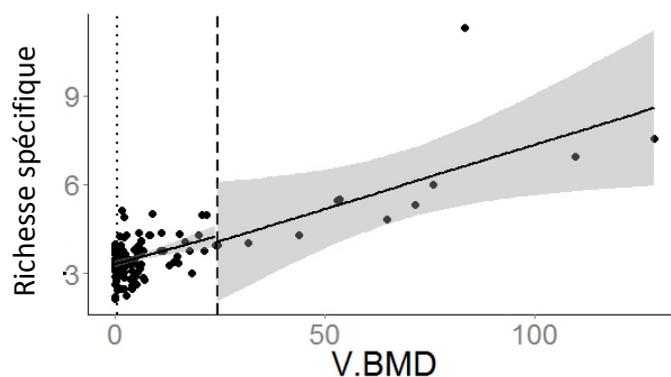


Figure 6 : Estimation du seuil calculé par partitionnement récursif (Hothorn *et al.* 2006) pour la relation entre la richesse spécifique et V.BMD (en m³/ha) ($p = 0.002$). La valeur de seuil est de 24.59 m³/ha (tirets longs), l'indice de confiance bas à 80% est représenté par les tirets courts (la valeur de l'indice de confiance haut à 80% est la même que celle du seuil).

3.2. Réponse de chaque taxon au bois mort

Le faible nombre d'occurrences pour certains taxons peu détectables (quelques mètres seulement pour *Rhinolophus hipposideros*, *Plecotus* et *Myotis alcaethoe*) ne nous a pas permis d'obtenir des résultats pertinents, les modèles étant non congruents. A l'inverse, les occurrences nombreuses pour le groupe *Eptesicus* et *Nyctalus* ont pu influencer pour une grande part les résultats globaux sur le nombre de contacts. Ce phénomène s'explique par la très grande portée des signaux émis par ces espèces (pouvant aller jusqu'à plus de 100m dans certaines situations). Que les analyses soient mises en œuvre sur les occurrences ou le nombre de contacts, nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation avec aucune variable pour le genre *Rhinolophus* par manque de données.

3.2.1. Espèces glaneuses : *Plecotus* et *Myotis*

Nous avons trouvé une relation significative positive entre le volume de bois mort au sol V.BMS et ce groupe d'espèces, tant pour les occurrences de présence (tableau 5) que pour le nombre de contacts (tableaux 3 et 4). Le nombre total de contacts pour ce groupe est cependant négativement corrélé à la surface terrière des bois vivants G.BV. *M. emarginatus* montre une relation positive avec le volume de bois mort au sol alors que la relation est négative pour *M. brandtii*. La surface terrière des bois vivants G.BV est favorable au nombre de contacts de *M. myotis* et à l'occurrence de présence de *M. brandtii*. L'encombrement horizontal de la végétation Htot explique positivement le nombre de contacts de *M. daubentonii* toutes périodes confondues (tableau 4), alors que la relation est négative avec cette variable en juin (tableau 3). Htot explique positivement l'occurrence de présence de *M. mystacinus*. Enfin, *M. bechsteinii* et *M. nattereri* ne montrent aucune relation avec le bois mort, les bois vivants ou l'encombrement par la végétation. Aucun seuil dans les relations avec le bois mort, les bois vivants et l'encombrement par la végétation n'a été observé chez ce groupe.

En période de mise bas, seul *M. emarginatus* réagit positivement au bois mort au sol, alors que *M. myotis* conserve une relation positive avec G.BV.

3.2.2. Espèces de lisière : *Barbastella* et *Pipistrellus*

Ce groupe est positivement associé avec le bois mort au sol V.BMS pour l'occurrence de présence (tableau 5) et le nombre de contacts (tableaux 3 et 4). Nous avons détecté un seuil dans ces relations pour le nombre de contacts ($T = 110,37$, $IC80\% = [31,70-132,30]$) et pour l'occurrence de présence ($T = 110,37$, $IC80\% = [31,70-114,00]$) (figures 7b et 7e). *P. pygmaeus* est positivement corrélé avec le bois mort au sol V.BMS, alors que *P. pipistrellus* est positivement associé au bois mort debout V.BMD. L'occurrence de présence de *P. kuhlii* est positivement lié à l'encombrement horizontal Htot comme le nombre de contacts de *P. pipistrellus*. Enfin, *B. barbastellus* réagit positivement à la surface terrière des bois vivants G.BV pour le nombre de contacts et l'occurrence de présence, comme *P. pygmaeus* pour l'occurrence de présence. Nous avons trouvé un seuil reliant G.BV et les deux dernières espèces, avec $T = 29,49 \text{ m}^2/\text{ha}$ ($IC80\% = [23,29-30,50]$; figure 7a) pour le nombre de contacts de *B. barbastellus* et pour l'occurrence de présence de *B. barbastellus* $T = 22,86 \text{ m}^2/\text{ha}$ ($IC80\% = [21,00-30,10]$; figure 7c) et de *P. pygmaeus* $T = 25,90 \text{ m}^2/\text{ha}$ ($IC80\% = [20,40-29,30]$; figure 7f).

3.2.3. Espèces de haut vol ou grandes espèces de lisière : *Eptesicus* et *Nyctalus*

Ce groupe est positivement influencé par une augmentation du volume de bois mort debout V.BMD pour l'occurrence de présence (tableau 5) et le nombre de contacts (tableaux 3 et 4) et pour l'encombrement horizontal de la végétation Htot. *N. leisleri* réagit positivement à la présence de bois mort au sol V.BMS et négativement à la surface terrière des bois vivants G.BV (pour le nombre de contacts). L'encombrement horizontal de la végétation est positivement corrélé au nombre de contacts de *N. noctula*. Enfin, *E. serotinus* est positivement corrélé avec le bois mort debout V.BMD dans l'occurrence et le nombre de contacts, et négativement influencé par la surface terrière des bois vivants G.BV (pour le nombre de contacts). Une réponse significative montre un seuil critique seulement pour l'occurrence de présence de *E. serotinus* pour le bois mort debout avec $T = 24,60 \text{ m}^3/\text{ha}$ ($IC80\% = [14,70-24,60]$; figure 7d).

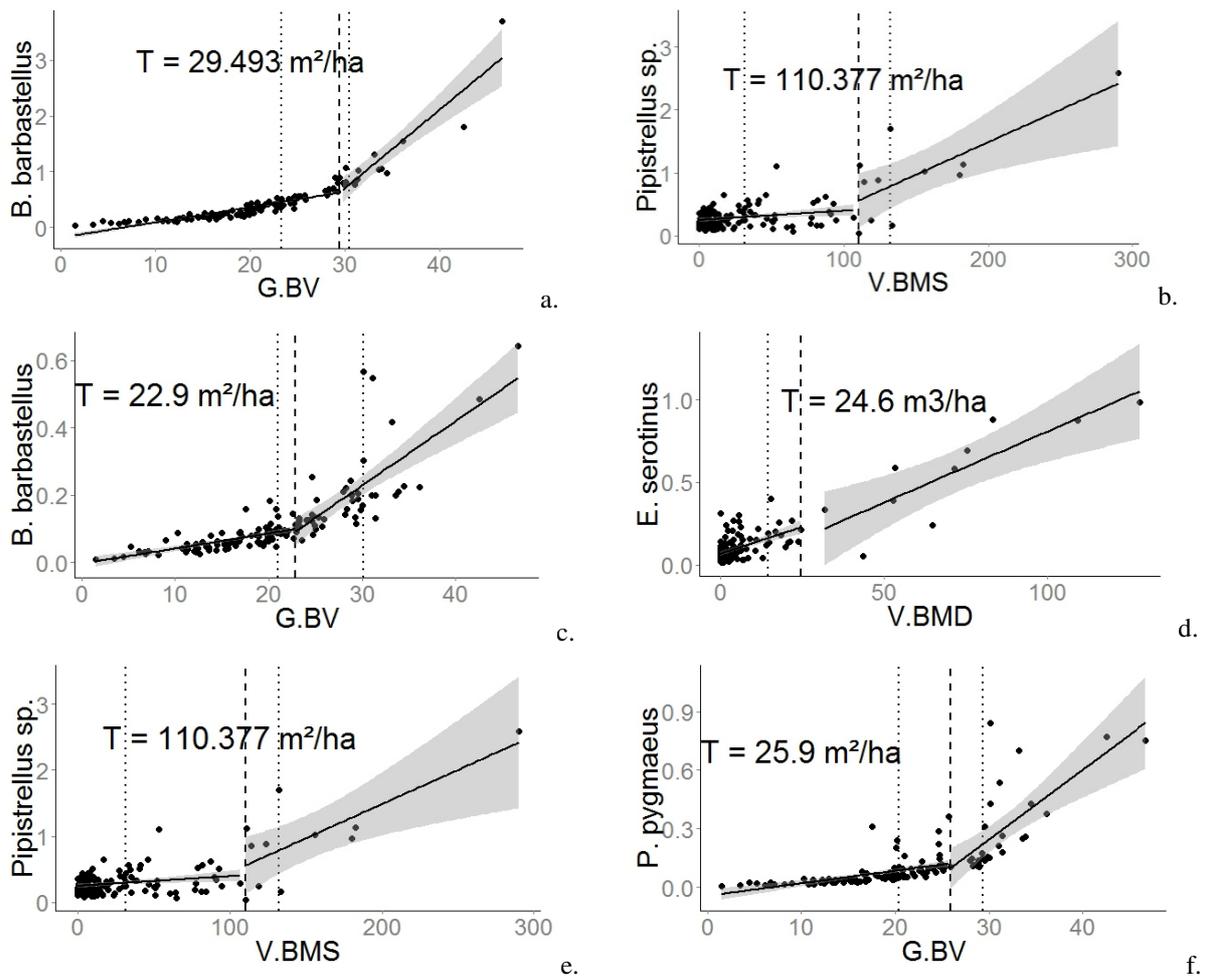


Figure 7 : Estimation du seuil obtenu pour la surface terrière G.BV, le volume de bois mort debout V.BMD et au sol V.BMS pour certains taxons, calculé par partitionnement récursif (Hothorn *et al.* 2006). Seuls les seuils significatifs ($p < 0.001$) sont reportés. La valeur du seuil (T) est reportée sur chaque graphique et est représentée par une ligne de tirets longs, les lignes de tirets courts représentant les intervalles de confiance à 80%. Un seuil est détecté pour le nombre total de contacts ajusté avec le coefficient de détectabilité pour *B. barbastellus* (a) et pour *Pipistrellus sp.* (b), et pour l'occurrence de présence de *B. barbastellus* (c), *E. serotinus* (d), *Pipistrellus sp.* (e) et *P. pygmaeus* (f). Pour les occurrences, les valeurs proposées en ordonnée sont issues d'une estimation ajustée de l'occurrence réalisée lors de la régression à l'aide de la fonction *gamm*.

3.3. Réponse de chaque taxon aux différentes variables en période de mise bas

Encore une fois, l'absence de données en quantité suffisante nous a empêché de réaliser les tests de modélisation (pour *Myotis alcathoe*, *M. bechsteinii*, *M. brandtii*, *M. myotis*, *Plecotus sp.*, *Pipistrellus kuhlii*, *P. pygmaeus*, et *Rhinolophus hipposideros*). Peu de relations ont été détectées. Le bois mort debout explique uniquement positivement le nombre de contacts et l'occurrence de présence de *Eptesicus serotinus*, avec un seuil détecté seulement pour les occurrences de 24,60 m³/ha (IC80% = [14,70-24,60]). Le bois mort au sol justifie positivement la présence de *M. emarginatus* (en nombre de contacts et en occurrence, aucun seuil détecté) ainsi que le nombre de contacts de *N. leisleri* avec un seuil de 118,73 m³/ha (IC80% = [0,00-132,30]). La surface terrière des bois vivants influence positivement les nombres de contacts pour *B. barbastellus* et *N. leisleri*, avec un seuil de 29,49 m³/ha (IC80% = [23,20-29,49]) pour *B. barbastellus* uniquement. L'encombrement horizontal explique positivement le nombre de contacts de *P. pipistrellus* et négativement l'occurrence de présence de *M. daubentonii*, alors que l'encombrement vertical explique négativement l'occurrence de *P. pipistrellus* et positivement *N. leisleri*.

Tableau 3 : Résultats des modélisations obtenues par régression pour le nombre de contacts par espèce, pour toutes les périodes et en isolant la période de juin. Au sein de chaque modèle, nous avons noté la magnitude avec un effet positif de la variable noté par (+) ou négatif par (-), l'erreur standard (SE) et la signification des variables (avec les seuils: 0.1% ***, 1% ** et 5% *) pour le volume de bois mort debout V.BMD, le volume de bois mort au sol V.BMS, la surface terrière des bois vivants G.BV, et l'encombrement horizontal et vertical (resp. Htot et Vtot). Les variables non-significatives n'ont pas été reportées. Plusieurs modèles n'étaient pas convergents ou ne présentaient pas d'interactions entre les variables et le taxon, correspondant dans certains cas à un problème de disponibilité de données (les tests n'ont pas été réalisés quand les données étaient insuffisantes ; les résultats ont été notés nc).

Taxon	Nb total contacts	Toutes périodes					Période de juin					
		V.BMD	V.BMS	G.BV	Htot	Vtot	V.BMD	V.BMS	G.BV	Htot	Vtot	
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	2	nc	nc	nc	nc	nc	1	nc	nc	nc	nc	nc
Plecotus et Myotis	547		0,016*** (SE:0,004)	-0,053* (SE:0,025)			175					
<i>Plecotus auritus</i>	1	nc	nc	nc	nc	nc	0	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Plecotus austriacus</i>	2	nc	nc	nc	nc	nc	0	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis alcaethoe</i>	10	nc	nc	nc	nc	nc	1	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis bechsteinii</i>	17						7	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis brandtii</i>	9		-0,043** (SE:0,016)				4	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis daubentonii</i>	58						27				-0,886* (SE:0,409)	
<i>Myotis emarginatus</i>	63		0,015* (SE:0,006)				21		0,016* (SE:0,006)			0,720* (SE:0,321)
<i>Myotis myotis</i>	20			0,213* (SE:0,099)			12	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis mystacinus</i>	34						19		0,014* (SE:0,007)			0,953* (SE:0,395)
<i>Myotis nattereri</i>	84						33				-0,683** (SE: 0,211)	0,460 (SE:0,189)
Barbastella et Pipistrellus	4013		0,012*** (SE:0,003)				1065		0,016** (SE:0,006)			
<i>Barbastella barbastellus</i>	34			0,096* (SE:0,041)			20					
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	23						16	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	3823				0,290* (SE:0,141)		1016					
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	44		0,007** (SE:0,003)				5	nc	nc	nc	nc	nc
Eptesicus et Nyctalus	654	0,027** (SE:0,010)					427	0,027*** (SE:0,004)				0,503* (SE:0,210)
<i>Nyctalus leisleri</i>	291		0,016*** (SE:0,003)	-0,144*** (SE:0,028)			242		0,021*** (SE:0,004)	-0,149 (SE:0,037)		0,418* (SE:210)
<i>Nyctalus noctula</i>	202						75					
<i>Eptesicus serotinus</i>	64	0,022 (SE:0,011)					49					

Tableau 4 : Résultats des modélisations obtenues par régression pour le nombre de contacts par espèce, pour toutes les périodes et en isolant la période de juin, après l'utilisation du coefficient de détectabilité (Coef. détectabilité) assigné à chaque taxon et pour chaque contact spécifique (pour le nombre total de contacts toutes espèces confondues). Au sein de chaque modèle, nous avons noté la magnitude avec un effet positif de la variable noté par (+) ou négatif par (-), l'erreur standard (SE) et la signification des variables (avec les seuils: 0.1% ***, 1% ** et 5% *) pour le volume de bois mort debout V.BMD, le volume de bois mort au sol V.BMS, la surface terrière des bois vivants G.BV, et l'encombrement horizontal et vertical (resp. Htot et Vtot). Les variables non-significatives n'ont pas été reportées. Plusieurs modèles n'étaient pas convergents ou ne présentaient pas d'interactions entre les variables et le taxon, correspondant dans certains cas à un problème de disponibilité de données (les tests n'ont pas été réalisés quand les données étaient insuffisantes; les résultats ont été notés nc).

Taxon	Toutes périodes							Période de juin					
	Nb total contacts	Coef. détectabilité	V.BMD	V.BMS	G.BV	Htot	Vtot	Nb total contacts	V.BMD	V.BMS	G.BV	Htot	Vtot
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	2	5	nc	nc	nc	nc	nc	1	nc	nc	nc	nc	nc
Plecotus et Myotis	547			0,016*** (SE:0,004)	-0,052* (SE:0,025)			175					
<i>Plecotus auritus</i>	1	5	nc	nc	nc	nc	nc	0	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Plecotus austriacus</i>	2	5	nc	nc	nc	nc	nc	0	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis alcaethoe</i>	10	2,5	nc	nc	nc	nc	nc	1	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis bechsteinii</i>	17	2,5						7	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis brandtii</i>	9	2,5		-0,043** (SE:0,016)				4	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis daubentonii</i>	58	2,5				0,440* (SE:0,262)		27					
<i>Myotis emarginatus</i>	63	3,1		0,015* (SE:0,006)				21		0,015* (SE:0,006)			
<i>Myotis myotis</i>	20	1,7			0,213* (SE:0,099)			12	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis mystacinus</i>	34	2,5						19					
<i>Myotis nattereri</i>	84	3,1						33					
Barbastella et Pipistrellus	4013			0,012*** (SE:0,003)				1065					
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	23	1						16	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	3823	1	0,014* (SE:0,007)			0,290* (SE:0,141)		1016				0,291* (SE:0,141)	
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	44	1,2		0,008** (SE:0,003)				5	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Barbastella barbastellus</i>	34	1,7			0,096* (SE:0,041)			20			0,096* (SE:0,041)		
Eptesicus et Nyctalus	654		0,026** (SE:0,009)					427					
<i>Nyctalus leisleri</i>	291	0,31		0,017*** (SE:0,003)	-0,144*** (SE:0,028)			242		0,017*** (SE:0,003)	-0,144*** (SE:0,028)		
<i>Nyctalus noctula</i>	202	0,25				0,599* (SE:0,308)		75					
<i>Eptesicus serotinus</i>	64	0,83	0,022* (SE:0,011)					49	0,022* (SE:0,011)				

Tableau 5 : Résultats des modélisations obtenues par régression pour les occurrences par espèce, pour toutes les périodes et en isolant la période de juin. Au sein de chaque modèle, nous avons noté la magnitude avec un effet positif de la variable noté par (+) ou négatif par (-), l'erreur standard (SE) et la signification des variables (avec les seuils: 0.1% ***, 1% ** et 5% *) pour le volume de bois mort debout V.BMD, le volume de bois mort au sol V.BMS, la surface terrière des bois vivants G.BV, et l'encombrement horizontal et vertical (resp. Htot et Vtot). Les variables non-significatives n'ont pas été reportées. Plusieurs modèles n'étaient pas convergents ou ne présentaient pas d'interactions entre les variables et le taxon, correspondant dans certains cas à un problème de disponibilité de données (les tests n'ont pas été réalisés quand les données étaient insuffisantes ; les résultats ont été notés nc). Le nombre d'occurrences pour chaque taxon est noté Nb, toutes placettes confondues.

Taxon	Nb	Toutes périodes					Période de juin					
		V.BMD	V.BMS	G.BV	Htot	Vtot	Nb	V.BMD	V.BMS	G.BV	Htot	Vtot
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	4	nc	nc	nc	nc	nc	1	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Plecotus et Myotis</i>			0,012* (SE:0,005)									
<i>Plecotus auritus</i>	1	nc	nc	nc	nc	nc	0	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Plecotus austriacus</i>	2	nc	nc	nc	nc	nc	0	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis alcaethoe</i>	4	nc	nc	nc	nc	nc	1	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis bechsteinii</i>	11						5	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis brandtii</i>	7			0,226* (SE:0,089)			3	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis daubentonii</i>	19						10				-1,291* (SE:0,568)	
<i>Myotis emarginatus</i>	23						11		0,018* (SE:0,023)			
<i>Myotis myotis</i>	9						5	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Myotis mystacinus</i>	18				0,523* (SE:0,242)		11					
<i>Myotis nattereri</i>	29						18					
<i>Barbastella et Pipistrellus</i>			0,012* (SE:0,005)									
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	8				0,795* (SE:0,417)		4	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	106						70					-0,483* (SE:0,203)
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	19			0,123** (SE:0,043)			3	nc	nc	nc	nc	nc
<i>Barbastella barbastellus</i>	15			0,089* (SE:0,041)			8					
<i>Eptesicus et Nyctalus</i>		0,030** (SE:0,011)				0,857** (SE:0,258)						
<i>Nyctalus leisleri</i>	39						24					0,484* (SE:0,197)
<i>Nyctalus noctula</i>	20						13					
<i>Eptesicus serotinus</i>	18	0,051*** (SE:0,014)			-0,089* (SE:0,038)		10	0,043* (SE:0,017)				

4. Discussion

4.1. Le bois mort pour expliquer la richesse spécifique et l'activité des chauves-souris

Peu d'études traitent de la relation entre le bois mort et l'activité de chasse des Chiroptères. Notre étude a montré que la richesse spécifique répondait positivement à la présence de bois mort debout (avec un seuil de 25 m³/ha) et de bois mort au sol (pas de seuil détecté). Cette richesse spécifique était comprise entre 6 à 9 espèces pour les placettes les plus riches en bois mort, même si nous avons obtenu jusqu'à 13 espèces sur certaines placettes moins riches en bois mort en forêt de Citeaux. Nos analyses sur le nombre de contacts (toutes espèces confondues) ont livré des résultats similaires. Les insectes saproxyliques peuvent constituer une part importante des proies disponibles en forêt (Dajoz 1998; Grove 2002) et beaucoup de Chiroptères européens, en particulier les espèces des genres *Pipistrellus*, *Eptesicus* et *Nyctalus*, savent profiter des concentrations ponctuelles d'insectes, notamment des insectes issus du bois mort frais entreposé sur les places de dépôt pendant les exploitations forestières (Tillon 2001; Mehr *et al.* 2012). Néanmoins, nous n'avons trouvé un seuil explicatif de la relation entre la richesse spécifique et le bois mort que pour le bois mort debout, alors qu'il était plus difficile d'établir un lien avec le bois mort au sol. Nous avons montré un lien croissant jusqu'à 6 espèces, puis un déclin progressif du lien avec le bois mort au sol. Il est possible que nos données soient insuffisantes pour identifier un seuil entre la richesse en Chiroptères et le bois mort au sol. Il se peut que la richesse spécifique augmente jusqu'à un certain volume de bois mort au sol, puis qu'elle décroisse parce que le milieu au sol ne serait plus disponible car trop encombré pour permettre l'évolution de quelques espèces (i.e. *M. myotis* qui chasse au sol).

Nos résultats ont aussi mis en évidence que lorsque l'encombrement végétal devient trop dense, la richesse spécifique diminue. Pourtant, diverses études ont montré que la densité et la stratification importantes de la végétation pouvaient expliquer la sélection d'habitats forestiers par plusieurs espèces (Meschede & Heller 2003; Müller *et al.* 2012; Müller *et al.* 2013), ou que la richesse spécifique était la plus élevée au niveau du feuillage des arbres, particulièrement dans la canopée (Lacki *et al.* 2007a; Kennedy *et al.* 2014). Une étude nord-américaine a montré que la richesse spécifique en Chiroptères augmentait avec l'encombrement végétal, mais qu'elle diminuait après un certain seuil d'encombrement (Hayes & Loeb 2007). Une végétation trop dense pourrait limiter l'accès du site aux espèces à vol rapide. Les espèces de lisière (*Pipistrellus* et *Barbastella*) et les espèces de haut vol (*Nyctalus* et *Eptesicus*) ne pourraient alors plus chasser, même si la richesse en proies est élevée, rejoignant les résultats d'une étude menée en forêt allemande sur le même cortège d'espèces (Rieger & Nagel 2007). Ce n'est pas le cas des espèces glaneuses (*Myotis* et *Plecotus*), capables d'évoluer dans le feuillage (Patterson *et al.* 2003; Guldin *et al.* 2007; Plank *et al.* 2012; Müller *et al.* 2013). Par contre, le nombre total de contacts augmente avec l'encombrement horizontal. Ainsi, il est possible que la richesse spécifique augmente jusqu'à un certain seuil d'encombrement, puis qu'elle diminue passé ce seuil, le milieu n'étant plus accessible qu'aux espèces glaneuses. L'augmentation de la production potentielle de proies liée au bois mort ne pourrait plus compenser la difficulté croissante d'accès au milieu pour les espèces à vol rapide (en particulier les espèces des genres *Pipistrellus*, *Eptesicus* et *Nyctalus*).

4.2. Les espèces sensibles à la présence de bois mort

4.2.1. Le bois mort debout et les gîtes arboricoles

Certaines espèces de lisière et de haut vol répondent positivement à la présence de bois mort debout. Il s'agit essentiellement de *P. pipistrellus* et d'*E. serotinus*. Si *P. pipistrellus* est connue pour gîter occasionnellement dans des arbres morts (Pénicaud 2006), nos résultats ne montrent pas de lien prépondérant entre cette espèce et la présence de bois mort debout notamment en période de mise bas. A l'inverse, *E. serotinus* conserve une activité très forte au niveau des bois morts debout en juin, alors que la présence de colonies de reproduction dans des gîtes arboricoles reste peu documentée (Pénicaud 2006). Il est probable que certains individus de ces deux espèces utilisent des gîtes arboricoles disponibles sur les arbres morts debout, mais de façon très occasionnelle.

4.2.2. Le bois mort source de nourriture

Les espèces de haut vol (*Eptesicus* et *Nyctalus*) répondent positivement à la quantité de bois mort au sol. Ce dernier produit en effet des insectes que les chauves-souris de ce groupe savent consommer dès l'émergence ou lors de concentrations ponctuelles (Tillon 2001; Mehr *et al.* 2012). Ce résultat est influencé par la réaction de *N. leisleri* pour ce groupe d'espèces. *N. leisleri*, comme toutes les espèces dites de lisière selon Patterson *et al.* (2003), recherche des espaces dégagés pour évoluer, tout en conservant des points de repère sur lesquels elle peut appuyer régulièrement ses émissions sonar. Sa morphologie et sa vitesse de vol lui imposent un espace entièrement dégagé d'obstacles (Waters *et al.* 1995; Meschede & Heller 2003; Archaux *et al.* 2013; Müller *et al.* 2013). De fait, les clairières forestières lui sont favorables. De plus, si une clairière forestière se forme naturellement en forêt, il est probable qu'elle soit issue d'un coup de vent ayant abattu les arbres en place (c'est le cas dans certaines placettes situées en réserve). La concentration de bois mort au sol est alors favorable à la production de proies potentielles pour l'espèce, soit en tant qu'habitat source de support pour les larves d'insectes, soit parce que la lumière au sol contribue au développement d'une végétation diversifiée propice aux insectes (Nilsson & Baranowski 1997; Dajoz 1998; Grove 2002). *N. leisleri* présente un régime alimentaire suffisamment large (avec des insectes se développant notamment sur le bois mort comme certains *Coleoptera*, *Diptera*, *Hemiptera* et *Hymenoptera*, ou sur la végétation du sol comme certains *Diptera*, *Ephemeroptera*, *Lepidoptera* et *Neuroptera*) pour profiter de toutes les proies disponibles issues de ces clairières avec du bois mort (Shiel *et al.* 1998; Dondini & Vergari 1999). Dans le groupe des espèces glaneuses, *M. emarginatus* est la seule espèce montrant un lien au bois mort quand il est au sol. Elle se nourrit en particulier d'*Arachnida*, de *Diptera*, de *Coleoptera*, d'*Hemiptera* et d'*Hymenoptera*, dont certaines larves se développent sur le bois mort. De plus, cette espèce chasse prioritairement des araignées qui occupent généralement la végétation herbacée ou les espaces entre les branches mortes au sol (observations personnelles). Ces proies au niveau de la végétation herbacée rendent l'espèce plus facilement détectable par un observateur au sol, contribuant probablement à augmenter le nombre d'occurrences dans notre étude, pouvant ainsi faciliter la mise en évidence de relations avec les variables mesurées.

Enfin, les Diptères *Mycetophilidae* sont présents dans 5 à 25 % du guano de *P. pipistrellus* tout au long de l'année (Arlettaz *et al.* 2000). Ces insectes sont nombreux et diversifiés dans les espaces forestiers sans exploitation forestière : ils sont fortement favorisés par les champignons du bois mort debout (sur lesquels nombre de larves se développent) et par une abondance élevée d'arbres âgés (Økland 1996). Cette caractéristique du régime alimentaire *P. pipistrellus* plaide ainsi pour une exploitation particulière des clairières issues d'arbres morts debout en forêt. Un raisonnement similaire peut être appliqué à *E. serotinus*. Cette espèce, qui réagit aussi au bois mort debout, consomme surtout des Coléoptères (dont certains sont issus du bois mort) et des Diptères de grande taille (notamment des *Tipulidae*) qui se développent dans les sols enherbés et fleuris (Beck 1995). Là encore, les clairières forestières avec du bois mort proposent des habitats favorables (avec des zones enherbées et des lisières forestières internes) qui maximisent les probabilités de rencontre avec les proies, notamment des insectes saproxyliques associés (Mehr *et al.* 2012).

4.2.3. Bois mort et habitats associés

Nos résultats supportent l'hypothèse que le bois mort, d'autant plus en grande quantité, crée un effet de clairière. Le volume initialement occupé par le feuillage de l'arbre reste vide (uniquement occupé par les branches mortes), laissant pénétrer la lumière jusqu'au sol. Un arbre mort debout a donc deux effets : il favorise le maintien d'une température plus élevée, favorable aux insectes volants (Dajoz 1998; Müller *et al.* 2012), dans la clairière en tout début de nuit, et il permet le développement du sous-bois tout autour de cette clairière amplifiant les effets de lisière (Otto 1998). Ces lisières sont alors utilisées par des chauves-souris pour se repérer et chasser. Le bois mort peut donc leur proposer indirectement une structure d'habitat favorable. Nous avons en effet observé lors de notre étude des individus de certaines espèces (*N. leisleri*, *E. serotinus* et *P. pipistrellus*) profiter largement de ces volumes dégagés en forêt en longeant les lisières créées par la trouée, comme Müller *et al.* (2012), Archaux *et al.* (2013) et Müller *et al.* (2013).

4.3. Les espèces non sensibles à la présence de bois mort

Moins de la moitié des espèces montrent un lien avec le bois mort, alors que Meschede & Heller (2003) et Barataud *et al.* (2009) suggèrent un lien probablement fort entre les Chiroptères forestiers européens et les forêts à caractère naturel riches en bois mort. Contre toute attente, toutes les espèces aux mœurs forestières des genres *Myotis* et *Plecotus*, ainsi que *R. hipposideros* ne répondent pas à la présence de bois mort, voire montrent une relation négative (cas de *M. brandtii* avec le bois mort au sol).

4.3.1. Gîtes

Hormis pour *P. pipistrellus* et *E. serotinus*, nos analyses n'ont pas montré de relation entre le bois mort debout et certaines espèces connues pour utiliser ces arbres pour gîter en colonie : *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. alcaho* et *B. barbastellus* (Meschede & Heller 2003; Russo *et al.* 2004; Pénicaud 2006; Hillen *et al.* 2010). Il est possible que la méthode utilisée ne permette pas de mettre en évidence ce type de relation. Mais il est plus probable que la distance de dispersion de ces espèces autour de leur gîte diurne, de plusieurs kilomètres selon Meschede & Heller (2003), empêche d'établir un lien direct entre

une activité observée et l'utilisation d'arbres morts debout comme gîtes, d'autant plus que les écoutes ont eu lieu dans bien des cas après l'émergence des gîtes en début de nuit.

4.3.2. La végétation, source de nourriture

Les espèces glaneuses (*Myotis* et *Plecotus*) montrent une relation positive avec le bois mort au sol. Pourtant aucune espèce de ce groupe ne montre une relation positive avec ce compartiment de bois mort hormis *M. emarginatus*. La faiblesse des occurrences pour les espèces de ce groupe pourrait expliquer en partie ce résultat. Néanmoins, le bois mort au sol étant la plupart du temps dispersé en forêt, notamment en forêt feuillue de plaine (Vallauri 2005), les insectes qui en dépendent se distribuent eux aussi de façon dispersée dans le paysage forestier. C'est ce phénomène qui expliquerait la difficulté de mettre en relation la richesse locale en insectes saproxyliques avec le bois mort (Bouget & Gosselin 2012). Si les Chiroptères de ce groupe exploitent ces proies, ce n'est que de façon marginale, comme le montre leur régime alimentaire. Nos résultats sont probablement proches de la réalité malgré la faible puissance des analyses spécifiques. Les Chiroptères de ce groupe suivraient le même schéma que les insectes émergeant du bois mort, en se dispersant en forêt sans tenir compte d'une concentration ponctuelle de bois mort.

L'absence de relation entre le bois mort et des espèces considérées forestières comme *M. bechsteinii*, *M. nattereri*, *P. auritus* et *P. austriacus* (espèces discrètes au regard du nombre de contacts malgré l'utilisation du coefficient de détectabilité) est difficile à expliquer. Leur régime alimentaire supposerait plutôt une relation positive avec l'encombrement végétal qu'un effet négatif du bois mort. Nos résultats pour *M. bechsteinii*, espèce très territoriale (Kerth & König 1999; Barataud *et al.* 2009), confortent cette hypothèse. En effet, cette espèce profiterait des insectes disponibles sur son domaine vital, sans se focaliser sur des insectes saproxyliques. En général, ce sont les Diptères et les Lépidoptères (dépendants du feuillage) qui dominent en forêt (Dajoz 1998). Or, ils composent une part importante du régime alimentaire de l'espèce avec d'autres groupes d'insectes qui dépendent de la végétation comme les Dermaptères et les Névroptères (Taake 1993; Wolz 1993; Dondini & Vergari 1999). *M. bechsteinii* consomme aussi des Coléoptères, dont certaines larves peuvent se développer dans le bois mort. Mais certains de ces insectes peuvent être mobiles et se disperser tant dans la canopée, que dans le sous-bois ou en lisière de forêt (Bouget & Gosselin 2012). Ainsi *M. bechsteinii* n'est pas spécialement dépendant des proies issues du bois mort. Toutefois, en cas de présence de bois mort, il sait probablement en profiter. Une semblable relation au bois mort et aux insectes associés au bois mort peut être supposée pour les autres Chiroptères glaneurs. Pour ces espèces, nos résultats montrent d'ailleurs une relation globalement positive avec l'encombrement végétal horizontal et vertical (cas de *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. myotis* et *M. mystacinus*), renforçant l'hypothèse que le feuillage joue le rôle prépondérant pour l'activité de chasse des espèces glaneuses comme l'ont montré Ford *et al.* (2005) et Plank *et al.* (2012), et que la végétation prime sur le bois mort pour expliquer la sélection d'un habitat de chasse pour ces espèces dites glaneuses, comme l'avaient suggéré Mehr *et al.* (2012).

Il arrive à certaines populations de *M. nattereri* de consommer des scolytes (Swift 1997). Néanmoins, ces insectes se développent surtout sur les arbres affaiblis, donc encore vivants pour la plupart, sinon sur le bois mort frais de moins d'un an (Dajoz 1998). Il n'y a donc pas de relation particulière à rechercher avec le bois mort pour ces proies. De plus, *M. nattereri*, comme *P. auritus*, semble avoir un régime alimentaire relativement spécialisé composé d'arthropodes du feuillage (Gregor & Bauerova

1987; Shiel *et al.* 1991; Swift 1997) et apparaît peu territorial (Tillon *et al.* in prep., chapitre 6). Les individus de ces espèces doivent donc parcourir autant de volume de feuillage que nécessaire pour trouver leur nourriture sans se focaliser sur un site précis au quotidien. De fait, un volume occupé par un bois mort au sol ne propose pas de feuillage, donc pas de proies potentielles, induit probablement un comportement d'évitement au profit de placettes ou de strates plus denses en végétation (ou de la canopée, inaccessible à nos relevés), rejoignant ainsi les données de Mehr *et al.* (2012), de Müller *et al.* (2012) et de Plank *et al.* (2012) qui montraient une activité renforcée des espèces glaneuses au niveau des strates de végétation les plus denses en forêt.

4.3.3. Encombrement végétal

M. myotis chasse principalement des carabes (insectes ne se développant pas dans le bois mort) et évolue en chassant au ras du sol, nécessitant un sous-bois relativement dégagé, au moins par taches (Arlettaz 1996). Or, plus la surface terrière augmente, moins la lumière arrive au sol car elle est captée par le feuillage, limitant le développement de la végétation herbacée et buissonnante (Otto 1998). L'augmentation de la surface terrière favorise donc indirectement *M. myotis* qui peut ainsi chasser au sol. *B. barbastellus* est aussi favorisée par l'augmentation de la surface terrière. Cette espèce chasse essentiellement des Lépidoptères (Rydell *et al.* 1996; Sierro & Arlettaz 1997), qui ne dépendent pas du bois mort. L'augmentation de la surface terrière est associée à la quantité de feuillage (en canopée et en sous-bois), donc à la quantité potentielle de Lépidoptères (Dajoz 1998; Otto 1998). Nous confirmons donc les résultats de Russo *et al.* (2010) qui avaient mis en évidence l'absence de relation entre l'espèce et le bois mort.

Enfin, nos analyses ont mis en évidence une relation négative entre l'encombrement végétal (en horizontal et en vertical) et *M. bechsteinii*. Ce résultat est probablement lié à un problème d'ordre méthodologique. Tillon *et al.* (in prep., chapitre 8) ont montré que cette espèce est très peu détectable du sol, d'autant plus que le feuillage est dense et stratifié en forêt. Plank *et al.* (2012) le considèrent même comme une espèce chassant spécialement dans la canopée, comme d'autres espèces (*M. alcaethoe* notamment). Il est donc probable que la présence de *M. bechsteinii*, comme celle de *M. alcaethoe*, soit fortement sous-estimée dans nos inventaires, surtout sur les placettes denses en végétation.

4.4. Limites méthodologiques

Nous avons rencontré des difficultés à détecter certaines espèces pendant notre étude, en particulier les espèces glaneuses (*Plecotus* et *Myotis*). Ce phénomène est largement connu et nécessite de traiter leur cas avec prudence lors d'études basées sur la détection ultrasonore (Rieger & Nagel 2007; Weller 2007; Barataud 2012; Mehr *et al.* 2012). Par exemple, Tillon *et al.* (in prep., chapitre 8) ont montré que *M. bechsteinii* est très peu détectable du sol, d'autant plus que le feuillage est dense et stratifié en forêt. Afin de limiter les biais méthodologiques, nous avons donc appliqué une procédure proposée par Tillon *et al.* (in prep., chapitre 8) : trois passages de 30mn à deux opérateurs simultanés à trois saisons différentes (printemps, mise bas et début d'allaitement, émancipation des jeunes). Pourtant, nous n'avons que peu de données pour certaines espèces.

5. Recommandations pour la gestion

Un volume maximal de 25 m³/ha de bois mort debout semble suffire pour maximiser la richesse spécifique en Chiroptères tout en favorisant les espèces qui dépendent du bois mort. Il est plus difficile de promouvoir un volume de bois mort au sol, puisque nous n'avons obtenu un seuil que pour *Pipistrellus*, de plus de 110 m³/ha. Dans les parcelles exploitées pour le bois, cette valeur reste très élevée et peut représenter des difficultés de mise en œuvre pour le gestionnaire. En considérant par exemple une forêt de chênes d'un hectare avec des arbres de qualité moyenne, soit des arbres de 35m de haut et un coefficient de décroissance de 0,8 avec des troncs exploitables pour le bois d'industrie de 15m de haut, ce volume de bois mort debout correspond à 9,25 arbres de 35cm de diamètre (dbh), 4,5 arbres de 50cm (dbh) ou 2,3 arbres de 70cm (dbh). En imaginant que tous les troncs soient prélevés par l'exploitation forestière, il est aussi possible de maintenir les houppiers non démembrés lors des coupes. Nous préconisons donc de tendre autant que possible vers ces valeurs en forêt exploitée, en maintenant autant de bois mort debout (pouvant aussi apporter quelques gîtes utilisables) que de bois mort au sol. Dans les deux cas, cette mesure devrait favoriser la production de proies potentielles (issues du bois mort ou de la végétation au sol favorisée par l'augmentation de la lumière) et la création de structures forestières favorables aux espèces de lisière. Profiter des tempêtes pour maintenir des îlots forestiers sans exploitation apparaît être une mesure essentielle pour participer à la conservation de ces espèces en forêt. Enfin, si ces mesures visent à favoriser la richesse spécifique et certaines espèces dépendant du bois, la gestion forestière doit aussi considérer la nécessité de maximiser la stratification de la végétation pour favoriser les espèces glaneuses. Comme le proposait la synthèse des connaissances sur les relations entre les chauves-souris et la forêt en Amérique du Nord (Lacki *et al.* 2007b), une gestion forestière avec un traitement irrégulier pourrait ainsi convenir à l'ensemble des Chiroptères vivant en forêt, à condition d'y maintenir du bois mort debout et au sol.

6. Bibliographie

- Alpizar-Jara R., Nichols J.D., Hines J.E., Sauer J.R., Pollock K.H., Rosenberry C.S. 2004. The relationship between species detection probability and local extinction probability. *Oecologia* 141 (4): 652–660.
- Arlettaz R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour* 51: 1–11.
- Arlettaz R., Godat S., Meyer H. 2000. Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation* 93: 55–60.
- Barataud M. 1990. Eléments sur le comportement alimentaire des oreillards brun et gris *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) et *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829). *Le Rhinolophe* 7: 3–10.
- . 2012. Ecologie acoustique des Chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. *Biotope, Mèze & Muséum national d'histoire naturelle*, Paris.
- Barclay R.M.R., Kurta A. 2007. Ecology and behavior of bats roosting in tree cavities and under bark. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., 17–59. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

- Bartonička T., Rehak Z., Andreas M. 2008. Diet composition and foraging activity of *Pipistrellus pygmaeus* in a floodplain forest. *Biologia* 63 (2): 1–7.
- Beck A. 1995. Fecal analyses of European bat species. *Myotis* 32-33: 109–119.
- Beuneux G., Courtois J.-Y., Rist D. 2010. La Grande noctule (*Nyctalus lasiopterus*) en milieu forestier en Corse : bilan des connaissances sur les arbres-gîtes et les territoires de chasse fréquentés. *Symbioses* 25: 1–8.
- Boonman A.M. 1996. Monitoring bats on their hunting grounds. *Myotis* 34: 17–25.
- Bouget C., Gosselin F. 2012. Le volume de bois mort, indicateur indirect de biodiversité : une approche critique. *Revue forestière française* 64 (5): 723–731.
- Bouget C., Larrieu L., Nusillard B., Parmain G. 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation* 22: 2111–2130.
- Bouget C., Nusillard B., Pineau X., Ricou C. 2012. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conservation and Diversity* 5: 264–278.
- Brin A., Brustel H., Jactel H. 2009. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in maritime pine plantations. *Annales of Forest Sciences* 306: 11p. doi:10.1051/forest/2009009.
- Bruciamacchie M.C. 2005. Protocole de suivi d'espaces naturels protégés. MEDD.
- Bunnell F.L., Houde I., Johnston B., Wind E. 2002. How dead trees sustain live organisms in western forests. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.* 181: 291–318.
- Burford L.S., Lacki M.J., Covell C.V.J. 1999. Occurrence of moths among habitats in a mixed mesophytic forest: Implications for management of forest bats. *Forest Science* 45 (3): 323–332.
- Dajoz R. 1998. *Les insectes et la forêt*. Paris: Lavoisier Tec & Doc.
- Ford W.M., Menzel M.A., Rodrigue J.L., Menzel J.M., Johnson J.B. 2005. Relating bat species presence to simple habitat measures in a Central Appalachian Forest. *Biological Conservation* 126: 528–539.
- Franc N., Götmark F., Økland B., Nordén B., Paltto H. 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation* 135: 86–98.
- Gannon W.L., Sherwin R.E. 2004. Are acoustic detectors a 'silver bullet' for assessing habitat use by bats? In *Bat echolocation research: Tools, techniques and analysis*, edited by Brigham R.M., Kalko E.K.V., Jones G., Parsons S., Limpens H.J.G.A. Bat Conservation International.
- Garroway C.J., Broders H.G. 2008. Day roost characteristics of northern long-eared bats (*Myotis septentrionalis*) in relation to female reproductive status. *Ecoscience* 15 (1): 89–93.
- Gonzalo-Turpin H., Sirami C., Brotons L., Gonzalo L., Martin J.-L. 2008. Teasing out biological effects and sampling artifacts when using occupancy rate in monitoring programs. *Journal of Field Ornithology* 79 (2): 159–69.
- Good J.A., Speight C.D. 1996. *Les invertébrés saproxyliques et leur protection à travers l'Europe*. Strasbourg.
- Gregor F., Bauerova Z. 1987. The role of Diptera in the diet of Natterer's bat, *Myotis nattereri*. *Folia Zoologica* 36 (1): 13–19.
- Grove S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 33: 1–23.
- Hillen J., Kiefer A., Veith M. 2010. Interannual fidelity to roosting habitat and flight paths by female western barbastelle bats. *Acta Chiropterologica* 12 (1): 187–95.

- Hothorn T., Hornik K., Zeileis A. 2006. Party: A laboratory for recursive Part(y)itioning (2006). <http://CRAN.R-project.org/>.
- Joensuu J., Heliövaara K., Savolainen E. 2008. Risk of bark beetle (Coleoptera, Scolytidae) damage in a spruce forest restoration area in Central Finland. *Silva Fennica* 42 (2): 233–45.
- Jones G., Rydell J. 2003. Attack and defense: Interactions between echolocating bats and their insect prey. In *Bat ecology*, edited by Kunz T.H., Fenton M.B., 301–345. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Jonsell M., Weslien J., Ehnström B. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 7: 749–764.
- Jonsson B.G., Kruys N., Ranius T. 2005. Ecology of species living on dead wood - Lessons for dead wood management. *Silva Fennica* 39 (2): 289–309.
- Kalcounis-Rüppell M.C., Psyllakis J.M., Brigham R.M. 2005. Tree roost selection by bats: An empirical synthesis using meta-analysis. *Wildlife Society Bulletin* 33 (3): 1123–1132.
- Kausrud K., Økland B., Skarpaas O., Grégoire J.-C., Erbilgin N., Stenseth N.C. 2011. Population dynamics in changing environments: The case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews*, 18p.
- Kennedy J.-P., Sillett S.C., Szewczak J.M. 2014. Bat activity across the vertical gradient of an old-growth *Sequoia sempervirens* forest. *Acta Chiropterologica* 16 (1): 53–63.
- Kerth G., Perony N., Schweitzer F. 2011. Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission–fusion dynamics of their groups. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 2761–2767.
- Kervyn T., Godin M.-C., Jocqué R., Grootaert P., Libois R. 2012. Web-building spiders and blood-feeding flies as prey of the notch-eared bat (*Myotis emarginatus*). *Belgian Journal of Zoology* 142 (1): 59–67.
- Kula E., Zabecki W. 2006. Spruce windfalls and cambioxylophagous fauna in an area with the basic and outbreak state of *Ips typographus* (L.). *Journal of Forest Science* 52 (11): 497–509.
- Kunz, T.H., Thomas D.W., Richards G.C., Tidemann C.R., Pierson E.D., Racey P.A. 1996. Observational techniques for bats. In *Measuring and monitoring biological diversity, standard methods for Mammals*, Wilson D.E., Cole F.R., Nichols J.D., Rudran R., Foster M.S (Eds), Smithsonian Institution Press, 105–114. Washington and London.
- Kusch J., Idelberger S. 2005. Spatial and temporal variability of bat foraging in a western european low mountain range forest. *Mammalia* 69 (1): 21–33.
- Lachat T., Wermelinger B., Gossner M.M., Bussler H., Isacson G., Müller J. 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in european beech forests. *Ecological Indicators* 23: 323–331.
- Lacki M.J., Amelon S.K., Baker M.D. 2007. Foraging ecology of bats in forests. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., 83–127. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Larrieu L., Cabanettes A., Delarue A. 2011. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *European Journal of Forest Research*. doi:10.1007/s10342-011-0551-z.
- Lassauce A., Paillet Y., Jactel H., Bouget C. 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11: 1027–1039.
- Lindbladh M., Niklasson M., Nilsson S.G. 2003. Long-time record of fire and open canopy in a high biodiversity forest in southeast Sweden. *Biological Conservation* 114: 231–243.

- Lino A., Fonseca C., Goiti U., Joao Ramos Pereira M.. 2014. Prey selection by *Rhinolophus hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae) in a modified forest in southwest Europe. *Acta Chiropterologica* 16 (1): 75–83.
- Marshall P.L., Davis G., LeMay V.M. 2000. Using line intersect sampling for coarse woody debris - Technical report. Forest Research. Nanaimo, Canada: Vancouver Forest Region - Forest Service.
- McLean J.A., Speakman J.R. 1997. Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat. *Animal Behaviour* 54: 1193–1204.
- Mehr M., Brandl R., Kneib T., Müller J. 2012. The effect of bark beetle infestation and salvage logging on bat activity in a national park. *Biodiversity and Conservation* 21 (11): 2775–2786.
- Meschede A., Heller K.-G. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16: 1–248.
- Middleton N.E., Gould C., Macadam C.R., Mackenzie S., Morrison K. 2005. A new methodology for surveying bats in narrow habitat corridors. *BaTML Publications* 2: 2–8.
- Motte G. 2011. Etude comparée de l'écologie de deux espèces jumelles de Chiroptères (Mammalia : Chiroptera) en Belgique: L'oreillard roux (*Plecotus auritus*) (Linn., 1758) et l'oreillard gris (*Plecotus austriacus*) (Fischer, 1829). Liège (Belgique): Université de Liège.
- Motte G., Libois R. 2003. Régime alimentaire des *Plecotus* en période pré-hivernale et hivernale en Belgique. *Symbioses* 9: 57.
- Müller J., Brandl R., Buchner J., Pretzsch H., Seifert S., Strätz C., Veith M., Fenton B. 2013. From ground to above canopy—Bat activity in mature forests is driven by vegetation density and height. *Forest Ecology and Management* 306: 179–184.
- Müller J., Bussler H. 2008. Key factors and critical thresholds at stand scale for saproxylic beetles in a beech dominated forest, southern Germany. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 63: 73–82.
- Müller J., Mehr M., Bässler C., Fenton M.B., Hothorn T., Pretzsch H., Klemmt H.-J., Brandl R. 2012. Aggregative response in bats: Prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169: 673–684.
- Müller J., Engel H., Blaschke M. 2007. Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *European Journal of Forest Research* 126 (4): 513–527.
- Nilsson S.G., Baranowski R. 1997. Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography* 20: 491–498.
- Obrist M.K., Boesch R., Flückiger P.F. 2004. Variability in echolocation call design of 26 Swiss bat species: Consequences, limits and option for automated field identification with a synergetic pattern recognition approach. *Mammalia* 68 (4): 307–322.
- Paillet Y., Bergès L., Hjäältén J., Ódor P., Avon C., Bernhardt-Römermann M., Bijlsma R.-J. *et al.* 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24 (1): 101–112.
- Patterson B.D., Willig M.R., Stevens R.D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In *Bat ecology*, edited by Kunz T.H., Fenton M.B., 536–579. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Pénicaud P. 2006. Enquête nationale sur les arbres-gîtes à chauves-souris arboricoles. *Mammifères Sauvages* 52: 16–18.
- Plank M., Fiedler K., Reiter G. 2012. Use of forest strata by bats in temperate forests. *Journal of Zoology* 286: 154–162.

- Roué S.Y., Barataud M.C. 1999. Habitats et activité de chasse des Chiroptères menacés en Europe : Synthèse des connaissances actuelles en vue d'une gestion conservatrice. Le Rhinolophe Vol. Spéc. n°2: 1–136.
- Ruczynski I., Bogdanowicz W. 2005. Roost cavity selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Bialowieza primeval forest, eastern Poland. *Journal of Mammalogy* 86 (5): 921–930.
- Ruedi M. 1993. Variations de la fréquentation de gîtes nocturnes par *Myotis daubentoni* pendant la période de reproduction. Rôle des précipitations et de la température. *Mammalia* 57 (3): 307–315.
- Russo D., Cistrone L., Garonna A.P., Jones G. 2010. Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. *Biodiversity and Conservation* 19: 2501–2515.
- Russo D., Cistrone L., Jones G., Mazzoleni S. 2004. Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: Consequences for conservation. *Biological Conservation* 117 (1): 73–81.
- Rydell J., Lancaster W.C. 2000. Flight and thermoregulation in moths were shaped by predation from bats. *Oikos* 88: 13–18.
- Siemers B.M., Swift S.M. 2006. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioural and Ecological Sociobiology* 59: 373–380.
- Speakman J.R., Rydell J. 2000. Avoidance behaviour of bats and moths: When is it predator defence? *Oikos* 88 (1): 221–223.
- Tillon L. 2001. Impact de la tempête du 26 décembre 1999 sur la forêt domaniale de Rambouillet. Exemple des Chiroptères. *Revue Forestière Française* 53: 83–90.
- . 2012. Prise en compte des Chiroptères dans la gestion forestière, de l'étude aux mesures concrètes : Un exemple en forêt de plaine. *Symbioses* 28: 1–6.
- Toivanen T., Kotiaho J.S. 2010. The preferences of saproxylic beetle species for different dead wood types created in forest restoration treatments. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 445–464.
- Ulyshen M.D. 2011. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management* 261: 1479–1489.
- Vallauri D. 2005. Le bois dit mort, une lacune des forêts gérées en France et en Europe. In *Bois mort et à cavités, une clé pour des forêts vivantes*, edited by Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. (coord.) Editions Tec & Doc, 9–17. Paris: Lavoisier.
- Vaughan N. 1997. The diets of british bats (Chiroptera). *Mammal Review* 27 (2): 77–94.
- Waters D. A., Rydell J., Jones G. 1995. Echolocation call design and limits on prey size: a case study using the aerial-hawking bat *Nyctalus leisleri*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 321–328.
- Wermelinger B., Duelli P., Obrist M.K. 2003. Windthrow stimulates arthropod biodiversity in forests. In *dead wood: A Key to biodiversity-* Proceedings of the International Symposium 29th-31st May 2003, p79–82.
- Winter S., Möller G.C. 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management* 255: 1251–1261.
- Zahn A., Rottenwallner A., Güttinger R. 2006. Population density of the greater mouse-eared bat (*Myotis myotis*), local diet composition and availability of foraging habitats. *Journal of Zoology* 269: 486–493.
- Zeileis A., Hothorn T., Hornik K. 2008. Model-based recursive partitioning. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 17 (2): 492–514.

Chapitre 4 :

Utilisation de la K-select pour l'étude de la sélection d'habitat : Application aux Chiroptères forestiers

Utilisation de la K-select pour l'étude de la sélection d'habitat : Application aux Chiroptères forestiers.

Résumé.

Les études de sélection d'habitat se sont multipliées depuis qu'Aebischer *et al.* (1993) ont intégré l'échelle paysagère dans les analyses. Parmi les différentes méthodes d'analyse de données, la K-select de Calenge *et al.* (2005) est particulièrement adaptée pour les études de sélection d'habitats de deuxième et de troisième ordre. Elle n'a été utilisée qu'une seule fois pour des Chiroptères alors que les résultats présentent une précision individuelle importante pour le biologiste de la conservation. Compte-tenu des différents biais méthodologiques créant des incertitudes sur la qualité des données utilisables pour les études de sélection d'habitat sur les Chiroptères, nous avons testé différentes méthodes de représentation du domaine vital pour trois Chiroptères forestiers (*Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*) afin d'appliquer la K-select avec un maximum de significativité. Nous avons comparé des méthodes par polygones convexes (le Polygone Convexe Minimum, le Polygone Convexe Minimum avec une zone tampon intégrant les incertitudes de localisation sur les bordures du domaine vital et le Polygone Incrémenté par Grappes pour 50 et 95% de la distribution) avec des méthodes probabilistes (le Kernel pour 50 et 95% de la distribution avec les facteurs de lissage h_{ref} et h_{moy}). Les analyses ont révélé que le Polygone Convexe Minimum avec une zone tampon proposait les relations les plus significatives entre les individus et les variables descriptives de leur environnement, devant les autres méthodes. Ainsi, les études de sélection d'habitat utilisant la K-select devraient s'appuyer sur le Polygone Convexe Minimum avec une zone tampon pour définir le domaine vital des individus avec h_{moy} comme facteur de lissage pour le calcul de la zone tampon.

Mots-clés : Sélection d'habitat – méthodologie – K-select – Chiroptera – *Myotis bechsteinii* – *Myotis nattereri* – *Plecotus auritus* – Kernel – MCP avec zone tampon – forêt – télémétrie.

1. Introduction.

Les études d'utilisation et de sélection d'habitat ont connu un fort développement récent (Garshelis 2000; Manly *et al.* 2002; Börger *et al.* 2006; Basille *et al.* 2008; Beyer *et al.* 2010). Il a fallu attendre Aebischer *et al.* (1993) pour que les analyses de sélection d'habitat ne soient plus limitées à la description de chaque localisation de l'animal dans un espace défini a priori et qu'elles utilisent l'environnement potentiellement occupé et intègrent l'échelle du paysage. Les études de sélection d'habitat nécessitent généralement de représenter le domaine vital de l'animal (Garshelis 2000; Rhodes *et al.* 2005; Mitchell & Powell 2008), sinon de mesurer le temps passé par catégorie d'habitat (Smith & Racey 2005). Parmi les différentes techniques d'acquisition de localisations nécessaires pour représenter le domaine vital, la télémétrie offre l'opportunité d'associer étroitement une espèce voire des individus aux caractéristiques d'un paysage, permettant ainsi de déterminer une sélection d'espaces ou d'éléments particuliers du paysage (White & Garrott 1990; Mysterud & Ims 1998; Manly *et al.* 2002; Kauhala & Holmala 2008). Différentes méthodes permettent de représenter le domaine vital d'animaux, étape

obligatoire pour identifier l'espace sur lequel peut s'exercer la sélection d'habitat (Horne *et al.* 2008; Fieberg & Börger 2012). Les polygones convexes comme le Polygone Convexe Minimum (MCP) de Mohr (1947) et de Hayne (1949), mais aussi le Kernel, qui proposerait de meilleures approximations que les méthodes par polygones convexes selon Worton (1989) et Seaman *et al.* (1998), sont actuellement les plus utilisées (Powell 2000; Kernohan *et al.* 2001; Burgman & Fox 2003; Powell and Mitchell 2012), suivies plus récemment par les méthodes intégrant le déplacement des animaux dans leur domaine vital (Benhamou & Cornélis 2010; Benhamou 2011; Lichti & Swihart 2011).

Chez les Chiroptères, la télémétrie a connu un essor considérable ces dernières années, malgré l'absence de tests méthodologiques permettant de vérifier la fiabilité des résultats obtenus pour les études de sélection d'habitat (Amelon *et al.* 2009). Parce qu'ils ont étudié la sélection d'habitats à l'échelle de grands paysages à partir du temps passé par chaque chauve-souris (*Myotis nattereri*) dans chaque habitat, Smith & Racey (2005) sont les seuls à avoir testé le temps nécessaire à l'obtention de données suffisantes. Néanmoins, leur méthode souffre de l'absence de prise en compte du domaine vital et des biais liés à l'autocorrélation des localisations. Ainsi pour ces espèces, seules les méthodes de représentation du domaine vital qui intègrent l'imprécision possible des localisations sur les frontières des domaines vitaux peuvent s'appliquer (chapitre 6). Pourtant, si les méthodes probabilistes comme le kernel sont en effet utilisées, les polygones convexes le sont tout autant (Lacki *et al.* 2007a; Amelon *et al.* 2009). Ainsi, une incertitude constante plane sur la qualité des études produites à partir de la télémétrie (Amelon *et al.* 2009; chapitre 6). Ces études proposent ainsi des résultats présentant les habitats sélectionnés par les espèces de Chiroptères à l'échelle des paysages, avec des oppositions entre les grands éléments les structurant, comme la forêt, les zones agricoles et les zones urbaines, l'altitude, la présence de points d'eau ou encore d'écotones (Lacki *et al.* 2007a; Amelon *et al.* 2009). Pourtant, les facteurs qui expliquent la sélection d'un habitat par un individu dépendent d'éléments structurant chacun de ces habitats (Horne *et al.* 2008). Par exemple, si plusieurs études montrent que *Myotis bechsteinii* est une espèce qui sélectionne principalement les forêts feuillues composées de vieux chênes (Meschede & Heller 2003; Greenaway & Hill 2005; Dietz & Pir 2009; Barataud *et al.* 2010; Dietz 2013), les éléments décrivant la structure et la composition de ces forêts pouvant expliquer la sélection de cet habitat par les individus restent inconnus.

Les Chiroptères strictement forestiers (pour les gîtes et les terrains de chasse), notamment les espèces glaneuses, imposent des contraintes particulières : difficulté du suivi nocturne en forêt (Amelon *et al.* 2009), stress important des animaux équipés pouvant modifier les comportements (Brigham 2007; Lacki *et al.* 2007a; Amelon *et al.* 2009; O'Mara *et al.* 2014), faible durée des batteries des émetteurs, portée des signaux parfois limités (Lacki *et al.* 2007a) et temps d'acquisition de localisations en nombre suffisant en moyenne plus élevé que pour les autres habitats (Smith & Racey 2005). Inversement, la surface des domaines vitaux des espèces forestières est souvent limitée (quelques centaines d'hectares), permettant des descriptions relativement fines des habitats disponibles. Compte-tenu de la difficulté actuelle d'étudier les facteurs de sélection des habitats forestiers par les chauves-souris (Lacki *et al.* 2007b; Kunz & Parsons 2009) et d'exploiter les données de télémétrie (Amelon *et al.* 2009), nous avons souhaité apporter un éclairage méthodologique pour ces études prenant en compte le domaine vital des animaux en nous appuyant sur la méthode de la K-select, particulièrement adaptée aux données issues de télémétrie et permettant d'étudier la sélection de deuxième et de troisième ordre (Calenge *et al.* 2005). Cette méthode permet non seulement d'identifier les facteurs de sélection pour une espèce dans un paysage diversifié, mais aussi de s'intéresser à la relation entre chaque individu d'un groupe et les différentes variables descriptives des habitats. La K-select n'a été utilisée qu'une seule fois pour des

chauves-souris alors qu'elle semble bien adaptée à ces animaux, comme cela a été montré par Preatoni *et al.* (2011) qui ont étudié l'effet de différents types de paysage et de l'altitude pour expliquer la sélection des habitats par *Plecotus macrobullaris*. A partir de données issues de télémétrie pour quinze individus de trois espèces de chiroptères forestiers suivis dans un même secteur de forêt, nous avons utilisé cette méthode en comparant différentes représentations du domaine vital de chaque individu et ainsi identifier la méthode présentant le plus de significativité. Nous espérons fournir une méthodologie la plus opérationnelle possible d'utilisation de la K-select pour les chauves-souris en forêt dans le cas d'études de sélection individuelle issues de télémétrie.

2. Matériels et méthodes.

2.1. Aire d'étude et espèces étudiées.

Le site étudié correspond à 1 300 ha de la forêt de Rambouillet (22 000 ha), située à 75km au sud-ouest de Paris (Yvelines, France). Le boisement comporte 51,6% de feuillus, 31,0% de résineux et 17,4% de peuplements mixtes. La strate dominante est principalement composée de chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) ou de pins (*Pinus sylvestris* ou *P. nigra*), avec des essences d'accompagnement comme le hêtre (*Fagus sylvatica*), les bouleaux (*Betula pubescens* et *B. pendula*), le charme (*Carpinus betulus*), le tremble (*Populus tremula*), le frêne commun (*Fraxinus excelsior*), le châtaignier (*Castanea sativa*) et l'alisier torminal (*Sorbus torminalis*). La gestion pratiquée correspond principalement au traitement régulier, mais une partie du site est encore en taillis sous-futaie en conversion en futaie régulière avec un sous-étage parfois très dense en feuillus (principalement en charme et en noisetier *Corylus avellana*).

Sur le site de 1 300 ha, nous avons capturé cinq femelles adultes allaitantes de chacune des trois espèces¹⁰ : *Myotis bechsteinii*, espèce de boisement dur de fin de succession forestière (Meschede & Heller 2003; Greenaway & Hill 2005; Barataud *et al.* 2010; Dietz 2013), *M. nattereri*, espèce de boisement à tendance humide de fin de succession forestière (Smith & Racey 2008), et *Plecotus auritus*, espèce capable d'utiliser autant les vieux peuplements que les très jeunes peuplements feuillus ou résineux (Meschede & Heller 2003; Rutishauser *et al.* 2012). Même si Aebischer *et al.* (1993) préconisent d'étudier au moins dix individus par population pour les études de sélection d'habitat (voire au moins trente), les résultats de cette étude sont uniquement méthodologiques et peuvent donc se satisfaire d'un plus petit nombre d'individus.

¹⁰ Les animaux équipés ont été sélectionnés parmi tous les individus étudiés pendant la thèse. Parmi les femelles allaitantes ont été retenus les individus ayant fait l'objet du plus grand nombre de localisations pour optimiser les analyses.

2.2. Télémétrie.

Nous avons utilisé la télémétrie pour localiser les animaux, en nous appuyant sur les recommandations issues de tests réalisés sur le même site (chapitre 6). Ces recommandations intègrent les préconisations d'Amelon *et al.* (2009), ainsi que l'expérience de terrain de Harris *et al.* (1990) et de Preatoni *et al.* (2011). Chaque individu a été équipé d'un émetteur de 0,43g (BD2N, Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada) soit moins de 5% du poids de l'animal, colle comprise, placé sur le dos entre les omoplates, antenne orientée vers le dos. Les animaux ont ensuite été suivis pendant 3 à 7 nuits suivant la longévité de l'équipement par 4 à 9 équipes utilisant simultanément des récepteurs de type Regall 2000 ou Australis 31k (Tittley Inc., Australia), raccordés sur des postes immobiles à des antennes directionnelles yagi quatre éléments, ou sur des postes mobiles pour approcher l'animal avec des antennes directionnelles yagi trois éléments (150-152 MHz, Tittley Inc., Australia). Les observateurs étaient équipés de GPS Garmin 60CSx. Afin de limiter l'autocorrélation entre les localisations pouvant affecter la structure du domaine vital des individus, les localisations des animaux ont été générées toutes les 10 minutes (chapitre 6) quand le terrain le permettait soit par triangulation à partir de prises d'azimut simultanées à plusieurs observateurs soit par Homing-in (Drescher & Niederfriniger 2003; Amelon *et al.* 2009; Preatoni *et al.* 2011).

2.3. Description des habitats.

Nous avons considéré comme habitat disponible les habitats forestiers ainsi que les habitats agricoles adjacents aux forêts pouvant occasionnellement être traversés pour le transit ou pour une activité alimentaire par les individus suivis (systèmes bocagers, prairies, pâtures et cultures céréalières). La zone d'étude a été découpée en une grille composée de cellules de 50m de côté, afin de répondre à la distance maximale de portée des signaux acoustiques limitée à 25 à 30m pour un Chiroptère glaneur comme les trois espèces étudiées (Barataud 2012). Chaque cellule (2 500 m²) a été décrite à partir de son centre dans un rayon de 25m. La surface décrite correspond à 78,54% de la surface totale et peut donc être considérée comme représentative de la cellule. Huit variables ont été relevées (tableau 1), décrivant la structure du peuplement forestier ainsi que la structure et la diversité de la végétation, dont dépendent principalement les proies des Chiroptères glaneurs (Tillon *et al.* soumis, chapitre 3). Pour nos analyses, huit cartes rastérisées des habitats disponibles ont été produites en utilisant ArcMap 10.0™ (Environmental Systems Research Institute, Inc., USA) à partir de la grille descriptive.

Les deux indices de Shannon H' ont été calculés à partir de la formule suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

avec i : une modalité dans la variable étudiée et P_i : proportion d'une modalité i par rapport au nombre total de modalités (S) au sein de la variable, qui se calcule de la façon suivante :

$$p(i) = n_i/N$$

où n_i est le nombre d'individus pour la modalité i et N est l'effectif total (les individus de toutes les modalités).

Tableau 1 : Sélection de l'habitat par trois espèces de Chiroptères forestiers en forêt de Rambouillet. Variables utilisées pour décrire chaque cellule (ou pixel de 50 x 50m) du site d'étude dans un rayon de 25m.

Variable	Unité	Catégorie	Nom de la variable	Description
dmax	cm	Structure du peuplement	Diamètre maximal	Diamètre de l'arbre le plus gros de la cellule
hdom	m	Structure du peuplement	Hauteur de l'arbre le plus dominant	Hauteur de l'arbre le plus dominant de la cellule
G	m ² /ha	Structure du peuplement	Surface terrière totale à l'hectare	Mesure de la surface de la section des arbres à 1,30m de hauteur, fournissant une information sur la ressource en bois des arbres présents dans chaque cellule
H'G	indice	Structure du peuplement	Indice de Shannon sur la diversité structurale du peuplement	Indice calculé à partir des surfaces terrières mesurées sur les différents types d'arbres (quatre classes : $PB \leq 27.5$ cm, $27.5 < BM \leq 47.5$, $47.5 < GB \leq 67.5$, $67.5 < TGB$) pour chaque essence
etot	m ³	Structure de la végétation	Encombrement total par la végétation	Volume occupé par le feuillage des arbres et du sous-bois estimé par tranches de 5m de hauteur pour l'encombrement de chaque strate de végétation
H'str	indice	Structure de la végétation	Indice de Shannon sur l'encombrement végétal	Indice calculé à partir de l'estimation de l'encombrement végétal (en volume) par tranches de 5m de hauteur
H'div	indice	Composition végétale	Indice de Shannon sur la diversité végétale arborée	Indice calculé à partir des distributions (en nombre de tiges) de chaque essence forestière pour les strates arborées et le sous-bois
feu	%	Composition végétale	Pourcentage de feuillus	Calculé à partir du pourcentage de présence des feuillus dans la strate dominante et le sous-bois
res	%	Composition végétale	Pourcentage de résineux	Calculé à partir du pourcentage de présence des résineux dans la strate dominante et le sous-bois

2.4. Analyse des données.

L'utilisation des habitats pour chaque individu a été comparée selon cinq méthodes différentes de représentation du domaine vital de chaque individu : le Polygone Convexe Minimum (MCP) (Hayne 1949; Mohr 1947), le Polygone Convexe Minimum autour duquel nous avons inclus une zone tampon (correspondant au facteur de lissage h_{moy} proposé dans le chapitre 6) pour intégrer l'incertitude des localisations des individus sur les bordures de chaque domaine vital (MCP_b), le Polygone Incrémenté par Grappes pour 95% de la distribution (ICP) (Kenward *et al.* 2001), le Kernel pour 95% de la distribution avec le facteur de lissage h_{ref} ($K h_{ref}$) (Silverman 1986) et le Kernel pour 95% de la distribution avec le facteur de lissage h_{moy} ($K h_{moy}$) (chapitre 6). La sélection des habitats a aussi été

testée à l'échelle des centres d'activité, se limitant à seulement 50% des points les plus agrégés au sein de chaque domaine vital, pour les trois dernières méthodes précédemment citées : ICP50, K50 h_{ref} et K50 h_{moy} .

Des analyses par K-select (Calenge *et al.* 2005) ont été mises en œuvre en utilisant les packages *adehabitat*, *adehabitatHR* et *adehabitatHS* (Calenge 2006; Calenge 2012) du logiciel R. La K-select permet de réaliser des analyses de sélection d'habitat sur un espace d'habitats disponibles au sein du domaine vital d'individus d'une même espèce, c'est-à-dire de modéliser la niche écologique d'une espèce, en tenant compte de la variabilité inter-individuelle au sein d'un groupe d'individus de cette même espèce. Ainsi, le principe de cette méthode consiste à mettre l'accent sur la marginalité (les différences) existante entre les conditions d'habitat moyen utilisé par un organisme et les conditions d'habitat moyen disponible pour ce même organisme. Pour chaque analyse, la signification des vecteurs de marginalité et de spécialisation a suivi la règle de 10 000 tirages aléatoires. La correction α de Bonferroni à 5% a été utilisée pour calculer le seuil de signification de chaque relation entre les cinq individus de chaque espèce et les variables (ici le seuil est donc de $0.05/5=1\%$). Les conditions moyennes d'habitat ont été calculées pour chaque individu sur son domaine vital représenté par chacune des cinq méthodes proposé plus haut. Un vecteur de marginalité a alors été calculé. Il est proportionnel à l'importance de la sélection ou de l'évitement d'un habitat ou d'un paramètre descriptif de l'habitat.

3. Résultats.

Les individus de *M. bechsteinii* ont été suivis en moyenne pendant $4,6 \pm 0,5$ jours, permettant d'obtenir $104,0 \pm 40,1$ localisations. Les individus de *M. nattereri* ont été suivis plus difficilement pendant $3,4 \pm 0,9$ pour $65,0 \pm 7,2$ localisations. Enfin, les individus de *P. auritus* ont été suivis pendant $4,6 \pm 0,9$ jours pour $55,8 \pm 23,5$ localisations (tableau 2). Les tests de marginalité observée à partir de chacune des huit méthodes de représentation du domaine vital nécessaire pour la mise en œuvre de la K-select pour chaque individu montrent une plus grande performance du kernel (avec h_{ref} et/ou h_{moy}) sur les autres méthodes (tableau 3). Néanmoins, le MCP autour d'une zone tampon calculée à partir du facteur de lissage h_{moy} (MCP_b) montre le meilleur ratio de significativité avec un résultat significatif pour 14 individus sur 15. Si la marginalité exprime la force de la sélection individuelle, la significativité valorise les résultats qui ont un sens du point de vue statistique, révélant des résultats qui ne sont pas dus au hasard. Après le MCP_b la significativité est forte (12/15) pour les kernels pour 95% de la distribution avec le facteur de lissage h_{ref} (K h_{ref}) et avec le facteur de lissage h_{moy} (K h_{moy}) (ratio de 12/15). La significativité du MCP et surtout de l'ICP sont moindres (11/15 et 8/15 respectivement). Concernant les centres d'activité, les analyses mettent en avant le K50 h_{moy} (5/15) puis l'ICP50 et le K50 h_{ref} (3/15), avec très peu de significativité.

La marginalité observée indique pour chaque individu l'intensité de la sélection opérée par l'animal, par rapport aux habitats ou variables d'habitats disponibles. Plus cette valeur est élevée, plus l'animal sélectionne un habitat par rapport à ce que son environnement lui propose. Les marginalités observées moyennes sont favorables à l'ICP qui a la plus forte valeur (Mar = 1.472) pour *M. bechsteinii*, puis au K h_{ref} (Mar = 1.426), au MCP_b (Mar = 1.328), au K h_{moy} (Mar = 1.248) et enfin au MCP (Mar = 1.213). Pour *M. nattereri*, elles sont favorables au MCP (Mar = 1.540), au K h_{moy} (Mar = 1.258), au MCP_b (Mar = 1.222), au K h_{ref} (Mar = 1.105) et enfin à l'ICP (Mar = 0.987). Pour *P. auritus*, elles sont favorables au K h_{ref} (Mar = 3.814), suivi du MCP_b (Mar = 3.624), du K h_{moy} (Mar = 3.366), du MCP

(Mar = 3.223) et de l'ICP (Mar = 2.610). Pour les trois espèces, les moyennes observées de la marginalité classent très mal les trois méthodes réduisant l'analyse à 50% de la distribution des localisations.

Avec l'utilisation du MCP_b, les premières valeurs propres de la K-select sont toujours plus grandes qu'attendu pour *M. bechsteinii* ($\lambda = 0,954$, $p < 0,001$), pour *M. nattereri* ($\lambda = 0,656$, $p < 0,001$) et pour *P. auritus* ($\lambda = 3,053$, $p < 0,001$). Nous avons la même tendance avec l'utilisation des kernels pour *M. bechsteinii* ($\lambda = 0,872$, $p < 0,001$ obtenue avec K h_{ref}, $\lambda = 0,712$, $p < 0,001$ obtenue avec K h_{moy}), pour *M. nattereri* ($\lambda = 0,774$, $p < 0,001$ obtenue avec K h_{moy}, $\lambda = 0,710$, $p < 0,001$ obtenue avec K h_{ref}) et pour *P. auritus* ($\lambda = 3,237$, $p < 0,001$ obtenue avec K h_{ref}, $\lambda = 2,830$, $p < 0,001$ obtenue avec K h_{moy}). Ces premières valeurs propres de la K-select sont aussi plus grandes qu'attendu avec le MCP et l'ICP de manière significative ($p < 0,001$). Ce n'est plus le cas pour des surfaces trop petites (cas de l'ICP50, du K50 h_{ref} et du K50 h_{moy} pour *M. bechsteinii* avec $p > 0,01$ et pour *M. nattereri* avec $p > 0,001$ notamment), sauf pour *P. auritus* (avec $p < 0,001$ pour les trois méthodes).

Tableau 2 : Nombre de nuits de suivi et de localisations obtenues pour chaque individu des trois espèces (*Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus*) localisés par télémétrie.

Animal	Nb de nuits de suivi	Nombre de localisations
<i>M. bechsteinii</i>		
B338	5	72
B917	4	117
B940	5	122
B958	4	55
B977	5	154
Moyenne	4,6 ± 0,5	104,0 ± 40,1
<i>M. nattereri</i>		
N119	3	66
N238	3	76
N458	3	58
N858	3	59
N918	5	66
Moyenne	3,4 ± 0,9	65,0 ± 7,2
<i>P. auritus</i>		
P038	4	51
P197	4	38
P618	5	47
P696	4	46
P716	6	97
Moyenne	4,6 ± 0,9	55,8 ± 23,5

Tableau 3 : Résultats des tests de marginalité observée (Obs) et de leur signification (P-value) pour les cinq méthodes de représentation du domaine vital de cinq femelles allaitantes de *Myotis bechsteinii*, de *M. nattereri* et de *Plecotus auritus* : le Polygone Convexe Minimum (MCP), le Polygone Convexe Minimum avec zone tampon h_{moy} (MCP_b), le Polygone Incrémenté par Groupe pour 95% de la distribution des localisations (ICP), le Kernel pour 95% de la distribution des localisations avec le facteur de lissage h_{ref} (K h_{ref}) et le Kernel pour 95% de la distribution des localisations avec le facteur de lissage h_{moy} (K h_{moy}), ainsi que pour les trois méthodes de représentation des centres d'activité des individus, s'appuyant sur les méthodes précédemment citées pour les 50% de localisations les plus agrégées : ICP50, K50 h_{ref} et K50 h_{moy} . L'* indique que le résultat est significatif au seuil α de Bonferroni de 1%. La marginalité moyenne des valeurs des cinq individus de chaque espèce a été calculée pour chaque méthode ainsi que le ratio total de résultats significatifs. La dernière ligne présente le ratio total de résultats significatifs pour chaque méthode pour les quinze individus.

Animal	MCP		MCP _b		ICP		K h_{ref}		K h_{moy}		ICP50		K50 h_{ref}		K50 h_{moy}	
	Obs	P_value	Obs	P_value	Obs	P_value	Obs	P_value	Obs	P_value	Obs	P_value	Obs	P_value	Obs	P_value
<i>M. bechsteinii</i>																
B338	2,754	<0,001 *	2,588	<0,001 *	4,672	<0,001 *	2,866	<0,001 *	2,469	<0,001 *	1,171	0,008	1,258	0,003 *	1,171	0,007 *
B917	1,194	0,003 *	1,521	<0,001 *	0,453	0,044 *	1,225	<0,001 *	0,919	0,002 *	0,135	0,301	0,245	0,161	0,135	0,297
B940	0,167	0,243	0,172	0,156	0,272	0,127	0,320	0,058	0,264	0,084	0,057	0,568	0,066	0,510	0,057	0,559
B958	0,773	0,014	1,302	<0,001 *	0,925	0,012	1,836	<0,001 *	1,766	<0,001 *	0,384	0,110	0,382	0,093	0,384	0,124
B977	1,177	0,004 *	1,058	<0,001 *	1,037	0,009 *	0,881	0,006 *	0,823	0,005 *	0,054	0,635	0,121	0,377	0,054	0,609
Moyenne	1,213	4/5	1,328	4/5	1,472	3/5	1,426	4/5	1,248	4/5	0,360	0/5	0,414	1/5	0,360	1/5
<i>M. nattereri</i>																
N119	0,979	0,004 *	0,948	0,002 *	1,029	0,003 *	0,846	0,003 *	0,974	0,003 *	0,498	0,052	0,267	0,135	0,498	0,047
N238	0,831	0,011	1,090	<0,001 *	0,238	0,216	1,092	0,002 *	1,613	<0,001 *	1,224	0,004 *	1,302	<0,001 *	1,224	0,004 *
N458	1,244	0,002 *	0,995	0,002 *	1,307	0,002 *	0,837	0,004 *	0,970	0,003 *	0,487	0,063	0,291	0,147	0,487	0,075
N858	3,479	<0,001 *	2,027	<0,001 *	1,336	0,003 *	1,960	<0,001 *	1,909	<0,001 *	1,226	0,005 *	0,102	0,588	1,226	0,007 *
N918	1,166	0,005 *	1,049	0,001 *	1,023	0,012	0,792	0,008	0,824	0,011	0,495	0,086	0,619	0,033	0,495	0,098
Moyenne	1,540	4/5	1,222	5/5	0,987	3/5	1,105	4/5	1,258	4/5	0,786	2/5	0,516	1/5	0,786	2/5
<i>P. auritus</i>																
P038	4,335	<0,001 *	6,802	<0,001 *	4,290	<0,001 *	7,721	<0,001 *	6,976	<0,001 *	1,450	0,008	1,211	0,009	1,450	0,005 *
P197	6,701	<0,001 *	5,324	<0,001 *	6,632	<0,001 *	5,767	<0,001 *	4,254	<0,001 *	2,932	<0,001 *	4,442	<0,001 *	2,932	<0,001 *
P618	2,120	0,002 *	2,935	<0,001 *	1,009	0,039	3,384	<0,001 *	3,026	<0,001 *	1,065	0,035	1,070	0,023	1,065	0,025
P696	0,401	0,238	1,100	0,007 *	0,374	0,275	0,637	0,076	1,309	0,006 *	0,258	0,409	0,089	0,744	0,258	0,382
P716	2,556	0,002 *	1,957	0,001 *	0,743	0,095	1,563	0,004 *	1,262	0,008	0,205	0,525	1,216	0,023	0,205	0,496
Moyenne	3,223	4/5	3,624	5/5	2,610	2/5	3,814	4/5	3,366	4/5	1,182	1/5	1,606	1/5	1,182	2/5
Significativité	11/15		14/15		8/15		12/15		12/15		3/15		3/15		5/15	

Les huit variables ne sont pas sélectionnées de manière identique par les différents individus d'une espèce (tableau 4). Les relations sont significatives et sont limitées généralement à un ou deux individus seulement sur les cinq suivis, plus rarement trois, voire quatre. Selon la méthode de représentation du domaine vital employée, le nombre de variables significatives change. Avec le MCP, « feu » et « H'div » sont principalement sélectionnées. « res » puis « etot », « G », « H'div » et « H'G » le sont avec le MCP_b, alors que seulement « feu » prédomine pour l'ICP. « feu » puis « etot », « G » et « H'div » sont sélectionnées avec le K h_{ref}. « feu » puis « etot » et « H'div » sont aussi sélectionnées avec K h_{moy}. Enfin, les analyses relatives aux centres d'activité sont très peu significatives.

C'est le kernel obtenu avec h_{moy} qui apparaît le plus significatif pour *M. bechsteinii* avec 11 relations significatives entre les individus et les variables, et le MCP_b pour *M. nattereri* et *P. auritus* (avec respectivement 12 et 19 relations significatives entre des variables et des individus) (tableau 4). Suivent le MCP_b et le kernel obtenu avec h_{ref} pour *M. bechsteinii* (avec 11 relations significatives chacun), le kernel obtenu à l'aide de h_{moy} pour *M. nattereri* (avec 9 relations significatives) et le kernel obtenu à l'aide de h_{ref} pour *P. auritus* (avec 17 relations significatives). Les méthodes du MCP et de l'ICP sont mal classées par ces comparaisons.

Tableau 4 : Nombre d'individus (sur les cinq individus suivis par espèce) dont le vecteur de marginalité est significatif au seuil de 1%. Cette analyse a été mise en œuvre pour les cinq méthodes de représentation du domaine vital des individus : le Polygone Convexe Minimum (MCP), le Polygone Convexe Minimum auquel nous avons ajouté une zone tampon définie par le h_{moy} (MCP h_{moy}), le Polygone Incrémenté par Groupe pour 95% de la distribution des localisations (ICP), le Kernel pour 95% de la distribution avec le facteur de lissage h_{ref} (kernel h_{ref}) et le Kernel pour 95% de la distribution avec le facteur de lissage h_{moy} (kernel h_{moy}), ainsi que pour les trois méthodes de représentation des centres d'activité des individus, s'appuyant sur les méthodes précédemment citées pour les 50% de localisations les plus agrégées : ICP à 50% (ICP50), kernel à 50% avec h_{ref} (k50 h_{ref}) et kernel à 50% avec h_{moy} (k50 h_{moy}). B : *M. bechsteinii*, N : *M. nattereri* et P : *P. auritus*. L'analyse portait sur huit variables descriptives des habitats par placette : le diamètre maximal (dmax), la hauteur de l'arbre le plus dominant (hdom), la surface terrière (G), l'indice de Shannon sur les surfaces terrières (H'G), l'encombrement total par la végétation (etot), l'indice de Shannon sur l'encombrement végétal (H'str), l'indice de Shannon sur la diversité végétale (H'div), le pourcentage de feuillus (feu) et le pourcentage de résineux (res). Le Total indique le nombre total d'individus ayant eu une réponse significative. Les valeurs les plus élevées sont en gras pour chaque variable et chaque espèce. Pour le total, les valeurs en gras désignent la méthode de représentation du domaine vital offrant la meilleure réponse.

	MCP			MCP _b			ICP			K h _{ref}			K h _{moy}			ICP50			K50 h _{ref}			K50 h _{moy}		
	B	N	P	B	N	P	B	N	P	B	N	P	B	N	P	B	N	P	B	N	P	B	N	P
dmax	0	2	2	0	2	2	0	2	2	1	1	2	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0
hdom	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G	0	0	1	1	2	4	0	0	2	0	0	3	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
H'G	0	1	0	3	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
etot	0	1	2	2	1	4	1	1	2	2	1	4	2	1	3	0	1	0	0	0	1	0	1	0
H'str	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
H'div	3	0	1	0	1	3	2	0	0	3	0	1	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
feu	1	2	3	0	0	0	1	4	2	2	3	3	2	2	3	0	0	1	1	0	1	0	0	1
res	1	1	1	3	3	3	1	0	2	1	2	2	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Total	5	7	10	9	12	19	6	7	11	9	8	17	11	9	14	0	1	1	1	0	3	0	2	1

4. Discussion.

La télémétrie est une technologie capable d'apporter des connaissances très fines sur les facteurs de sélection d'habitat par les espèces, voire par les individus au sein d'un groupe, mais elle présente le risque de perturber fortement le comportement des animaux équipés d'un émetteur à court et moyen terme (Brown & Berry 1998; Brigham 2007; Lacki *et al.* 2007a; Amelon *et al.* 2009; O'Mara *et al.* 2014). Premièrement, la capture et la manipulation doivent être rapides pour limiter le stress, particulièrement élevé chez les Chiroptères, et chaque animal doit être suivi le plus longtemps possible (Amelon *et al.* 2009; O'Mara *et al.* 2014). Les émetteurs utilisables pour les espèces forestières glaneuses que nous avons étudiées ne permettent pas des suivis plus longs que 10 à 12 jours généralement. De fait, 4 à 5 jours semblent suffire (chapitre 6). Deuxièmement, l'animal pourrait perdre de la manœuvrabilité dans ses déplacements, augmentant la dépense d'énergie pour capturer autant de proies qu'un animal non équipé d'un émetteur (Aldridge & Brigham 1988). Quelques tests ont montré que si le poids des émetteurs n'excédait pas 5% du poids, colle comprise, les effets sur son comportement étaient limités, quel que soit son statut reproducteur (Hickey 1992; Kurta & Murray 2002; Neubaum *et al.* 2005; Sikes *et al.* 2011). Notre étude respecte ces recommandations, aussi nous pouvons considérer que nos résultats reflètent le comportement habituel des individus.

Comme pour Preatoni *et al.* (2011), la K-select a livré des résultats significatifs pour mettre en évidence des facteurs de sélection d'habitat pour les trois espèces de Chiroptères forestiers étudiées pour ce test méthodologique. Les marginalités observées chez les individus montrent que selon l'espèce, les méthodes par polygones convexes (MCP, MCP_b et ICP) ou probabilistes (Kernels) peuvent montrer une forte sélectivité des habitats, alors que les marginalités deviennent très faibles pour les centres d'activité (50% de la distribution). Les comparaisons que nous avons réalisées mettent en avant le polygone convexe minimum entouré d'une zone tampon devant toute autre méthode pour montrer le plus de relations significatives entre des variables d'habitats et les individus étudiés, même si la représentation du domaine vital par le kernel présente des résultats probants pour *M. bechsteinii*. Actuellement, les polygones convexes sont très largement utilisés pour les études de sélection d'habitat par des chauves-souris insectivores (Lacki *et al.* 2007; Amelon *et al.* 2009). Représenter le domaine vital d'animaux comme les Chiroptères reste compliqué, car le suivi d'animaux équipés ne peut être réalisé sur de longues périodes (Amelon *et al.* 2009), d'autant plus en forêt qui rend l'acquisition des localisations difficile (Lacki *et al.* 2007a; chapitre 6). L'impossibilité de prendre en compte le mouvement des individus implique d'intégrer une incertitude aux localisations notamment sur les limites des domaines vitaux. Ainsi, si la représentation du domaine vital d'une chauve-souris par le kernel serait plus opérationnelle que par un polygone convexe pour comprendre le comportement d'un individu (chapitre 6), sa représentation pour des études de sélection d'habitat implique d'intégrer tous les secteurs potentiellement utilisables, notamment ceux qui sont évités mais qui jouent un rôle dans le comportement d'utilisation de l'espace par cet individu (Gaillard *et al.* 2010; Calenge *et al.* 2005). Les méthodes excluant des secteurs au sein de la surface délimitée par les localisations extrêmes (donc les kernels et l'ICP) ne devraient pas être utilisées pour les analyses de sélection d'habitat. Si les analyses par K-select réalisées à l'aide des kernels et du polygone convexe (MCP) montrent tout de même des valeurs propres plus fortes qu'attendues, signifiant qu'il y a sélection, les analyses utilisant le polygone convexe avec une zone tampon (MCP_b) apportent plus d'explications (avec des marginalités individuelles observées plus élevées que pour le MCP, et avec plus de relations significatives entre des variables descriptives et des individus). Les tentatives d'observer la sélection d'habitat à l'échelle des

centres d'activité (ICP50, K50 h_{ref} et K50 h_{moy}) se sont soldées par des résultats peu significatifs, pouvant s'expliquer par la taille trop petite de ces surfaces ne permettant pas de valoriser significativement la sélection de variables, problème récurrent lors d'analyses de sélection d'habitat (Mysterud & Ims 1998).

La sélection du facteur de lissage le plus adéquat pour intégrer une zone tampon d'incertitude autour du polygone convexe MCP reste compliquée, comme dans son application pour le kernel (Worton 1995; Horne & Garton 2006). h_{LSCV} serait le facteur de lissage probablement le plus approprié pour le kernel (Laver & Kelly 2008). Preatoni *et al.* (2011) l'ont utilisé mais ont été confrontés à des problèmes de convergence des résultats pour certains individus de *P. macrobullaris*. Ce facteur de lissage nécessite un grand nombre de localisations, souvent plus de 200 à 300 (Horne & Garton 2006), ce qui fait régulièrement défaut dans les études sur les Chiroptères en forêt à cause des problèmes de déplacement des observateurs et de la couverture de la végétation limitant la propagation des ondes VHF des émetteurs (Amelon *et al.* 2009; chapitre 6). h_{ref} , facteur de lissage probablement le plus communément utilisé pour les Chiroptères, présente un handicap pour les analyses de sélection d'habitat : il donne un poids important à chacune des localisations, notamment celles qui ne jouent qu'un rôle ponctuel et occasionnel, ne représentant pas fidèlement la réalité écologique de la sélection d'un habitat par un individu (Seaman *et al.* 1999; Kernohan *et al.* 2001). Après avoir testé plusieurs facteurs de lissage lors de l'utilisation du kernel, nous préconisons l'utilisation d'un facteur de lissage h_{moy} issu de la moyenne des valeurs de h les plus fiables entre divers facteurs de lissage possibles (entre h_{ref} , h_{LSCV} et h_{CV}) obtenues pour chaque individu d'une même colonie pour représenter leur domaine vital (chapitre 6). Ces individus sont en effet soumis aux mêmes pressions de sélection, car appartenant à un même groupe utilisant le même réseau d'arbres-gîtes, les mêmes habitats de chasse potentiels, sur un espace qu'ils partagent. Ils échangent de l'information constamment, notamment sur les ressources disponibles (Kerth 2008) et ont tous à disposition le même potentiel d'habitats disponibles à l'échelle du domaine vital de la colonie. Mais leurs comportements impliquent une sélection individuelle des ressources disponibles dans le domaine vital (chapitre 6). Ainsi, les études de sélection d'habitat doivent se raisonner à l'échelle individuelle pour des Chiroptères forestiers (sélection de 3^e ordre), avec l'intégration d'une zone tampon pour considérer les incertitudes de localisations notamment aux limites du domaine vital et les pressions exercées sur l'ensemble de la colonie dont dépend chaque individu. Le facteur de lissage h_{moy} permet de prendre en compte les incertitudes de localisation, mais peut être trop limité pour la prise en compte des pressions environnementales s'exerçant sur la colonie. Ainsi, le facteur de lissage doit être au moins h_{moy} car il intègre les incertitudes de localisation des points extrêmes délimitant le domaine vital des individus. Compte tenu des liens sociaux très forts chez les individus d'une même colonie (Kerth 2008), le facteur de lissage peut même considérer les secteurs correspondant au domaine vital de la colonie car ils sont potentiellement accessibles à chaque individu, même s'il y a sélection individuelle. Pour la K-select, nous préconisons donc l'utilisation du polygone convexe minimum individuel, comme le propose la méthode initiale (Calenge *et al.* 2005), entouré d'une zone tampon, en espaçant suffisamment chaque prise de localisation pour un même individu afin d'intégrer les contraintes liées à l'autocorrélation notamment pour les analyses de sélection d'habitat (Kernohan *et al.* 2001; Rittenhouse *et al.* 2008)¹¹.

¹¹ Nous avons montré dans le chapitre 6 qu'il était nécessaire d'espacer les localisations d'au moins 10 minutes pour éviter l'autocorrélation temporelle et spatiale pour les trois espèces étudiées.

5. Bibliographie.

- Aebischer N.J., Robertson P.A., Kenward, R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74 (5): 1313–1325.
- Aldridge H.D.J.N., Brigham R. M. 1988. Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: A test of the 5% 'rule' of radio-telemetry. *Journal of Mammalogy* 69 (2): 379–382.
- Amelon S.K., Dalton D.C., Millsbaugh J.J., Wolf S.A. 2009. Radiotelemetry - Techniques and analysis. In *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats (second Edition)*, edited by Kunz, T.H. & Parsons, S., Second Edition, pp57–77. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Barataud M. 2012. Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Biotope, Mèze & Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Barataud M., Grandmange F., Duranel A., Lugon A. 2010. Etude d'une colonie de mise bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 - Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier. *Le Rhinolophe* 18: 83–112.
- Basille M., Calenge C., Marboutin E., Andersen R., Gaillard J.-M. 2008. Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling* 211: 233–240.
- Benhamou S. 2011. Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *PLoS ONE* 6 (1). DOI: 10.1371/journal.pone.0014592
- Benhamou S., Cornélis D. 2010. Incorporating movement behavior and barriers to improve kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74 (6): 1353–1360.
- Börger L., Franconi N., Ferretti F., Meschi F., De Michele G., Gantz A., Coulson T. 2006. An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *The American Naturalist* 168 (4): 471–485.
- Brigham M.R. 2007. Bats in forests: What we know and what we need to learn. In *Bats in Forests - Conservation and Management*, edited by Lacki, M.J., Hayes, J.P. & A. Kurta, 1–15. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Brown P.E., Berry R.D. 1998. Twenty years of bat radio-telemetry: Progress and pitfalls. *Bat Research News*, 159.
- Burgman M.A., Fox J.C. 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: Implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation* 6: 19–28.
- Calenge C. 2006. The package 'Adehabitat' for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197: 516–519.
- . 2012. Package 'AdehabitatHR.' In *Home Range Estimation: A collection of tools for the estimation of animals home range*. CRAN.
- Calenge C., Dufour A.B., Maillard D. 2005. K-Select analysis: A new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling* 186: 143–153.
- Dietz M. 2013. Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii*. Zarbock GmbH & Co. Frankfurt.
- Dietz M., Pir J.B. 2009. Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg: Implications for forest management and conservation. *Folia Zoologica* 58 (3): 327–340.
- Drescher C., Niederfriniger O. 2003. Landscape use by the great mouse eared bats (*Myotis Myotis*) in South Tirol: Telemetry. *Landschaftsnutzung der Grossen Mausohren (Myotis Myotis Borkh.,*

- 1797) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Suedtirol: Teil 1: Telemetrie - Methodenentwicklung und Evaluation. *Gredleriana* 3: 231–242.
- Fieberg J., Börger L. 2012. Could you please phrase ‘Home Range’ as a question?. *Journal of Mammalogy* 93 (4): 890–902.
- Gaillard J.-M., Hebblewhite M., Loison A., Fuller M., Powell R., Basille M., Van Moorter B. 2010. Habitat-performance relationships: Finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2255–2265.
- Garshelis D.L. 2000. Chapter 4: Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection, and importance. In *Research Techniques in Animal Ecology - Controversies and Consequences*, edited by Boitani, L. & Fuller, T.K., pp111–164. New York: Columbia University Press.
- Greenaway F., Hill D. 2005. Woodland management advice for Bechstein’s bat and barbastelle bat. Peterborough. English Nature.
- Harris S., Cresswell W.J., Forde P.G., Trehwella W.J., Woollard T., Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - A review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20 (2/3): 97–123.
- Hayne D.W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30: 1–18.
- Hickey B.C. 1992. Effect of radiotransmitters on the attack success of hoary bats, *Lasiurus cinereus*. *Journal of Mammalogy* 73 (2): 344–346.
- Horne J.S., Garton E.O. 2006. Likelihood cross-validation versus least squares cross-validation for choosing the smoothing parameter in kernel home-range analysis. *Journal of Wildlife Management* 70 (3): 641–648.
- Horne J.S., Garton E.O., Rachlow J.L. 2008. A synoptic model of animal space use: Simultaneous estimation of home range, habitat selection, and inter/intra-specific relationships. *Ecological Modelling* 214 (2–4): 338–348.
- Kauhala K., Holmala K. 2008. Optimal radio-tracking strategy - The best results with the least effort? *Acta Theriologica* 53 (4): 333–341.
- Kenward R.E., Clarke R.T., Hodder K.H., Walls S.S. 2001. Density and linkage estimators of home range: Nearest-neighbor clustering defines multinuclear cores. *Ecology* 82 (7): 1905–1920.
- Kernohan B.J., Gitzen R.A., Millspaugh J.J. 2001. Analysis of animal space use and movements. In *Radiotracking and Animal Populations*, edited by M. J.J. and J.M. Marzluff, 125–166. San Diego: Academic Press.
- Kerth G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *Bioscience* 58 (8): 737–746.
- Kunz T.H., Parsons S. 2009. *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (second Edition). Second Edition. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Kurta A., Murray S.W. 2002. Philopatry and migration of banded Indiana bats (*Myotis sodalis*) and effects of radio transmitters. *Journal of Mammalogy* 83 (2): 585–589.
- Lacki M.J., Amelon S.K., Baker M.D. 2007a. Foraging ecology of bats in forests. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki, M.J., Hayes, J.P. & Kurta, A. pp83–127. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A. 2007b. *Bats in forests - Conservation and management*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Laver P.N., Kelly M.J. 2008. A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management* 72 (1): 290–298.
- Lichti N.I., Swihart R.K. 2011. Estimating utilization distributions with kernel versus local convex hull methods. *Journal of Wildlife Management* 75 (2): 413–422.

- Manly B.F.J., McDonald L.L., Thomas D.L., McDonald T.L., Erickson W.P. 2002. Resource selection by animals - Statistical design and analysis for field studies. 2nd ed. <http://www.springer.com/life+sciences/ecology/book/978-1-4020-0677-7>, consulté le 04/01/2015
- Meschede A., Heller K.-G. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16: 1–248.
- Mitchell M.S., Powell R.A. 2008. Estimated home ranges can misrepresent habitat relationships on patchy landscapes. *Ecological Modelling* 416: 409–414.
- Mohr C.O. 1947. Table of equivalent populations of north american mammals. *American Midland Naturalist* 37: 223–247.
- Mysterud A., Ims R.A. 1998. Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* 79 (4): 1435–1441.
- Neubaum D.J., Neubaum M.A., Ellison L.E., O’Shea T.J. 2005. Survival and condition of big brown bats (*Eptesicus fuscus*) after radiotagging. *Journal of Mammalogy* 86 (1): 95–98.
- O’Mara M.T., Wikelski M., Dechmann D.K.N. 2014. 50 years of bat tracking: Device attachment and future directions. *Methods in Ecology and Evolution* 5 (4): 311–319.
- Powell R.A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. In *Research techniques in animal ecology - Controversies and consequences*, edited by Boitani, L. & Fuller, T.K., pp65–110. New York: Columbia University Press.
- Powell R.A., Mitchell M.S. 2012. What is a home range? *Journal of Mammalogy* 93 (4): 948–958.
- Preatoni D.G., Spada M., Wauters L.A., Tosi G., Martinoli A. 2011. Habitat use in the female alpine long-eared bat (*Plecotus macrobullaris*): Does breeding make the difference? *Acta Chiropterologica* 13 (2): 355–364.
- Rhodes J.R., McAlpine C.A., Lunney D., Possingham H.P. 2005. A spatially explicit habitat selection model in incorporating home range behavior. *Ecology* 86 (5): 1199–1205.
- Rittenhouse C.D., Millsbaugh J.J., Cooper A.B., Hubbard M.W., Sheriff S.L., Gitzen R.A. 2008. Modeling resource selection using polytomous logistic regression and kernel density estimates. *Environ. Ecol. Stat.* 15: 39–47.
- Rutishauser M., Bontadina F., Braunisch V., Ashrafi S., Arlettaz R. 2012. The challenge posed by newly discovered cryptic species: Disentangling the environmental niches of long-eared bats. *Diversity and Distributions*, 13p. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00904.x
- Seaman D.E., Griffith B., Powell R.A. 1998. A program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin* 26 (1): 95–100.
- Seaman D.E., Millsbaugh J.J., Kernohan B.J., Brundige G.C., Raedeke K.J., Gitzen R.A. 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management* 63 (2): 739–747.
- Silverman B.W. 1986. Density estimation for statistics and data analysis. Edited by M.o.s.a.a. probability. Vol. 26. London: Chapman & Hall/CRC.
- Smith P.G., Racey P.A. 2005. Optimum effort to estimate habitat use when the individual animal is the sampling unit. *Mammal Review* 35 (3&4): 295–301.
- . 2008. Natterer’s bats prefer foraging in broad-leaved woodlands and river corridors. *Journal of Zoology* 275: 314–322.
- White G.C., Garrott R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. San Diego: Academic Press, Inc.
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70 (1): 164–168.

———. 1995. Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management* 59 (4): 794–800.

Chapitre 5 :

**Sélection d'habitats forestiers par trois
espèces de Chiroptères en activité de
chasse : influence du statut des individus**

Sélection d'habitats forestiers par trois espèces de Chiroptères en activité de chasse : influence du statut des individus.

Résumé.

La forêt constitue un élément paysager particulièrement propice aux Chiroptères, tant pour les gîtes que pour les terrains de chasse. Néanmoins, si les espèces sont connues pour préférer les peuplements forestiers feuillus, la plupart des espèces rencontrées peuvent être dans tous les types d'habitats. Nous avons donc voulu comprendre comment s'opérait la sélection de l'habitat par trois espèces de Chiroptères forestiers européens, *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*, à la fois en nous intéressant aux éléments constitutifs des habitats (en composition et structure) et en étudiant la réponse individuelle pour chaque espèce. Nos résultats montrent que les femelles gestantes présentent la plus forte sélectivité en occupant les habitats les plus favorables chez *M. bechsteinii*, suivies par les femelles allaitantes et les juvéniles (femelles puis mâles), alors que ce sont les femelles allaitantes qui sont les plus sélectives chez *P. auritus*, devant les femelles gestantes, les juvéniles, les mâles adultes et enfin les femelles non reproductrices. Pour les trois espèces, la sélection s'opère à l'échelle individuelle. Le diamètre maximal sur les placettes d'inventaire, le nombre de tiges, la diversité de la structure du peuplement, la présence de cavités utilisables en cas de mauvais temps pendant l'activité de chasse (trous de pics ou fentes selon l'espèce), l'encombrement total par la végétation et la part que représente la canopée dans cette végétation sont les principales variables sélectionnées par les trois espèces, même s'il existe des nuances entre elles. *M. bechsteinii* semble inféodé aux chênes alors que *M. nattereri* préfère les bouleaux et les habitats forestiers humides et que *P. auritus* semble indifférent à l'essence, même si les résineux sont évités. Certaines colonies de *M. bechsteinii* exploitant un vieux peuplement forestier parmi des jeunes forêts montrent une sélection très forte, suggérant un impact de la gestion forestière sur cette espèce quand la surface des habitats favorables est trop réduite sur le domaine vital de la colonie. Enfin, nos résultats mettent en avant un risque de compétition entre les deux espèces de *Myotis*.

Mots-clés : Chiroptera – sélection individuelle d'habitats – *Myotis bechsteinii* – *Myotis nattereri* – *Plecotus auritus* – forêt – K-select – gestion forestière.

1. Introduction.

La conservation des chauves-souris en forêt nécessite de comprendre l'utilisation des gîtes arboricoles, cruciaux pour le maintien des colonies, mais aussi de s'intéresser à l'activité des espèces, pour lesquelles la forêt constitue un terrain de chasse (Meschede & Heller 2003; Lacki *et al.* 2007). Si chaque espèce présente un régime alimentaire plus ou moins varié avec des proies issues de divers supports, il apparaît aujourd'hui que les habitats disponibles expliquent mieux l'activité des Chiroptères en forêt que les proies elles-mêmes (Müller *et al.* 2012; Pauli *et al.* 2015). Les habitats constitueraient donc des éléments plus stables que les proies, et seraient donc plus faciles à étudier sans effet temporel annuel (Patterson *et al.* 2003). Or, les exploitations de bois en forêt constituent la première modification possible des habitats utilisés par les chauves-souris, pouvant affecter leurs comportements (Lacki *et al.* 2007).

A des petites échelles spatiales et temporelles, les animaux sélectionnent certains habitats dits « structurels » (c'est-à-dire qui correspondent à des unités de végétation bien identifiées proposant différents types de ressources) leur permettant d'optimiser voire d'augmenter leurs performances individuelles (notamment pour la survie et la reproduction). Chaque habitat ou milieu présente des ressources avec des disponibilités variées conditionnant leur sélection par les individus. Les milieux les plus favorables constituent les habitats dits « fonctionnels » et sont particulièrement attractifs, donc sélectionnés (ils composent la niche écologique de l'espèce). Ces définitions et précisions apportées par Gaillard *et al.* (2010) ont participé à réorienter les principes élémentaires pour la réalisation des études récentes de sélection d'habitat (Mitchell & Powell 2012). Pour les Chiroptères, les nombreuses études spécifiques de sélection d'habitat (au sens d'habitat « structurel ») sont limitées à des études de premier ou de second ordre, à de vastes échelles paysagères (Amelon *et al.* 2009; Kunz & Fenton 2003), alors que l'approche « habitat fonctionnel » est restreinte aux communautés de chauves-souris, notamment en forêt (Brigham 2007; Müller *et al.* 2012). Pourtant, la sélection d'habitat pour les Chiroptères s'opère bien sûr au niveau de l'espèce (Patterson *et al.* 2003) mais aussi à l'échelle individuelle. En effet, Preatoni *et al.* (2011) ont montré des réactions contrastées de la part de femelles de *Plecotus macrobullaris* dans la sélection de grands ensembles paysagers, entre des habitats urbanisés, boisés, agricoles et des écotones, les femelles reproductrices sélectionnant les habitats les plus favorables, alors que les femelles non reproductrices avaient un comportement de sélection dépendant de leur condition physique. Chez *Nyctalus noctula*, les forêts feuillues sont sélectionnées par les femelles reproductrices alors que d'autres habitats moins attractifs sont exploités par les femelles non reproductrices (Mackie & Racey 2007). Ainsi, comprendre la sélection d'habitat pour ces espèces nécessite autant des approches spécifiques qu'individuelles, ainsi qu'une approche descriptive des habitats à l'échelle de leur composition et de leur structure.

Si la bibliographie est riche pour identifier le caractère forestier des milieux principalement utilisés par la plupart des espèces de chauves-souris européennes (Meschede & Heller 2003), la forêt reste un milieu complexe dont l'étude s'avère difficile pour les Chiroptères en activité de recherche alimentaire (Brigham 2007; Lacki *et al.* 2007). A l'échelle spécifique, certaines études européennes ont démontré que quelques habitats forestiers semblaient plus attractifs que d'autres, principalement certains peuplements feuillus (Mackie & Racey 2007; Smith & Racey 2008; Dietz & Pir 2009; Napal *et al.* 2010; Murphy *et al.* 2012; Ashrafi *et al.* 2013; Arrizabalaga-Escudero *et al.* 2014), mais sans décrire les facteurs de sélection structurelle et de composition de ces habitats. A l'échelle des communautés de chauves-souris, les habitats fonctionnels sélectionnés en Europe sont préférentiellement feuillus, la densité élevée de végétation favorisant la richesse spécifique, notamment chez les espèces dites glaneuses, alors que les autres espèces nécessitent des espaces ouverts (Rieger & Nagel 2007; Müller *et al.* 2012; Plank *et al.* 2012). Pour ces espèces, les peuplements âgés semblent aussi les plus attractifs (Archaux *et al.* 2013). Or ces milieux sont soumis à des perturbations régulières, impliquant des changements de la disponibilité des ressources (Guldin *et al.* 2007). La forêt est soumise en effet à des perturbations naturelles comme le feu, les tempêtes et les attaques parasitaires, les espèces de lisière et de milieux ouverts étant généralement favorisées aux dépens des espèces glaneuses (Tillon 2001; Hayes & Loeb 2007; Mehr *et al.* 2012). L'exploitation forestière peut aussi influencer l'utilisation de la forêt par les chauves-souris (Guldin *et al.* 2007; Camprodon *et al.* 2009). L'intensité d'exploitation de la ressource en bois peut réduire la capacité d'une colonie de reproduction à se maintenir en forêt. Selon les scénarii proposés, la gestion forestière induit des modifications des milieux (en composition et structure) acceptables ou non pour les chauves-souris (Pauli *et al.* 2015). Si l'exploitation des arbres limite directement les gîtes, pouvant réduire la capacité d'accueil en journée (Guldin *et al.* 2007), elle

engendre aussi des modifications pouvant modifier voire altérer le comportement alimentaire des espèces (Pauli *et al.* 2015), voire modifier la composition des communautés de Chiroptères (Guldin *et al.* 2007; Hayes & Loeb 2007).

Le gestionnaire est donc confronté à la nécessité de gérer durablement ses forêts, en prélevant du bois tout en assurant la continuité de leur bon fonctionnement écologique. La conservation des Chiroptères en fait partie (Lacki *et al.* 2007). Ainsi se pose la question des facteurs de sélection qui interviennent pour des chauves-souris forestières, de manière plus précise que la simple typologie du peuplement forestier (entre des forêts feuillues ou résineuses). Les études basées sur la détection ultrasonore ou la capture présentent des limites méthodologiques ne permettant pas d'aborder la sélection individuelle des habitats forestiers par les chauves-souris en activité de recherche de nourriture (Hayes *et al.* 2009). Même si les méthodes d'analyse des données qu'elle nécessite restent encore à approfondir, la télémétrie offre la meilleure technique permettant l'étude individuelle de la sélection d'habitat pour les Chiroptères (Amelon *et al.* 2009; chapitre 1). Compte-tenu des grandes différences de fonctionnement des écosystèmes dans des habitats forestiers d'origine, de composition et de structure différentes, conduits avec des sylvicultures elles-aussi différentes (Guldin *et al.* 2007), il devient compliqué pour le biologiste de la conservation de proposer des mesures de gestion intégrant facilement les Chiroptères en forêt. Nous avons donc voulu éclairer le gestionnaire sur la façon dont certaines espèces considérées comme très forestières (*Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*) pouvaient sélectionner les habitats forestiers. Les trois espèces que nous souhaitons étudier sont peu détectables en forêt, les résultats obtenus à partir de la détection ultrasonore peuvent en être affectés (Barataud 2012; chapitre 8). Pourtant, la plupart des études qui ont tenté de mettre en relation l'activité des espèces à la forêt en s'intéressant aux variables structurant les habitats s'appuient sur cette technique. *Myotis bechsteinii* est une espèce de boisement dur de fin de succession forestière (Barataud *et al.* 2010; Greenaway & Hill 2005; Meschede & Heller 2003), *M. nattereri* une espèce de boisement à tendance humide de fin de succession forestière (Smith & Racey 2008), et *Plecotus auritus* est capable d'utiliser autant les vieux peuplements que les très jeunes peuplements feuillus ou résineux (Meschede & Heller 2003; Rutishauser *et al.* 2012).

Parmi les compartiments qui structurent les habitats forestiers, le bois mort est considéré comme un élément prépondérant pour la biodiversité forestière, les espèces de lisière savent profiter des émergences massives d'insectes issus du bois mort (Tillon 2001; Mehr *et al.* 2012). Pourtant les espèces glaneuses ne semblent pas répondre positivement à sa présence, cette relation pouvant dépendre d'analyses pas suffisamment performantes compte tenu de la faible détectabilité de ces espèces (chapitre 3). Notre première hypothèse est donc que le bois mort contribue à expliquer positivement la présence de ces espèces très forestières. La végétation semble aussi jouer un rôle prépondérant pour la production de proies. L'activité de chasse de ces espèces est particulièrement révélée dans les forêts fortement stratifiées du sol à la canopée (Müller *et al.* 2012; Plank *et al.* 2012). Il y exploitent les proies par glanage pour les trois espèces, voire par écoute passive ou à vue pour *M. bechsteinii* (Siemers & Swift 2006; Güttinger & Burkhard 2013) et *P. auritus* (Anderson & Racey 1993; Eklof & Jones 2003). Notre deuxième hypothèse est que la structure et la composition de la végétation devrait expliquer la sélection des habitats de chasse pour ces espèces. Une troisième hypothèse s'appuie sur le constat que les milieux annexes à la forêt expliquent la présence d'espèces forestières, notamment les points d'eau où tous les individus viennent boire (Meschede & Heller 2003). Enfin, si l'impact de l'exploitation forestière sur les habitats de chasse des Chiroptères a été montré en Amérique du Nord (Lacki *et al.* 2007), Meschede & Heller (2003) considéraient ce risque comme important, sans avoir d'éléments significatifs. Nous

avons donc basé notre hypothèse sur le fait que l'exploitation des bois pouvait affecter ces espèces dans leur sélection des habitats de chasse. Nous avons souhaité répondre à ces questions en observant la réaction des espèces aux habitats disponibles, en nous intéressant aux différents éléments sélectionnés par les individus de ces espèces selon leur statut (entre des femelles et des mâles, adultes et juvéniles, reproducteurs et non reproducteurs).

2. Matériels et méthodes.

2.1. Aires d'étude.

Les sites d'étude sont situés dans deux forêts tempérées feuillues de plaine françaises à climat subatlantique dominées par les chênes (*Quercus robur* et *Q. petraea*) accompagnés de hêtre (*Fagus sylvatica*). La forêt de Rambouillet (Yvelines, Ile-de-France, 48°43'16"N; 1°45'50"E) d'une surface de 22 000 ha au sud-ouest de Paris est aussi composée de bouleaux (*Betula pubescens* et *B. pendula*), du charme (*Carpinus betulus*), de pins (*Pinus sylvestris* et *P. nigra*), du tremble (*Populus tremula*), du châtaignier (*Castanea sativa*) et de l'alisier torminal (*Sorbus torminalis*). De nombreuses autres espèces de sous-bois complètent les essences arborées. Elle est enclavée entre des zones fortement urbanisées proches de Paris au nord, une des plus grandes terres agricoles de France au sud et vers l'ouest (la Beauce), en restant connectée à d'autres massifs boisés par l'est. La forêt de Tronçais (Allier, Auvergne, 46°38'29"N; 2°43'17"E) est un massif de 11 000 ha au centre de la France entre Bourges et Moulins ayant un objectif très fort de production de bois de très haute qualité. Il est entouré d'un bocage fortement dégradé laissant progressivement place aux grandes cultures céréalières. Si les chênes (*Quercus robur* et *Q. petraea*) dominent largement, certaines essences les accompagnent mais restent assez rares. Ce sont principalement *B. pubescens*, *P. sylvestris*, le houx *Ilex aquifolium* et *C. betulus*. Le réseau de routes est très limité (routes à deux fois une voie, de circulation nocturne limitée à quelques véhicules) et des plans d'eau sont présents à proximité immédiate (moins d'un kilomètre des sites). Trois sites ont été étudiés par forêt.

2.2. Modalités de capture.

Pour chaque espèce, nous avons capturé au hasard en travers de chemins, de plans d'eau et de sous-bois en forêt pour attraper un premier individu en déplacement, les individus suivants ont été capturés la plupart du temps en sortie de gîte avec l'appui de grimpeurs habilités et d'un système de type harp-trap adapté aux cavités des arbres, dans les arbres utilisés par le premier individu. Dans la mesure du possible, les femelles adultes reproductrices ont été privilégiées, mais d'autres animaux ont aussi été équipés selon les captures (tableau 1). Trois périodes d'activité ont été étudiées entre 2006 et 2009, pour tenir compte des modifications possibles de comportement des individus dans l'utilisation des ressources disponibles (Harris *et al.* 1990; Mitchell & Powell 2004), mais aussi parce que la sélection des habitats de chasse peut être affectée par le comportement saisonnier des individus, comme cela a pu être démontré chez *Myotis daubentonii* (Lučan & Radil 2010) et *Nyctalus noctula* (Mackie & Racey 2007). Nous avons mis en œuvre des sessions d'étude en avril-mai, en période de rassemblement des colonies et de gestation des femelles, puis en juin-juillet alors que les femelles ont mis bas, sont allaitantes et doivent élever leur jeune non volant, et enfin en août-septembre alors que les jeunes sont volants et indépendants.

Tableau 1 : Nombre de Chiroptères de trois espèces suivis dans deux forêts de plaine françaises (forêts de Rambouillet (R) et de Tronçais (T), selon leur statut : GES : gestantes ; ALL : allaitantes ; NR : non reproductrices, leur âge : adultes et juvéniles, et leur sexe : femelle et mâle. Dans certains cas, le statut reproducteur de certaines femelles adultes capturées au printemps est resté indéterminé, la gestation ne pouvant être détectée mais étant soupçonnée (noté I). Parce qu'il est rare en forêt de Tronçais, *M. nattereri* n'a été étudié qu'en forêt de Rambouillet.

Forêt	<i>M. bechsteinii</i>		<i>M. nattereri</i>	<i>P. auritus</i>	
	R	T		R	T
Femelles adultes (GES)	-	4	-	-	6
Femelles adultes (ALL)	7	4	9	7	11
Femelles adultes (NR)	4	6		5	5
Femelles adultes (I)	-	-	-	2	-
Femelles juvéniles	4	5	7	1	-
Mâles adultes	2	1	-	8	2
Mâles juvéniles	2	1	-	2	1
Total	19	21	16	25	25

2.3. Télémétrie.

Nous avons utilisé la télémétrie pour localiser les animaux, en nous appuyant sur les recommandations d'Amelon *et al.* (2009), de Preatoni *et al.* (2011) et de Tillon *et al.* (chapitre 6). Chaque individu a été équipé d'un émetteur dont le poids n'excédait pas 5% du poids de l'animal, colle comprise, placé sur le dos entre les omoplates, antenne orientée vers le dos. Nous avons utilisé des émetteurs de 0,43g (BD2N, Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada). Le suivi télémétrique en forêt est contraint par la végétation couvrant en partie les signaux VHF et compliquant la progression des opérateurs sur le terrain. Le suivi au plus proche de l'animal est donc dans la plupart des cas compromis, et l'estimation des localisations nécessite la présence de plusieurs observateurs (Amelon *et al.* 2009). De plus, les individus sont soumis au stress de la capture les premières heures suivant l'équipement pouvant perturber leurs comportements habituels. Les données de télémétrie sont aussi affectées par des phénomènes d'autocorrélation qui nécessitent des prises de localisation espacées d'au moins toutes les dix minutes, avec un nombre minimum de localisations à relever de 60 pour *M. bechsteinii* et 40 pour *M. nattereri* et *P. auritus* (chapitre 6). Pour répondre à toutes ces contraintes, nous avons suivi les individus pendant 3 à 7 nuits suivant la longévité de l'émetteur par 4 à 9 équipes utilisant simultanément des récepteurs de type Regall 2000 ou Australis 31k (Titley Inc., Australia), raccordés sur des antennes directionnelles yagi quatre éléments (postes immobiles), ou à des antennes directionnelles yagi trois éléments (150-152 MHz, Titley Inc., Australia) pour approcher l'animal (postes mobiles). Les observateurs étaient équipés de GPS Garmin 60CSx. Les localisations des animaux ont été générées toutes les 10 minutes quand le terrain le permettait soit par triangulation à partir de prises d'azimut simultanées à plusieurs observateurs soit par Homing-in (Drescher & Niederfriniger 2003; Amelon *et al.* 2009; Preatoni *et al.* 2011).

2.4. Description des habitats.

Considérant la difficulté d'interpréter des résultats d'analyses de sélection d'habitat si la taille des taches d'habitats décrits ne respecte pas un standard dans un paysage hétérogène (Mitchell *et al.* 2004), chaque

zone d'étude a été découpée en un maillage systématique (grille) composé de cellules de 50m de côté, afin de couvrir la distance maximale de portée des signaux acoustiques limitée à 25 à 30 m d'un Chiroptère glaneur comme les trois espèces étudiées (Barataud 2012). Pour chaque site, la surface décrite dépassait la surface de la zone utilisée par l'ensemble des individus étudiés, afin d'estimer la disponibilité réelle des habitats sur les sites. Nous avons considéré comme habitat disponible les habitats forestiers ainsi que les habitats agricoles adjacents aux forêts pouvant occasionnellement être traversés pour le transit ou pour une activité alimentaire par les individus suivis (systèmes bocagers, prairies, pâtures et cultures céréalières). Chaque cellule (2 500 m²) a été décrite à partir de son centre selon un disque de 25m de rayon. La surface décrite correspond à 78,54% de la surface totale et peut donc être considérée comme représentative de la cellule. Plusieurs variables ont été relevées (tableau 2), décrivant la structure, l'encombrement et la composition des différentes strates de végétation, dont dépendent principalement les proies des Chiroptères glaneurs (Müller *et al.* (2012); Plank *et al.* (2012); chapitre 3), mais aussi la diversité des habitats annexes (points d'eau, gîtes potentiellement utilisables pour le repos nocturne) ainsi que le bois mort au sol et debout. Pour nos analyses, des cartes rastérisées ont été produites pour chacun des composants d'habitats décrits en utilisant ArcMap 10.0TM (Environmental Systems Research Institute, Inc., USA) à partir de la grille descriptive. Ainsi, 9 571 cellules ont été décrites, soit 2 392,75 ha, correspondant à 61,52% de forêts feuillues, 15,96% de forêts résineuses et 22,51% de forêts mixtes.

Le bois mort a été mesuré en s'appuyant sur une méthode visant à décrire les flux de matière dans les réserves forestières françaises (Bruciamacchie 2005). Pour le bois mort debout (bmd), tous les arbres de chaque cellule ont été cubés en mesurant leur diamètre à 1,30m de hauteur puis leur hauteur, pour chaque essence forestière. Un coefficient de décroissance a ensuite été appliqué pour calculer le volume de chaque tige (ce coefficient était de 0,8 en forêt de Rambouillet et de 0,9 en forêt de Tronçais¹²). Pour les pièces de bois mort au sol, les différents objets ont été cubés selon deux méthodes. Les bois morts ayant un diamètre supérieur ou égal à 30cm ont tous été cubés en multipliant leur longueur par le diamètre (en tenant compte de leur décroissance). Les bois morts dont le diamètre était inférieur à 30cm ont été comptés par catégories de 5cm de diamètre et par essence (quand elle était encore identifiable) selon 4 transects de 25m disposés en étoile par une méthode proche du « line intercept sampling » (Marshall *et al.* 2000). Le volume global des petites pièces de bois mort par cellule a ensuite été estimé en tenant compte du nombre de pièces mesurées par classe de diamètre.

Des indices de Shannon H' ont été calculés afin de mettre en évidence la diversité de certaines variables d'habitat (structure du peuplement, de l'encombrement végétal, des pièces de bois mort et de la diversité végétale des strates arborées à arbustives), à partir de la formule suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

avec i : une modalité dans la variable étudiée et P_i : proportion d'une modalité i par rapport au nombre total de modalités (S) au sein de la variable, qui se calcule de la façon suivante :

$$p(i) = n_i/N$$

¹² Ces coefficients de décroissances sont différents selon les régions et la qualité des sols. Les sols riches produisent des arbres hauts dont la décroissance est faible, alors que les sols pauvres produisent des arbres de petite taille qui décroissent vite. Nous les avons tirés des tarifs de cubage, documents disponibles pour chaque forêt auprès de l'administration forestière.

où n_i est le nombre d'individus pour la modalité i et N est l'effectif total (les individus de toutes les modalités).

Pour la structure du peuplement forestier, le nombre de tiges de chaque classe de diamètre (petits bois : de 7,5 à 27,5cm de diamètre ; bois moyens de 27,5 à 47,5cm ; gros bois de 47,5 à 67,5cm ; très gros bois de 67,5cm et plus) de chaque essence forestière a été compté, chaque élément comptabilisé constituant une modalité utilisable pour calculer un indice de Shannon sur la diversité de la structure du peuplement forestier. L'encombrement végétal, élément prépondérant pour expliquer la richesse en proies pour des Chiroptères forestiers (Müller *et al.* 2012), a été estimé à l'œil en pourcentage d'occupation par le feuillage et le bois pour chaque strate de 5m de végétation, chaque valeur obtenue constituant une modalité permettant d'évaluer la diversité de la stratification végétale via l'indice de Shannon. Chaque élément du bois mort mesuré a été considéré comme une modalité et utilisé pour calculer l'indice de Shannon. Enfin, la proportion de chacune des essences arborées et arbustives a été notée, chaque valeur utilisée comme modalité pour calculer un indice de Shannon sur la diversité végétale arborée.

2.5. Analyse des données.

Le logiciel Locate 3.34 a été utilisé pour générer les localisations des individus à partir des azimuts relevés (Nams 2000). Chaque localisation a ensuite été vérifiée pour éliminer celles qui présentaient des anomalies (distance trop forte entre deux points rapprochés dans le temps, faiblesse de la triangulation, localisation anormalement éloignée du reste du domaine vital de l'animal). Compte tenu de la taille des cellules de la grille de description des habitats (de 50m de côté), nous avons souhaité réduire les erreurs de localisation. Ainsi, nous avons évalué la validité des azimuts pris sur le terrain dans l'objectif de trianguler les individus, en profitant d'homings-in confirmant la localisation précise d'un individu pour réaliser des triangulations simultanées. Certaines nuits, un opérateur en déplacement a aussi été équipé d'un émetteur et localisé. Ces localisations ont ensuite été comparées aux triangulations théoriques obtenues avec Locate. Une validité des localisations a alors été affectée à chaque nuit, des erreurs trop élevées générant la suppression des données de triangulation, puis un recalage des opérateurs sur le terrain avant de réaliser de nouvelles prises d'azimuts. Toutes les erreurs supérieures à 30m nous ont imposé d'écarter ces triangulations du jeu de données. Les localisations des gîtes ont été exclues des analyses qui sont centrées sur les habitats de chasse ou les individus en activité.

L'utilisation des habitats a ensuite été analysée en représentant l'espace disponible pour chaque individu via un Polygone Convexe Minimum (MCP) (Hayne 1949; Mohr 1947) entouré d'une zone tampon de probabilité de présence, comme nous l'avons suggéré suite au test méthodologique réalisé sur la façon de représenter le domaine vital pour une analyse de sélection d'habitat (chapitre 4). Cette zone tampon a été calculée à partir du facteur de lissage moyen théorique h_{moy} de Tillon *et al.* (chapitre 6) utilisable normalement pour la méthode du kernel (MCPb). Plusieurs études de sélection d'habitat ont mis en évidence que la réponse des animaux aux facteurs de sélection pouvait différer selon l'échelle paysagère d'observation et le statut des individus (Gaillard *et al.* 2010). Compte-tenu du caractère souvent agrégé des localisations pour un même individu et de la possibilité que la sélection d'habitat soit contrainte par l'environnement du domaine vital de la colonie (risque de compétition intra-spécifique avec défense du territoire de la colonie, comme cela est suggéré pour *M. bechsteinii* (Dawo *et al.* 2013), il est donc possible que les habitats sélectionnés soient contraints par la présence de concurrents de la même espèce à proximité. Nous avons donc représenté l'espace disponible pour chaque individu à partir du

MCP entouré d'une zone tampon de 1 000 m (MCPb 1000), correspondant à la distance moyenne habituellement parcourue par chacune des trois espèces entre le gîte et les terrains de chasse (Steinhauser 2002; Meschede & Heller 2003; Horáček & Dulic 2004), représentant ainsi la zone de présence possible pour chaque individu. Des analyses par K-select (Calenge *et al.* 2005) ont ensuite été mises en œuvre sur les localisations individuelles de chacune des trois espèces selon le statut des animaux (âge, sexe et statut reproducteur) pour les deux échelles de sélection possible (MCPb et MCPb 1000) en utilisant les packages adehabitat, adehabitatHR et adehabitatHS (Calenge 2006; Calenge 2012) du logiciel R. Cette méthode exploratoire autorise autant les variables catégorielles que qualitatives ou quantitatives, il n'a donc pas été nécessaire de transformer les données récoltées. La grille de cellules décrites pour les différentes variables a été utilisée pour représenter la disponibilité d'habitat sur chacun des sites. L'utilisation des habitats a été quantifiée par comptage des points de présence sur chacune des cellules de la grille de la zone disponible et accessible à chaque individu (MCP avec chacune des deux zones tampon) (Calenge, Dufour, and Maillard 2005). Pour chaque analyse, la signification des vecteurs de marginalité et de spécialisation a suivi la règle de 10 000 tirages aléatoires. La correction α de Bonferroni à 5% a été utilisée pour calculer le seuil de signification alpha de chaque relation entre les individus de chaque espèce et les variables. L'association de la K-select avec ce mode de représentation du domaine vital (MCP avec les zones tampon) apporte les meilleures prédictions de sélection d'habitat de 3^e ordre de chaque individu en fonction de l'espace écologique du site d'étude pour des Chiroptères forestiers (chapitre 4).

Tableau 2 : Variables utilisées pour décrire chaque cellule (ou pixel) dans un rayon de 25 m. Les unités sont fournies pour les surfaces correspondant à chaque cellule (sauf indication contraire). Le nombre élevé de localisations acquises et de cellules décrites autorise la prise en compte d'un nombre important de variables.

Variable	Unité	Catégorie	Description
dmax	cm	structure du peuplement	Diamètre maximal
hdom	m	structure du peuplement	Hauteur de l'arbre le plus dominant
vbh	m ³	structure du peuplement	Volume de bois grume et houppier
nt	nb	structure du peuplement	Nombre total de tiges
g	m ² /ha	structure du peuplement	Surface terrière totale à l'hectare
tb	nb	structure du peuplement	Nombre de types de bois
h'g	indice	structure du peuplement	Indice de Shannon sur la diversité structurale du peuplement
etot	m ³	structure de la végétation	Encombrement total par la végétation, calculé à partir d'une estimation à vue de l'encombrement par le feuillage des arbres et arbustes et du volume de bois
can	%	structure de la végétation	Pourcentage représenté par la canopée parmi tout le feuillage disponible, calculé à partir de l'encombrement des 10 derniers mètres de la strate arborée
h'str	indice	structure de la végétation	Indice de Shannon sur l'encombrement végétal
ha	nb	qualité de l'habitat	Diversité des habitats annexes (entre route goudronnée, chemin forestier, des eaux stagnantes ou courantes pouvant modifier le comportement des individus)
hum	Nb	qualité de l'habitat	Somme des éléments caractérisant le niveau d'humidité d'un habitat forestier : certaines essences (Aulne et saule, puis frêne et bouleau verruqueux), la présence d'eau de surface ou quand la molinie est sous forme de touradons
pic	nb	qualité de l'habitat	Nombre de trous de pics
fen	nb	qualité de l'habitat	Nombre de fentes
aut	nb	qualité de l'habitat	Nombre de cavités d'autres types (caries, écorces décollées...)
bmd	m ³ /ha	bois mort	Volume total de bois mort debout
bmsg	m ³ /ha	bois mort	Volume total de bois mort au sol pour les pièces de plus de 30cm de diamètre
bmsp	m ³ /ha	bois mort	Volume total de bois mort au sol pour les pièces de moins de 30cm de diamètre
h'bm	indice	bois mort	Indice de Shannon sur la diversité du bois mort
bou	%	composition végétale	Pourcentage de présence des bouleaux (strates arborée et arbustive)
cha	%	composition végétale	Pourcentage de présence du charme (strates arborée et arbustive)
che	%	composition végétale	Pourcentage de présence de chênes (strates arborée et arbustives)
het	%	composition végétale	Pourcentage de présence de hêtre (strates arborée et arbustive)
feu	%	composition végétale	Pourcentage de présence des autres feuillus (strates arborée et arbustive)
pin	%	composition végétale	Pourcentage de présence des pins (strates arborée et arbustive)
res	%	composition végétale	Pourcentage de présence des autres résineux (strates arborée et arbustive)
h'div	indice	composition végétale	Indice de Shannon sur la diversité végétale arborée
sou	nb	intensité de l'exploitation	Nombre de souches comptabilisables de moins de 5 ans, révélatrices d'exploitation récente, leur nombre illustrant l'intensité de prélèvement des arbres

3. Résultats.

3.1. Nombre de données acquises.

Afin de limiter les effets observateurs, chaque cellule des différentes grilles a été décrite par un seul opérateur, produisant 28 cartes descriptives par site correspondant aux 28 variables d'habitat (figure 1). Le temps nécessaire aux descriptions d'habitats a été de 252 jours, pour un total de 9 571 cellules décrites (tableau 3), correspondant à un total de 2 392,75 ha décrits. Plusieurs types d'habitats très simplifiés en composition et structure (et sans bois mort) ont facilité la réalisation des inventaires dans certains secteurs de forêt (cas des jeunes peuplements feuillus et des peuplements résineux monospécifiques). Au total, 5 888 cellules (61,52%) correspondent à des forêts feuillues (c'est-à-dire qu'il n'y a pas de résineux, sinon moins de 15% des tiges), 1 528 cellules (15,96%) à des forêts résineuses (avec moins de 15% de tiges feuillues) et 2 155 cellules (22,51%) à des forêts mixtes (avec au moins 15% de tiges feuillues et/ou résineuses). Au total 27 semaines complètes ont été nécessaires à 56 observateurs (soit 7 776 h de terrain nocturne dont 1296h pour un seul observateur) pour recueillir les 4 752 localisations réparties entre 40 individus de *M. bechsteinii* ($57,38 \pm 25,91$ localisations par individu), 16 individus de *M. nattereri* ($39,63 \pm 17,83$ localisations) et 50 *P. auritus* ($36,46 \pm 20,19$ localisations). La surface prise en compte pour l'analyse de sélection d'habitat est 1,45 fois supérieure avec le MCPb qu'avec le MCP pour *M. bechsteinii* et *M. nattereri* et 1,47 fois supérieure pour *P. auritus*. En appliquant une zone tampon de 1 000 m autour du MCP, cette surface devient 13,40 fois supérieure pour *M. bechsteinii*, 7,90 fois supérieure pour *M. nattereri* et 9,51 fois supérieure pour *P. auritus* (tableau 4).

Tableau 3 : Nombre de cellules décrites pour chacun des sites étudiés en forêts de Rambouillet (R) et de Tronçais (T).

Site (forêt)	Nombre de cellules décrites
Charmoie (R)	630
Pecqueuse (R)	5 202
Plainvaux (R)	207
Plaix (T)	1 195
Saloux (T)	860
Vernigeole (T)	1 477
Total	9 571

Tableau 4 : Nombre d'individus (Nb) et de localisations totales obtenues (Loc) par site et par espèce en forêt de Rambouillet (R) et ceux de la forêt de Tronçais (T), et surfaces moyennes (en ha) du MCP, puis pour la sélection d'habitat mise en œuvre avec le MCP sur lequel une zone tampon avec le facteur de lissage h_{moy} a été appliqué (MCPb) et avec une zone tampon de 1 000 m (MCPb 1000).

Site (forêt)	Nb	Loc	MCP	MCPb	MCPb 1000
<i>M. bechsteinii</i>					
Pecqueuse (R)	18	1141	74,13±62,53	105,19±76,19	700,56±219,27
Plainvaux (R)	1	95	26,56	35,89	532,79
Plaix (T)	14	753	22,84±23,86	36,38±33,70	526,63±190,98
Saloux (T)	6	272	14,94±10,97	21,65±13,52	479,44±78,94
Vernigeole (T)	1	34	5,18	11,2	398,22
Total	40	2295	44,39±51,63	64,50±66,01	594,76±209,48
<i>M. nattereri</i>					
Pecqueuse (R)	16	634	85,69±183,88	124,44±213,81	677,49±439,00
Total	16	634	85,69±183,88	124,44±213,81	677,49±439,00
<i>P. auritus</i>					
Charmoie (R)	6	219	7,69±5,91	17,45±9,01	429,29±49,93
Pecqueuse (R)	16	541	52,42±69,15	89,04±89,31	625,95±240,95
Plainvaux (R)	3	92	16,23±21,53	21,20±25,49	477,22±153,26
Saloux (T)	10	394	40,09±50,05	64,73±62,05	568,66±178,48
Vernigeole (T)	15	577	139,70±211,27	188,40±255,90	860,24±627,87
Total	50	1823	68,60±130,85	101,32±160,60	652,26±400,41

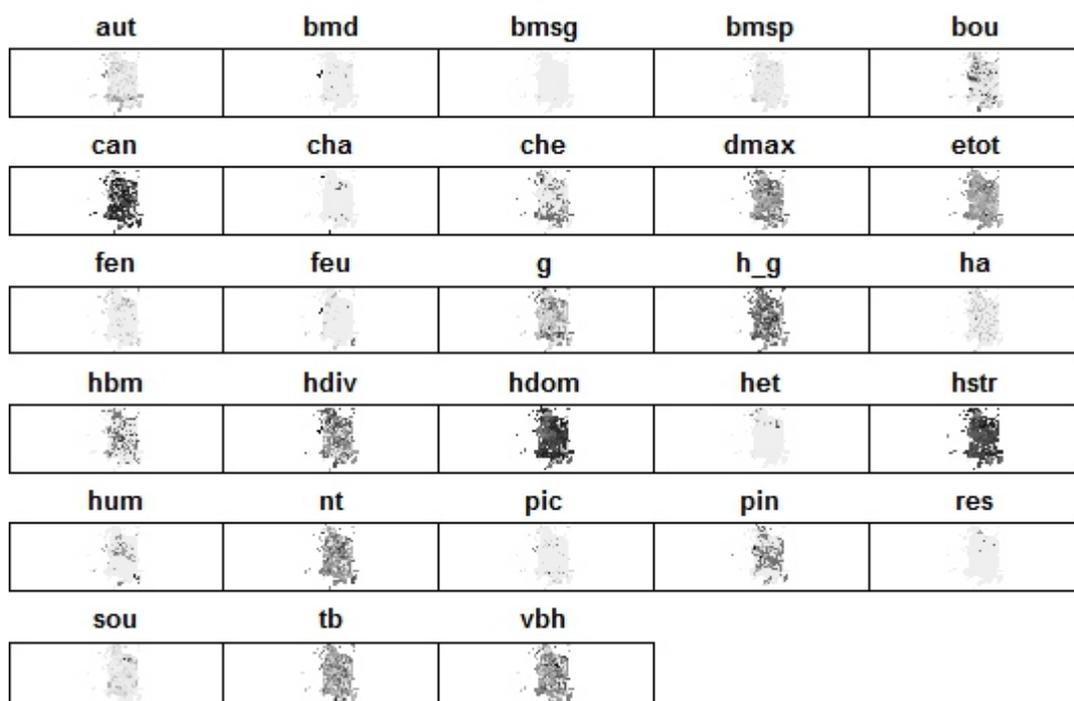


Figure 1 : Exemple de distribution des valeurs obtenues pour chaque variable dans chaque cellule pour le site de Pecqueuse (forêt de Rambouillet). Plus les cellules sont foncées, plus la valeur pour la variable est élevée. Pour le nom de chacune des variables (« aut », « bmd »...), se reporter au tableau 2.

3.2. Intensité de la sélection pour chaque colonie.

La méthode de la K-select fournit la valeur propre de chaque analyse ainsi que la probabilité permettant d'identifier le niveau de significativité des analyses produites. Onze colonies de Chiroptères ont été étudiées, chacune d'elles (avec l'ensemble des individus) a fait l'objet d'une analyse à la fois pour le polygone convexe minimum avec une zone tampon limitée au seul risque de mal identifier les localisations extrêmes (MCPb) et pour le polygone convexe minimum avec une zone tampon plus large intégrant la capacité de l'animal à s'éloigner de la zone de gîtes si les conditions de milieux sont favorables (MCPb 1000). Le tableau 5 présente les valeurs propres et la significativité de chaque analyse. Deux analyses apparaissent peu significatives avec le MCPb ($0,01 < \text{Probabilité} < 0,05$), pour une colonie de *M. bechsteinii* et une colonie de *P. auritus*, alors que toutes les analyses sont significatives avec le MCPb 1000. Pour trois colonies de *M. bechsteinii*, l'augmentation de la surface disponible n'améliore pas la qualité de l'analyse (pas d'augmentation nette de la valeur propre), indiquant que la sélection s'opère très localement pour les individus (entre leurs localisations), donc que les résultats peuvent être abordés à l'échelle du MCP. Pour toutes les autres colonies, les valeurs propres observées indiquent plutôt que les chauves-souris opèrent une sélection des habitats favorables au sein d'une plus grande surface disponible (le MCPb 1000), qu'il faut sélectionner pour observer la réaction des individus aux variables descriptives des habitats.

Tableau 5 : Valeurs propres observées (Valeur observée) et significativité (Probabilité) de chaque analyse menée sur les onze colonies de Chiroptères réparties entre les trois espèces étudiées (*Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus*). Une première série d'analyses a porté sur une représentation de l'espace disponible à partir du polygone convexe minimum avec une zone tampon (MCPb) correspondant à h_{moy} , dont la valeur ici présentée est issue d'analyses antérieures (chapitre 6), une seconde avec le polygone convexe minimum avec une zone tampon plus large de 1 000 m (MCPb 1000). Une probabilité supérieure à 0,001 indique que les résultats ne sont que peu voire pas significatifs. Quand la valeur propre observée augmente fortement entre les deux échelles d'analyses (quand elle est au moins doublée), les résultats pour l'ensemble des variables d'habitats s'en trouvent plus tranchés. Il est ainsi possible de déduire de ces deux causes l'échelle de sélection qui semble prépondérante pour expliquer la sélection d'habitat.

Espèce	Site	Valeur de h_{moy}	K-select MCPb		K-select MCPb1000		Echelle de sélection prépondérante
			Valeur observée	Probabilité	Valeur observée	Probabilité	
<i>M. bechsteinii</i>	Pecqueuse (R)	88,78	2,24	<0,001	2,67	<0,001	MCPb
<i>M. bechsteinii</i>	Plainvaux (R)	42,97	2,54	<0,001	3,45	<0,001	MCPb
<i>M. bechsteinii</i>	Plaix (T)	61,89	3,65	<0,001	3,65	<0,001	MCPb
<i>M. bechsteinii</i>	Saloup (T)	38,98	1,29	<0,001	21,80	<0,001	MCPb1000
<i>M. bechsteinii</i>	Vernigeole (T)	56,45	2,84	0,011	6,18	<0,001	MCPb1000
<i>M. nattereri</i>	Pecqueuse (R)	119,41	1,08	<0,001	2,28	<0,001	MCPb1000
<i>P. auritus</i>	Charmoie (R)	42,17	3,69	<0,001	11,84	<0,001	MCPb1000
<i>P. auritus</i>	Pecqueuse (R)	35,89	3,99	<0,001	10,28	<0,001	MCPb1000
<i>P. auritus</i>	Plainvaux (R)	29,91	1,38	0,017	3,27	<0,001	MCPb1000
<i>P. auritus</i>	Saloup (T)	96,85	3,85	<0,001	15,09	<0,001	MCPb1000
<i>P. auritus</i>	Vernigeole (T)	108,24	1,32	<0,001	4,69	<0,001	MCPb1000

3.3. Intensité de la sélection individuelle.

La K-select concentre les points de disponibilité des habitats de façon à ce que leur moyenne soit nulle. Pour chaque individu, elle propose un vecteur de marginalité qui décrit la distance de l'animal par rapport à la moyenne des habitats disponibles. Plus la marginalité de ce vecteur est élevée, plus il y a sélection de la part de l'animal correspondant (Calenge *et al.* 2005) (figure 2). Nos résultats montrent une réponse individuelle différente selon l'espèce et le statut des individus (tableau 6). Chez *M. bechsteinii*, les individus qui montrent de loin la plus grande marginalité (donc le plus fort niveau de sélection) sont des femelles gestantes, devant les femelles juvéniles et les femelles allaitantes, puis les mâles adultes et juvéniles, et enfin les autres femelles reproductrices. Chez *M. nattereri*, les individus reproducteurs présentent la même sélectivité. Enfin, chez *P. auritus*, les femelles au statut indéterminé ont la plus forte sélectivité, suivies par les femelles allaitantes, puis les femelles gestantes, les mâles juvéniles puis mâles adultes, les femelles juvéniles et enfin les femelles adultes non reproductrices. Ce classement s'appuie pour ces deux dernières espèces sur la lecture des résultats principalement pour le MCPb 1000, considéré comme plus significatif que pour le MCPb (voir résultats en 3.2).

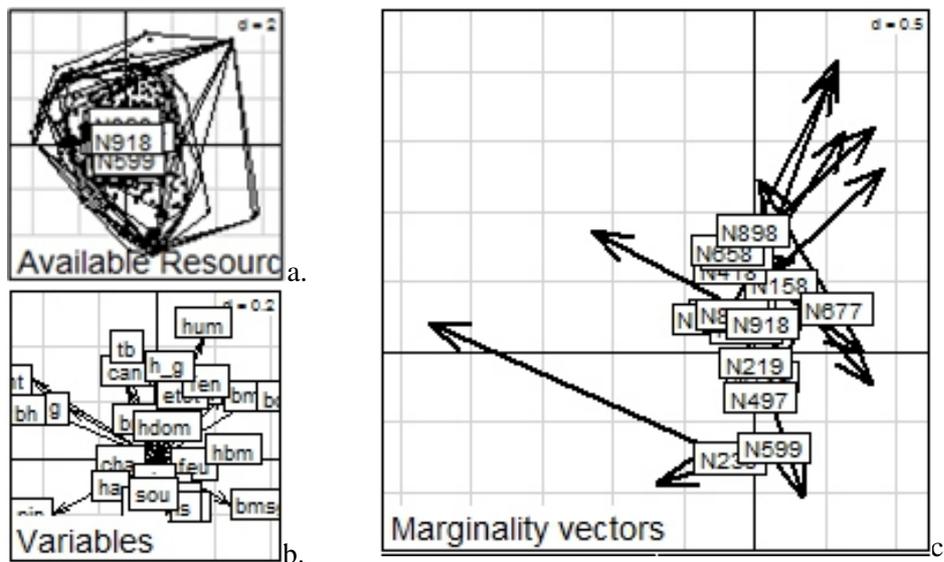


Figure 2 : Exemple de résultats graphiques de la K-select réalisée sur la colonie de *M. nattereri*, à l'aide du MCPb¹³. La K-select correspond à une ACP non centrée. Tous les points illustrant l'espace disponible sont centrés de façon à ce que la moyenne soit nulle, les différents individus sont positionnés dans cet espace (a). Ces points d'espace disponible sont distribués selon différentes variables, dont les directions et les poids d'intensité varient (b). Compte-tenu de l'espace disponible, les individus sont ensuite projetés dans cet espace écologique, pour définir leur niveau de sélection (c). A chaque animal sont associés une position écologique et un vecteur de marginalité, dont la direction et l'amplitude sont représentées par une flèche. Plus un individu est éloigné du centre écologique disponible, et plus le vecteur de marginalité est important, plus il exerce une sélection d'habitat élevée. Par exemple, l'individu 219 (caché sous les individus 599 et 238) présente la plus forte marginalité, avec la flèche la plus longue se dirigeant vers la gauche sur le graphique.

¹³ L'ensemble des graphiques se trouve en annexe.

Tableau 6 : Marginalité moyenne et significativité (probabilité) des analyses réalisées par K-select à l'échelle individuelle pour les trois espèces étudiées (*M. bechsteinii*, *M. nattereri* et *P. auritus*). Une première série d'analyses a porté sur une représentation de l'espace disponible à partir du polygone convexe minimum avec une zone tampon (MCPb) correspondant à h_{moy} , dont la valeur ici présentée est issue d'analyses antérieures (chapitre 6), une seconde avec le polygone convexe minimum avec une zone tampon plus large de 1 000 m (MCPb 1000). Les marginalités moyennes sont présentées selon le statut des individus. La significativité des marginalités a été représentée en dénombrant la réponse des individus par catégorie de significativité, entre des significativités élevées (<0,001 : ***), moyennes (<0,01 : **), faibles (<0,05 : *), voire nulles (Nul).

	Marginalité moyenne	MCPb				MCPb 1000					
		***	**	*	Nul	Marginalité moyenne	***	**	*	Nul	
<i>M. bechsteinii</i>											
Femelles adultes gestantes	10,56±14,91	2	1	1		22,67±12,45	4				
Femelles adultes allaitantes	6,33±7,51	5	2	1	3	6,50±7,69	6	2	1	2	
Femelles adultes non reproductrices	2,76±1,58	3	2	4	1	2,76±1,58	6	3		1	
Femelles juvéniles	6,96±6,59	5	1	3		6,96±6,59	6	1	2		
Mâles adultes	2,92±0,43	1	1	1		6,19±2,75	3				
Mâles juvéniles	5,43±5,34	1	1	1		1,78±1,46	1	1		1	
<i>M. nattereri</i>											
Femelles adultes allaitantes	3,57±2,47				4	4,42±2,40				5	4
Femelles juvéniles	3,30±1,01				2	4,94±2,25				5	2
<i>P. auritus</i>											
Femelles adultes gestantes	1,96±1,00				2	10,66±9,64	3	1		2	
Femelles adultes au statut reproducteur incertain	11,42±13,91	1			1	15,46±19,52	1			1	
Femelles adultes allaitantes	6,02±5,98	3	2	8	5	14,52±11,75	8	6	2	2	
Femelles adultes non reproductrices	3,34±3,99	1	1		8	8,87±6,90	3	3	4		
Femelles juvéniles	1,95				1	9,23		1			
Mâles adultes	3,17±3,01		2	1	7	9,76±6,53	2	4	3	1	
Mâles juvéniles	3,58±0,79			1	2	11,64±12,54	1		1	1	

3.4. Résultats de la sélection individuelle.

S'il semble y avoir une réaction identique des trois espèces à certaines variables, il s'avère que les résultats diffèrent globalement entre ces espèces, selon le statut des individus. Il arrive que pour une même variable, les individus ayant un même statut réagissent différemment, indiquant que cette variable n'explique pas bien la sélection de l'habitat pour cette catégorie d'individus.

3.4.1. Cas de *M. bechsteinii*.

Le tableau 7 résume tous les résultats obtenus pour *M. bechsteinii*. Pour l'ensemble des femelles de l'espèce, la sélection s'opère avant tout à l'échelle du MCPb 1000. A cette échelle, les individus réagissent positivement aux variables de structure du peuplement forestier (diamètre maximal, hauteur dominante, volume de bois grume et houppier, nombre de tiges, surface terrière), de structure de la végétation (encombrement total par la végétation et indice de Shannon sur l'encombrement végétal), de qualité de l'habitat (nombre de fentes et de trous de pics) et de composition du peuplement (sélection des chênaies alors que les pins sont largement évités). Seules les femelles gestantes et les juvéniles dépendent positivement du nombre de types de bois et de la diversité des structures du peuplement forestier (indice de Shannon sur les structures), alors que les femelles adultes allaitantes et reproductrices n'y sont pas si clairement dépendantes (avec des relations positives et négatives). De même, si la part que représente la canopée dans l'ensemble du feuillage explique la sélection d'un habitat par les femelles adultes non reproductrices, c'est moins le cas pour les autres individus. Pour toutes les variables significatives à petite échelle (MCPb 1000), la réponse individuelle devient moins claire ou moins forte à l'échelle interne de l'espace disponible localement (MCPb). C'est notamment le cas pour toutes les variables de structure du peuplement forestier et de la végétation, mais aussi pour la qualité des habitats et la composition végétale.

Les mâles adultes et juvéniles montrent une relation positive avec l'ensemble des variables de structure de peuplement forestier et de végétation, de qualité d'habitats (en particulier la diversité des habitats annexes et des fentes), et un évitement des bouleaux, hêtres, autres feuillus et de tous les résineux. Quel que soit le statut de l'individu, nos résultats ne montrent pas de nette influence du bois mort (hormis pour les femelles allaitantes, dont certains individus peuvent sélectionner des habitats avec du bois mort debout), ni un évitement des zones ayant été récemment exploitées pour la récolte de bois (souches). Hormis pour les chênes (sélection) et les résineux (évitement des pins et des autres résineux), *M. bechsteinii* ne montre pas de relation nette avec les autres essences forestières.

Tableau 7 (page suivante) : Résultats de la K-select réalisée à partir des 28 variables descriptives des habitats (tableau 2), sur les individus de *M. bechsteinii*, à partir d'une représentation de l'espace disponible par polygone convexe minimum, avec une zone tampon dont la distance équivaut à h_{moy} (MCPb) puis avec une zone tampon plus large de 1 000 m (MCPb 1000). Seuls les résultats significatifs ($p < 0,05$) sont présentés ici pour chaque statut des individus : femelles gestantes (GES), femelles allaitantes (ALL), femelles non reproductrices adultes (NR) ou juvéniles, et mâles adultes ou juvéniles. Les résultats sont présentés en indiquant le nombre de relations individuelles positives et négatives pour chaque variable et chaque statut. Plus leur somme se rapproche du nombre d'individus présents dans une catégorie, plus la relation de cette catégorie est élevée avec la variable. Le nombre d'individus de chaque statut est présenté, ainsi que le nombre d'individus qui répondent de manière significative à l'analyse (marginalité individuelle $< 0,05$). La réponse d'un individu peut être diversement significative entre les deux modes de représentation de l'espace disponible. Pour une même variable, la réponse des individus d'une même catégorie peut être divergente, avec des réponses positives et négatives, indiquant une sélection incertaine pour cette variable. Figurent en gras les situations liant une variable à tous les individus (ou presque) de la

catégorie, indiquant une réaction importante des individus de cette catégorie à cette variable. IS = indice de Shannon.

	GES		ALL		NR		Femelle juvénile		Mâle adulte		Mâle juvénile	
Nb d'individus	4		11		10		9		3		3	
Surface d'analyse	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000
Nb d'individus avec sélection significative	4	4	8	9	9	9	9	9	3	3	3	2
<i>structure du peuplement</i>												
dmax	-	+2	+3 -1	+5	+5	+7	+5	+5	+1 -1	+1	+1	+1
hdom	+1	+3	+4	+5 -1	+5	+7	+6	+8	+1	+3	-	+2
vbh	+3	+3	+3 -2	+5 -2	+4	+7	+4	+5	+1 -1	+2	+1 -1	+1
nt	+2	+3	+5 -2	+5 -2	+4	+7	+4 -2	+4	+1 -1	+2	+1 -1	+1
g	+3	+3	+4 -2	+6	+5	+8	+9	+9	+1 -1	+1	+2	+2
tb	+2 -1	+4	-1	+2 -1	+3 -1	+7 -1	+6	+7	-1	+2	-	+1
h'g	+1	+3	-1	+3 -2	+3 -1	+6 -1	+7	+8	-1	+3	-1	-1
<i>structure de la végétation</i>												
etot	+2	+4	+1 -1	+5	+6	+9	+4	+6	+2	+2	+1	+2
can	+1 -1	+3 -1	+4	+6 -1	+6	+7	+5 -1	+5	-1	+2	-	+2
h'str	+1	+3	+2	+5	+4	+7	+5 -1	+7	+3	+3	+2	+2
<i>qualité de l'habitat</i>												
ha	+3	+3 -1	+3 -2	+4 -3	+6 -1	+6 -1	+3 -2	+3 -2	+1	+2	+3	+1
hum	+1	+2	+1	+1 -3	+1	+1 -1	+1 -3	+1 -2	+1 -1	+1 -1	-	-1
pic	+1	+3	+3	+6	+3	+7	+1	+2	-1	+1	+1	-
fen	+1 -1	+3	+6	+7	+4 -1	+7 -1	+2 -1	+4 -1	+1	+3	+2 -1	+1
aut	+2 -1	+3 -1	+4 -1	+8 -1	+4 -2	+6 -1	+5	+6	-2	-1	-	-1
<i>bois mort</i>												
bmd	+1 -1	+1	+4 -1	+5	+3	+3	+1	+3	-1	-	+1	-1
bmsg	+3	+3	+1 -2	+2	+2	+2	+3 -1	+2	-	-	-1	-
bmsp	+2 -1	+2	+1 -2	+2 -1	+1 -1	+1 -1	+4 -1	+3 -1	+1 -1	+1 -1	-1	-2
h'bm	+1 -1	+2 -1	+1 -4	-5	+2 -2	+3 -2	+2 -1	+2 -1	+1	+2	+1 -1	-
<i>composition végétale</i>												
bou	-	+1	-4	+4 -2	+1 -2	+2 -3	+1 -3	+2 -3	-1	-1	-1	-1
cha	+1 -2	+1 -2	+1 -1	+4 -1	-1	+2 -3	+3 -2	+4 -3	+2 -1	+1 -1	-	+1 -1
che	+1 -1	+1	+4	+6	+3 -2	+5	+5 -1	+6	+2	+2 -1	+1	+1 -1
het	+2	+2	-	-	+4 -1	+5	+2 -1	+3 -3	-2	-1	+1	+1
feu	+1	+3	+2 -3	+2 -5	+1 -3	+4 -2	+2 -1	+2 -2	-1	-	-1	-1
pin	+1 -2	+1 -3	-5	-8	-3	-6	+2 -4	+2 -6	-2	-2	-1	-2
res	+1	+1	-	-	-	-	-1	-1	-	-1	-1	-
h'div	+1 -1	+3	+2 -2	+2 -2	+1 -2	+1 -2	+4 -2	+3 -1	+1 -2	+1 -1	-1	-2
<i>intensité de l'exploitation</i>												
sou	-	-2	+1 -1	+1 -1	+1 -2	+1 -5	+1	+1 -4	+1 -1	+1 -1	-	-1

3.4.2. Cas de *M. nattereri*.

Le tableau 8 présente les résultats de la K-select pour *M. nattereri*. Contrairement à *M. bechsteinii*, peu d'individus réagissent aux variables des différentes catégories, tant à l'échelle du MCPb que du MCPb 1000. Individuellement, les femelles juvéniles apparaissent plus sélectives que les femelles allaitantes, car elles montrent plus de relations significatives que ces dernières, pour lesquelles les résultats sont peu concluants avec moins de trois individus sur neuf montrant une sélection de variables. L'ensemble des individus semble réagir positivement aux variables de structure du peuplement forestier (principalement le nombre de types de bois et l'indice de Shannon sur la structure du peuplement à l'échelle du MCPb 1000), au pourcentage de la canopée, au niveau d'humidité des habitats et à la présence de fentes, au bois mort au sol de petit diamètre, et au pourcentage de bouleau alors que les chênes sont évités. L'espèce semble indifférente à l'exploitation forestière, même si quelques femelles juvéniles montrent une relation négative avec les souches.

Nos résultats montrent des différences importantes entre les femelles allaitantes et les femelles juvéniles. Les femelles allaitantes sélectionnent des habitats dans lesquels se rencontrent localement (échelle du MPCb) des trous de pic et des fentes, alors que les femelles juvéniles les évitent pour préférer des habitats à caractère humide. Les femelles juvéniles sélectionnent les sites avec une forte diversité en bois mort, alors que les femelles allaitantes les évitent. Enfin les juvéniles évitent tous les feuillus sauf le bouleau, alors que les adultes allaitants sélectionnent le charme.

Tableau 8 (page suivante) : Résultats de la K-select réalisée à partir des 28 variables descriptives des habitats, sur les individus de *M. nattereri*, à partir d'une représentation de l'espace disponible par polygone convexe minimum, d'abord avec une zone tampon dont la distance équivaut à h_{moy} (MCPb) puis avec une zone tampon plus large de 1 000 m (MCPb 1000). Seuls les résultats significatifs ($p < 0,05$) sont présentés ici pour chaque statut des individus, entre des femelles allaitantes (ALL) et des femelles non reproductrices juvéniles. Les résultats sont présentés en indiquant le nombre de relations individuelles positives et négatives pour chaque variable et chaque statut. Plus leur somme se rapproche du nombre d'individus présents dans une catégorie, plus la relation de cette catégorie est élevée avec la variable. Le nombre d'individus de chaque statut est présenté, ainsi que le nombre d'individus qui répondent de manière significative à l'analyse (marginalité individuelle $< 0,05$). La réponse d'un individu peut être diversement significative entre les deux modes de représentation de l'espace disponible. Pour une même variable, la réponse des individus d'une même catégorie peut être divergente, avec des réponses positives et négatives, indiquant une sélection incertaine pour cette variable. Figurent en gras les situations liant une variable à tous les individus (ou presque) de la catégorie, indiquant une réaction importante des individus de cette catégorie à cette variable.

Nb d'individus Surface d'analyse Nb d'individus avec sélection significative	ALL 9		Femelles juvéniles 7	
	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000
	2	4	4	6
<i>structure du peuplement</i>				
dmax	+1	+2 -1	+1	+1
hdom	+1	-2	+1	+1
vbh	+1	+1	+2 -2	+1
nt	+1	+1 -1	+1 -1	+3 -1
g	+2	+2 -1	-	+1 -1
tb	+1	+1	+1	+3
h'g	-	-	+1	+3
<i>structure de la végétation</i>				
etot	+1	+1 -1	+1	+1
can	+1	+2 -1	+1 -1	+3
h'str	+1 -1	-2	+1	-
<i>qualité de l'habitat</i>				
ha	-	+1	+1 -1	+2
hum	-	+1 -1	+1	+4 -1
pic	+1	+1 -1	-1	-2
fen	+1	+2 -1	-1	+3 -1
aut	+2	+1	+1 -1	+1
<i>bois mort</i>				
bmd	-	-	-	-
bmsg	-1	-	-1	-
bmsp	-	+1	+1	+3
h'bm	-2	-2	-	+2
<i>composition végétale</i>				
bou	-1	+2 -1	+1	+4
cha	+1	+1	-1	-1
che	+1 -1	+1 -3	-2	-4
het	-	-	-	-1
feu	-	-1	-1	-1
pin	+1 -1	+2 -2	+1 -1	+2 -2
res	-	-	-1	-
h'div	-	-2	-1	-
<i>intensité de l'exploitation</i>				
sou	-	-	-1	-2

3.4.3. Cas de *P. auritus*.

Le tableau 9 présente l'ensemble des résultats obtenus pour *P. auritus*. Certaines variables se dégagent clairement des autres pour expliquer la sélection positive d'un habitat forestier par cette espèce, quel que soit le statut de l'individu : le diamètre maximal, le nombre de types de bois, la diversité de la structure de la végétation (indice de Shannon sur les strates), et la présence d'habitats annexes et de charme. D'autres relations s'expriment, mais diversement selon le statut de l'individu. Chez les femelles reproductrices, les femelles gestantes sélectionnent des habitats où prédomine la canopée parmi toutes les strates de végétation, ces habitats pouvant être humides. En tenant compte de l'espace disponible à petite échelle (MCPb 1000), ce sont les habitats forestiers avec des trous de pic et des cavités autres qui sont sélectionnés, avec du bois mort debout et au sol, de petit diamètre. Localement (MCPb), les bouleaux et chênes sont sélectionnés alors que le hêtre, les autres feuillus et les autres résineux sont évités. La réponse des femelles au statut indéterminé reste peu importante, en partie à cause du faible échantillon observé (seulement deux individus). Ces individus répondent localement positivement aux variables de structure du peuplement, à la diversité des strates de végétation, à l'humidité, à la présence de trous de pics et à l'ensemble du bois mort. Si les relations avec les différents variables sont contrastées à petite échelle (MCPb 1000), elles apparaissent plus franches localement (MCPb) pour les femelles allaitantes. Elles sélectionnent des forêts où la hauteur dominante est plus élevée, avec une forte surface terrière pour des peuplements diversifiés en structure et présentant plusieurs types de bois, avec un encombrement végétal total important, une prédominance de fentes disponibles (même à l'échelle du MCPb 1000), diversifiés en composition végétale mais sans résineux (pins et autres). Les femelles adultes non reproductrices montrent très peu de résultats significatifs, surtout localement (MCPb), car peu d'individus présentaient une marginalité significative. Elles peuvent sélectionner des habitats humides avec des cavités autres, du bois mort debout et au sol de gros diamètre. Les résultats pour les femelles et les mâles juvéniles sont peu significatifs vu qu'ils ne concernent qu'un seul individu pour chacune des catégories. Néanmoins, ils montrent une forte similitude avec ceux des femelles allaitantes. Enfin, pour les mâles adultes, la sélection s'opère plus clairement sur le MCPb 1000 que sur le MCPb. A l'échelle de ce dernier, seuls le nombre de types de bois, la part représentée par la canopée, la diversité des strates de végétation et du bois mort ainsi que la présence de chêne expliquent la sélection des habitats. Néanmoins, à l'échelle locale du MCPb, le nombre d'individus avec une réponse claire se limite à quatre seulement sur les onze possibles, avec toutes les variables de structure du peuplement et de structure de la végétation, ainsi que la présence de chênes, du hêtre et d'une grande diversité végétale. Enfin, cette espèce répond peu à l'exploitation. Les individus composant les colonies de reproduction après la mise bas (les femelles allaitantes et juvéniles ainsi que les mâles) montrent néanmoins une relation négative à la présence de souches.

Tableau 9 (page suivante) : Résultats de la K-select réalisée à partir des 28 variables descriptives des habitats, sur les individus de *P. auritus*, à partir d'une représentation de l'espace disponible par polygone convexe minimum, d'abord avec une zone tampon dont la distance équivaut à h_{moy} (MCPb) puis avec une zone tampon plus large de 1 000 m (MCPb 1000). Seuls les résultats significatifs ($p < 0,05$) sont présentés ici pour chaque statut des individus, entre des femelles gestantes (GES), des femelles au statut reproducteur non déterminé (probablement gestantes : F I), des femelles allaitantes (ALL), des femelles non reproductrices adultes (NR) ou juvéniles, et des mâles non reproducteurs adultes ou juvéniles. Les résultats sont présentés en indiquant le nombre de relations individuelles positives et négatives pour chaque variable et chaque statut. Plus leur somme se rapproche du nombre d'individus présents dans une catégorie, plus la relation de cette catégorie est élevée avec la variable. Le nombre d'individus de chaque statut est présenté,

ainsi que le nombre d'individus qui répondent de manière significative à l'analyse (marginalité individuelle < 0,05). La réponse d'un individu peut être diversement significative entre les deux modes de représentation de l'espace disponible. Pour une même variable, la réponse des individus d'une même catégorie peut être divergente, avec des réponses positives et négatives, indiquant une sélection incertaine pour cette variable. Figurent en gras les situations liant une variable à tous les individus (ou presque) de la catégorie, indiquant une réaction importante des individus de cette catégorie à cette variable.

	GES		F I		ALL		NR		Femelle juvénile	Mâle adulte		Mâle juvénile
Nb d'individus	6		2		18		10		1	11		2
Surface d'analyse	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000	MCPb 1000	MCPb	MCPb 1000	MCPb 1000
Nb d'individus avec sélection significative	2	4	1	1	13	16	2	10	1	4	10	1
<i>structure du peuplement</i>												
dmax	+1 -1	+4	+1	+1	+8	+14	+1	+7	-	+3	+8	+1
hdom	+1	+2 -2	+1	+1	+11	+9 -6	+1	+5 -4	-	+4	+6 -4	+1
vbh	+1 -1	+3 -1	+1	+1	+6 -2	+4 -5	+1	+6 -4	-	+3	+5 -1	-
nt	-	+1 -1	+1	-1	+4 -2	+5 -7	+1	+2 -6	-1	+3	-6	-1
g	+1 -1	+3 -1	+1	+1	+8	+8 -6	+1	+4 -4	-	+2	+5 -2	+1
tb	-1	+4	+1	-1	+9	+11	+1	+4 -1	-	+3	+7	-
h'g	-1	+2 -2	+1	-1	+10	+4 -6	+1	+3 -2	-	+3	+4 -4	-
<i>structure de la végétation</i>												
etot	+1 -1	+2 -1	-	-1	+9	+11 -5	+1	+4 -5	+1	+4	+3 -3	+1
can	-	+3	-	-	+7 -2	+8 -3	+1	+6 -1	-1	+2	+4	-
h'str	+1	+4	+1	+1	+10	+14	+1	+8	-	+4	+9	+1
<i>qualité de l'habitat</i>												
ha	+1	+1	-	+1	+4 -1	+8	-	+4	+1	+3	+8	-
hum	+2	+3	+1	-	+3 -1	+2 -1	-	+2	-1	+1 -1	+2	-
pic	-1	+4	+1	+1	+7 -2	+7 -2	+1	+5 -2	-	+1 -1	+5 -1	-
fen	+1 -1	+3 -1	-	-	+6	+10 -2	+1	+3 -2	-	+1	+5 -2	+1
aut	-1	+4	-1	-	+4	+7 -1	+1	+8	-	+1 -1	+6 -1	-
<i>bois mort</i>												
bmd	-	+3	+1	-1	+2 -3	+4	+1	+3	-	-	+1 -1	-
bmsg	-	-	+1	-	+1 -1	+1	+2	+2	-	-	+2	-
bmsp	+1	+1	+1	-1	+3 -1	+4	+1	+3 -2	-	+1 -1	+2 -2	+1
h'bm	-1	+3	+1	+1	+6 -2	+8 -1	-	+3	+1	+2	+5	-
<i>composition végétale</i>												
bou	+1	-2	-	-1	+1	+2 -2	-	-3	-1	-	-3	-1
cha	+1	-	+1	+1	+7 -1	+11	-	+5	+1	+2	+6	+1
che	+1	-	-	+1	+4 -3	+5 -3	-	+4 -1	-	+1	+5	+1
het	-1	-4	-	-1	+6 -1	+3 -6	+1	+1 -4	+1	+2	+2 -4	-
feu	-1	-2	-	-1	+2	+2 -4	-	-3	+1	+1 -1	-3	-
pin	-	+1	-	+1	-5	+5 -6	-	+4 -2	-	-1	+3 -5	-1
res	-1	-	-	-	-1	-	-1	-	-	-	-	-
h'div	-	-2	-	-	+7	+5 -9	+2	-4	-	+3	+2 -1	+1
<i>intensité de l'exploitation</i>												
sou	-	+3 -1	-	+1	-	+2 -5	-	+2 -4	-	-2	+3 -1	-1

4. Discussion.

4.1. A propos de l'intensité de la sélection.

Nos résultats ont montré que chaque colonie de Chiroptères adoptait un comportement de sélection différent selon l'espèce. *M. bechsteinii* semble occuper les habitats disponibles sur des surfaces comprises entre les points de localisation (MCPb). Dawo *et al.* (2013) ont montré que cette espèce avait un comportement territorial individuel sur les terrains de chasse très marqués, avec une exclusion possible des congénères de la même colonie. Nos résultats confortent cette hypothèse. En sélectionnant les habitats favorables au sein de l'espace encerclé par les points extrêmes de localisation, les individus montrent une sélectivité très localisée, permettant à d'autres de s'installer en bordure de leur domaine vital. Ainsi, les femelles de cette espèce montrent une forte sélectivité à l'échelle élargie du MCPb 1000, les individus réalisant une sélection des secteurs les plus favorables, dans lesquels la sélection devient alors bien moins forte (à l'échelle du MCPb), car les habitats y sont alors plus favorables sur des territoires individuels restreints (au regard des surfaces de MCPb calculées). Alors que les autres espèces semblent moins territoriales (chapitre 6), nos résultats expriment pour *M. nattereri* et *P. auritus* plutôt une sélectivité des individus vers des habitats constituant le domaine vital (représenté ici par le MCPb) au sein d'un espace plus grand présentant une forte hétérogénéité dans la disponibilité en habitats (MCPb 1000). Les habitats environnants sont vraisemblablement délaissés. Enfin, si le résultat obtenu pour *M. bechsteinii* du site de Vernigeole n'est pas très représentatif (avec seulement un mâle solitaire), la colonie de Saloup pose question : en effet, la sélection ne s'opère pas comme pour les autres colonies. Si la tendance à une sélection très locale se confirme pour cette espèce, la nécessité pour les individus de cette colonie d'augmenter la surface à prospecter (avec de meilleurs résultats avec le MCPb 1000) implique probablement des contraintes très élevées pour accéder aux habitats qui lui sont indispensables. Ainsi, le comportement territorial ne serait alors plus la règle, remettant en cause le fonctionnement naturel pour cette espèce. Cette colonie exploite un secteur de forêt dont plusieurs parcelles ont fait l'objet de rajeunissements récents, impliquant une réduction drastique de la surface de vieux peuplements habituellement exploités par l'espèce. Par ailleurs, seulement deux des cinq femelles adultes suivies étaient reproductrices (contre 80% dans d'autres colonies suivies la même année dans cette forêt, résultats non présentés ici). Ces résultats tendent à montrer que les pressions environnementales sont élevées sur cette colonie, nécessitant de réduire le nombre d'individus reproducteurs (Kerth 2008) et de modifier le comportement territorial typique de l'espèce pour accéder à de plus grandes surfaces disponibles pour s'alimenter.

Si nos résultats indiquent que chaque espèce répond à certaines variables descriptives des habitats forestiers, impliquant une sélection propre à chaque espèce comme Patterson *et al.* (2003) le suggéraient, ils confirment aussi une forte influence du statut des individus pour expliquer la sélection d'habitats forestiers par chacune des trois espèces étudiées, comme cela avait déjà été montré pour *Plecotus macrobullaris* (Preatoni *et al.* 2011) et *Nyctalus noctula* (Mackie & Racey 2007). Les femelles gestantes de *M. bechsteinii* semblent les plus strictes vis-à-vis des habitats disponibles, la sélection étant la plus importante. Ensuite, ce sont les femelles juvéniles puis les femelles allaitantes qui profitent des habitats les plus favorables. Viennent bien plus loin les femelles adultes non reproductrices. Ce résultat plaide pour l'hypothèse que les besoins corporels sont élevés chez les femelles gestantes, ou que les effectifs de l'espèce étant plus faibles avant les

naissances, les femelles reproductrices s'accaparent les habitats les plus favorables. Pourtant, Becker *et al.* (2012) ont montré que l'allaitement des juvéniles était la phase la plus coûteuse de toute la reproduction chez tous les Chiroptères, dont cette espèce. Une fois les jeunes nés et volants, les individus de la colonie semblent favoriser d'abord les femelles juvéniles, avant les individus reproducteurs, puis les adultes non reproducteurs. Les colonies de *M. bechsteinii* concentrent en effet tous les efforts sur la reproduction, favorisant les femelles reproductrices et leur jeune (Kerth 2008). Ainsi, même si les femelles allaitantes nécessitent plus de ressources que toute autre catégorie d'individus, il apparaît que la colonie mise d'abord sur les juvéniles. La différence entre femelles allaitantes et juvéniles est au contraire faible chez *M. nattereri*. Enfin, si le schéma décrit par Kerth (2008) s'applique bien aux femelles adultes non reproductrices de *P. auritus*, dont la sélection d'habitat est faible, elle est plus forte chez les femelles reproductrices (gestantes puis allaitantes) que chez les juvéniles. Cette sélectivité semble bien répondre aux besoins en énergie des femelles, qui sont les plus forts en fin de gestation et en fin d'allaitement (Speakman & Racey 1986; McLean & Speakman 1997, 1999, 2000). Enfin, nos résultats détaillés montrent que certains individus (chez les trois espèces et pour différents statuts) ne montrent pas de sélection significative, quelle que soit l'échelle de description. Cela implique que les individus peuvent être indifférents à la disponibilité des habitats présents, tant qu'il s'agit de forêt, ou que nous n'avons pas su mettre en évidence de variables appropriées pour décrire la sélection qu'ils opèrent.

4.2. Facteurs de sélection des habitats pour les trois espèces étudiées.

Les trois espèces réagissent positivement à certaines variables de structure des peuplements comme le diamètre maximal, le nombre de tiges et la diversité de la structure du peuplement, et aux variables de structure de la végétation comme l'encombrement total et la part occupée par la canopée. Pour ces trois espèces dites glaneuses selon la typologie proposée par Müller *et al.* (2012), il apparaît clairement que les variables traduisant un lien fort avec l'encombrement par la végétation jouent un rôle explicatif de la sélection des habitats de chasse. Si le nombre de tiges traduit notamment une plus forte proportion de feuillage que dans les peuplements forestiers clairsemés, la variable directe qu'est l'encombrement total laisse moins de doute sur cette relation, comme Müller *et al.* (2012) l'avaient montré pour l'ensemble des Chiroptères glaneurs. La canopée constitue une structure complexe en forêt, riche en feuillage et présentant des dépressions, des protubérances et autres écotones favorables au développement de conditions thermiques et hygrométriques sources d'une forte production entomologique (Dajoz 1998; Otto 1998). Rieger & Nagel (2007), Müller *et al.* (2012) puis Plank *et al.* (2012) ont montré que l'activité des Chiroptères y était en effet élevée, avec des espèces dites de lisière et des espèces glaneuses. L'importance de la canopée pour ces espèces traduit un résultat qui avait déjà été mis en évidence par Plank *et al.* (2012) à l'aide de la détection ultrasonore pour certaines espèces dont *M. bechsteinii*, alors considéré comme spécialiste de la canopée. Notre résultat apparaît par contre novateur pour les deux autres espèces. Néanmoins quelques individus de chacune des espèces évitent les canopées. Enfin, le diamètre maximal, différent de l'âge du peuplement forestier (mais qui en dépend toutefois), traduit généralement des peuplements sur-matures parfois avec un sous-étage important¹⁴, qui présentent plus de micro-habitats favorables à une plus forte diversité en Coléoptères (Larrieu & Cabanettes 2012; Lassauce *et al.* 2012). Le même type de relations est

¹⁴ Il correspond très rarement à des gros arbres isolés au sein de jeunes peuplements dans notre étude.

souçonné avec d'autres insectes forestiers (Ulyshen 2011; Southwood *et al.* 1982). Ainsi, ces différents éléments descriptifs des peuplements forestiers, de leur encombrement et de leur structure, influencent positivement les trois espèces étudiées. Pour ces trois espèces, la diversité de la structure du peuplement forestier (calculée à partir d'un indice de Shannon) explique aussi la sélection par les femelles juvéniles des trois espèces, alors que les autres individus de ces espèces en sont peu dépendants. D'autres critères interviennent pour distinguer la sélection d'habitat, mais cette fois à l'échelle intra-spécifique voire individuelle. Toujours pour les variables de structure du peuplement forestier, *M. bechsteinii* sélectionne des peuplements hauts, à forte surface terrière et avec un volume important de bois grume et houppier. *M. nattereri* se limite à une forte surface terrière, alors que cette dernière variable et le nombre de types de bois explique la sélection des habitats de chasse pour les femelles reproductrices (gestantes et allaitantes) de *P. auritus*. Ces trois variables sont corrélées à un vieillissement (avec grossissement des arbres) du peuplement forestier. Ce résultat rejoint celui d'Archaux *et al.* (2013) qui avaient montré une relation forte entre le groupe des *Myotis* (et *Plecotus*) et les peuplements matures. Enfin, si certains auteurs ont montré une influence négative possible des exploitations forestières sur l'activité de chasse des Chiroptères, pouvant abaisser la survie ou la fécondité des individus (Guldin *et al.* 2007; Camprodon *et al.* 2009; Pauli *et al.* 2015), nous n'avons pas détecté globalement d'effet des exploitations sur les trois espèces étudiées. Néanmoins, les résultats obtenus sur la colonie de Saloup pour *M. bechsteinii* montrent une certaine sensibilité de l'espèce au rajeunissement des peuplements à l'échelle du domaine vital de la colonie. Ce résultat suggère donc que les effets d'une exploitation forestière sont peu visibles localement (à l'échelle d'une petite surface d'utilisation des habitats forestiers par un seul individu) et au cours de la vie d'un peuplement forestier adulte, mais qu'ils peuvent avoir un impact difficile à compenser par le gestionnaire forestier si ce dernier rajeunit la forêt sur de grandes surfaces (au moins en proportions importantes sur le domaine vital de la colonie), comme le suggéraient Pauli *et al.* (2015).

Nous avons montré une forte différence entre les espèces dans la composition des peuplements forestiers sélectionnés. Chez *M. bechsteinii*, les chênes sont très largement sélectionnés, suivis par le hêtre et le charme, alors que l'espèce semble indifférente aux autres essences, voire qu'elle les évite (comme c'est le cas des pins, voire des bouleaux et des autres résineux). Si cette espèce peut utiliser des peuplements résineux comme dans les forêts méditerranéennes en Espagne (Arrizabalaga-Escudero *et al.* 2014), nous confirmons qu'elle est néanmoins dépendante des feuillus, en particulier des chênes et du hêtre, comme l'ont montré Meschede & Heller (2003b), Barataud *et al.* (2010) et Dietz & Pir (2009). De plus, si certains individus sont allés chasser dans les pins (cas de femelles gestantes et de juvéniles), c'était toujours de manière occasionnelle sans délaisser les peuplements feuillus. De plus, les peuplements de pins utilisés avaient aussi quelques feuillus en mélange comme pour Arrizabalaga-Escudero *et al.* (2014) ou étaient fortement stratifiés comme pour Albrecht (2002). Chez *M. nattereri*, si les femelles allaitantes semblent indifférentes à l'essence, les juvéniles sélectionnent principalement les bouleaux, alors qu'ils sont indifférents aux pins. Il s'avère que les individus suivis chassaient principalement dans des peuplements dominés par les bouleaux, accompagnés de pins parfois en majorité, ou par d'autres essences dont les chênes. Ce résultat correspond aux observations réalisées par d'autres auteurs (Meschede & Heller 2003b; Kanuch 2005; Siemers *et al.* 1999) qui montraient une grande plasticité de l'espèce dans la sélection de ses habitats de chasse. Enfin, le charme est l'essence préférée de *P. auritus*, suivie des chênes et du hêtre (sauf au printemps, avec un évitement en phase de gestation). L'espèce semble indifférente aux autres essences, voire évite les bouleaux et

les résineux. S'il peut chasser dans tout type de peuplement forestier, même dominé par des résineux (Meschede & Heller 2003; Murphy *et al.* 2012), il semblerait éviter les peuplements de pins (Entwistle *et al.* 1996). Nous confirmons cette contre-sélection. Il nous apparaît même que cette espèce est exigeante quant à l'habitat forestier qu'elle sélectionne lorsqu'un large panel d'habitats est disponible, avec une large préférence pour les feuillus post-pionniers, voire les dryades.

Chez les femelles allaitantes de *M. bechsteinii*, les terrains de chasse comportent une proportion importante de trous de pic, type de cavité particulièrement apprécié par l'espèce pour gîter à toutes les saisons (chapitre 2), sinon de fentes, alors que le lien avec les deux autres types de cavité est moins clair. Dans les colonies, les adultes reproducteurs ont la mémoire des lieux (Kerth & Van Schaik 2012), ils pourraient donc mieux connaître les cavités disponibles pouvant servir d'abris lors des nuits pluvieuses. Nous avons en effet observé deux individus (un adulte et un juvénile) s'abriter dans un trou de pic présent sur leur terrain de chasse en fin de nuit, alors que la pluie les avait surpris à plus d'un kilomètre de la zone de gîtes (inédit). Cette observation confirmerait l'hypothèse selon laquelle l'espèce sélectionne des habitats de chasse pouvant proposer des abris intermédiaires (des trous de pic et des fentes). *M. nattereri* ne répond pas au même schéma, les cavités n'étant pas des facteurs explicatifs de la sélection des terrains de chasse (hormis peut-être les cavités dégradées comme les caries et les écorces décollées), alors que cette variable est explicative pour les femelles de *P. auritus* après la mise bas. En complément, le bois mort debout (et dans une moindre mesure le bois mort au sol de gros diamètre) intervient positivement pour *M. bechsteinii* et *P. auritus*, mais pas pour *M. nattereri* (voire il est évité). Le régime alimentaire de ces espèces est essentiellement composé d'insectes dépendant surtout du feuillage des arbres, comme les Lépidoptères, les Diptères, les Dermaptères et les Névroptères, même si quelques Coléoptères sont occasionnellement consommés par *M. bechsteinii* (Shiel *et al.* 1991; Taake 1993; Wolz 1993; Swift 1998; Dondini & Vergari 1999). Le bois mort comme variable explicative de la sélection d'habitats de chasse par les deux espèces apparaît donc étonnante. Cette relation pourrait en fait être indirecte et dépendre plutôt de la relation qui existe entre les pics qui forent leurs loges et la nécessité de trouver du bois mort immédiatement à côté de ces loges (Kosiński & Winiecki 2004; Pasinelli 2007; Smith 2007). Ainsi, il est probable que la présence du bois mort n'est pas un critère prépondérant pour fournir des proies mais plutôt un élément indirect indicateur de la présence de trous de pics. Néanmoins, *M. bechsteinii* peut occasionnellement utiliser préférentiellement des habitats issus de tempêtes (Kanuch *et al.* 2008; Dietz & Pir 2009; Barataud *et al.* 2010), concentrant beaucoup de bois mort au sol et une végétation floricole favorisant certains insectes comme les Eudémères. Les larves de ces Coléoptères se développent sur les petits bois, puis les imagos s'alimentent sur des fleurs à proximité immédiate de leur lieu d'émergence. Occasionnellement, *M. bechsteinii* pourrait se nourrir de ces insectes (Barataud *et al.* 2010), sinon d'autres proies issues du bois mort (Taake 1993). Si *M. bechsteinii* n'est pas une espèce spécialiste du bois mort et qu'il dépend de l'encombrement par le feuillage, il sait néanmoins profiter d'une nouvelle ressource alimentaire ponctuellement proposée par le bois mort quand elle se propose.

Enfin, l'ensemble de nos résultats montre une sélection d'habitat de chasse assez proche entre *M. bechsteinii* et *P. auritus*, tant dans la structure du peuplement forestier et de la végétation que dans sa composition. Ces deux espèces ont des régimes alimentaires très différents, la première étant opportuniste (Taake 1993; Wolz 1993; Dondini & Vergari 1999), la seconde étant spécialisée dans la prédation des Lépidoptères (Beck 1995; Swift 1998). Les variables

explicatives de la sélection des habitats par *M. nattereri* sont par contre très différentes de ces deux espèces, voire en opposition. Ce résultat nous interpelle, dans la mesure où le régime alimentaire de *M. nattereri* est très proche de celui de *M. bechsteinii* (Shiel *et al.* 1991). Siemers & Swift (2006) ont montré que cette similitude de régime alimentaire pouvant entraîner une concurrence entre ces deux espèces compensée par une technique de chasse très différente, *M. bechsteinii* étant capable de chasser ses proies sur les feuilles des arbres en écoute passive et vol stationnaire, alors que *M. nattereri* chasse classiquement en vol mobile en émettant des ultrasons. Cependant, nos résultats montrent une possible compétition entre les deux espèces, par un phénomène de ségrégation de niche (les habitats fonctionnels étant donc très différents). Dans notre étude, la colonie de *M. nattereri* était voisine d'une colonie de *M. bechsteinii*. Sur ce site d'étude, cette dernière espèce sélectionnait des habitats feuillus dominés par les chênes bien plus productifs en proies (Southwood *et al.* 1982; Dajoz 1998) que les peuplements de bouleaux et de pins utilisés par *M. nattereri*. Pourtant, *M. nattereri* évite autant que possible les plantations résineuses selon Smith & Racey (2008). Si les habitats ici sélectionnés sont typiques de l'espèce pour *M. bechsteinii* (Meschede & Heller 2003; Kanuch *et al.* 2008; Dietz & Pir 2009; Barataud *et al.* 2010), *M. nattereri* sélectionne plutôt des vieux peuplements feuillus, voire des ripisylves, bien plus riches en proies potentielles (Meschede & Heller 2003; Kanuch *et al.* 2008; Smith & Racey 2008). L'hypothèse d'une compétition entre les deux espèces est renforcée par les résultats que nous avons présentés sur la sélection des gîtes (chapitre 1). Ainsi, nous émettons l'hypothèse que les deux espèces sont concurrentes, au bénéfice de *M. bechsteinii* dont l'intensité de sélection apparaît plus élevée (en significativité, en magnitude de l'analyse pour chaque individu, et en nombre de variables explicatives) dans le contexte des forêts étudiées.

5. Conclusion – Recommandations de gestion

Nos résultats montrent une forte sélectivité des trois espèces pour les peuplements forestiers présentant des gros arbres, avec de nombreuses tiges et présentant une forte structuration du peuplement. La végétation y joue un rôle majeur, ce qui paraît logique dans la mesure où les espèces étudiées sont dites glaneuses d'après Müller *et al.* (2012). La canopée montre notamment un intérêt majeur pour les trois espèces, comme Müller *et al.* (2012) et Plank *et al.* (2012) l'avaient montré. Contrairement à notre hypothèse de départ, le bois mort ne joue qu'un rôle minoritaire pour expliquer la sélection d'habitat par ces espèces. Ces résultats plaident pour une gestion forestière favorisant le maintien d'arbres de gros diamètres structurant les peuplements forestiers et de peuplements forestiers fortement stratifiés et diversifiés en essences pour augmenter le volume de feuillage favorable au développement des proies des espèces de Chiroptères glaneurs. Un traitement irrégulier apparaît particulièrement propice, sinon un traitement régulier laissant la place à la diversité des essences et maintenant un sous-bois si possible important. Enfin, le résultat portant sur la colonie de *M. bechsteinii* sur le site de Saloup indique qu'il convient de raisonner la sélection des habitats de chasse à l'échelle du domaine vital des colonies, dans la mesure où nous avons mis en évidence des comportements sélectifs particulièrement élevés sur un milieu contraint, les habitats favorables (vieux peuplements forestiers de chênes) se trouvant réduits à un seul peuplement de 25ha, insuffisant pour proposer des habitats favorables à tous les individus de la colonie. Ainsi, comme Guldin *et al.* (2007) le signalaient, la gestion forestière peut avoir un impact sur les chauves-souris, notamment sur leur comportement alimentaire. Néanmoins, dans le cas de la gestion des forêts françaises, seules les exploitations rajeunissant de grandes surfaces de forêt ont un impact négatif sur les chauves-souris. Les trois espèces que nous avons étudiées

ont en effet montré très peu de réaction aux traces récentes d'exploitation forestière au cœur des parcelles de vieux peuplements forestiers. Ainsi, seule la phase de mise en régénération présente un risque pour ces espèces, par l'abaissement préalable de la stratification par la végétation (lors du relevé de couvert) puis par la suppression des stades arborés. Nos résultats plaident pour des stratégies de gestion forestière adaptées à chaque espèce et à chaque site, l'environnement paysager et forestier de chaque colonie pouvant conditionner sa réaction à la gestion mise en œuvre.

6. Bibliographie.

- Albrecht K.H. *et al.* 2002. Telemetrische Untersuchungen zum Nahrungshabitatanspruch der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) in Nadelwäldern bei Amberg in der Oberpfalz [Foraging-habitat requirements of Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*) - Insights from radio telemetry studies in coniferous forests in eastern Bavaria, Germany]. *Schriftenreihe fuer Landschaftspflege und Naturschutz* 71: 109–130.
- Amelon S.K., Dalton D.C., Millspaugh J.J., Wolf S.A. 2009. Radiotelemetry - Techniques and analysis. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats (second edition)*, edited by Kunz T.H. & Parsons S., Second edition, 57–77. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Anderson M.E., Racey P.A. 1993. Discrimination between fluttering and non-fluttering moths by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* 46 (6): 1151–1155.
- Archaux F., Tillon L., Fauvel B., Martin H. 2013. Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: Importance of mature and regeneration stands. *Le Rhinolophe* 19: 47–58.
- Arrizabalaga-Escudero A., Napal M., Aihartza J., Garin I., Alberdi A., Salsamendi E. 2014. Can pinewoods provide habitat for a deciduous forest specialist? A two-scale approach to the habitat selection of Bechstein's bat. *Mammalian Biology* 79 (2): 117–122.
- Ashrafi S., Rutishauser M., Ecker K., Obrist M.K., Arlettaz R., Bontadina F. 2013. Habitat selection of three cryptic *Plecotus* bat species in the european Alps reveals contrasting implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 22: 2751–2766.
- Barataud M. 2012. *Ecologie acoustique des Chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse*. Biotopé, Mèze & Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Barataud M., Grandmange F., Duranel A., Lugon A. 2010. Etude d'une colonie de mise bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 - Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier. *Le Rhinolophe* 18: 83–112.
- Beck A. 1995. Fecal analyses of european bat species. *Myotis* 32-33: 109–119.
- Becker N.I., Encarnação J.A., Kalko E.K.V., Tschapka M. 2012. The effects of reproductive state on digestive efficiency in three sympatric bat species of the same guild. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 162: 386–390.
- Brigham M.R. 2007. Bats in forests: what we know and what we need to learn. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., 1–15. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Bruciamacchie M.C. 2005. *Protocole de suivi d'espaces naturels protégés*. Nancy: MEDD.
- Calenge C. 2006. The package 'Adehabitat' for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197: 516–519.

- . 2012. Package ‘AdehabitatHR.’ In *Home range estimation, a collection of tools for the estimation of animals home range*. CRAN.
- Calenge C., Dufour A.B., Maillard D. 2005. K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling* 186: 143–153.
- Camprodon J., Guixé D., Flaquer C. 2009. Efecto de la gestion forestal sobre los quiropteros en hayedos de Cataluna. *Galemys* 21: 195–215.
- Dajoz R. 1998. *Les insectes et la forêt*. Paris: Lavoisier Tec & Doc.
- Dawo B., Kalko E.K.V., Dietz M. 2013. Spatial organization reflects the social organization in Bechstein’s bats. *Annales of Zoological Fennici* 50: 356–370.
- Dietz M., Pir J.B. 2009. Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg: implications for forest management and conservation. *Folia Zoologica* 58 (3): 327–340.
- Dondini G., Vergari S. 1999. First data on the diets of *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817) and *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) in the Tuscan-Emilian Appennines (north-central Italy). In *Ani 1° Convegno Italiano Sui Chiroteri*, 191–195.
- Drescher C., Niederfriniger O. 2003. Landscape use by the great mouse eared bats (*Myotis myotis*) in south Tirol: telemetry. *Landschaftsnutzung der grossen Mausohren (Myotis myotis Borkh., 1797) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Suedtirol: Teil 1: Telemetrie - Methodenentwicklung und Evaluation*. *Gredleriana* 3: 231–242.
- Eklof J., Jones G. 2003. Use of vision in prey detection by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* 66 (5): 949–953.
- Entwistle A.C., Racey P.A., Speakman J.R. 1996. Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 351: 921–931.
- Gaillard J.-M., Hebblewhite M., Loison A., Fuller M., Powell R., Basille M., Van Moorter B. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2255–2265.
- Greenaway F., Hill D. 2005. Woodland management advice for Bechstein’s bat and barbastelle bat. Peterborough.
- Guldin J.M., Emmingham W.H., Carter S.A., Saugey D.A. 2007. Silvicultural practices and management of habitat for bats. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., 177–205. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Güttinger R., Burkhard W. D. 2013. Der Bechsteinfledermäuse Würden mehr eichen Pflanzen. Jagdverhalten und Jagdhabitats von *Myotis bechsteinii* in einer Stark Fragmentierten Kulturlandschaft. In Dietz M.: *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii*, Frankfurt: Zarbock GmbH & Co, 105–129.
- Harris S., Cresswell W.J., Forde P.G., Trehwella W.J., Woollard T., Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of Mammals. *Mammal Review* 20 (2/3): 97–123.
- Hayes J.P., Loeb S.C. 2007. The influences of forest management on bats in north America. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., pp. 207–235. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Hayes J.P., Ober H.K., Sherwin R.E. 2009. Survey and monitoring of bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats (second edition)*, edited by Kunz T.H. and Parsons S., Second edition, 112–129. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Hayne D.W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30: 1–18.
- Horáček I., Dulic B. 2004. *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758–Braunes Langohr. *Handbuch der Säugetiere Europas* 4: 953–999.

- Kanuch P. 2005. Roosting and population ecology of three syntopic tree-dwelling bat species (*Myotis nattereri*, *M. daubentonii* and *Nyctalus noctula*). *Biologia* 60 (5): 579–587.
- Kanuch P., Danko S., Celuch M., Kristin A., Pjencak P., Matis S., Smidt J. 2008. Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (central Europe). *Mammalian Biology* 73: 147–155.
- Kerth G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *Bioscience* 58 (8): 737–746.
- Kerth G., Van Schaik J. 2012. Causes and consequences of living in closed societies: lessons from a long-term socio-genetic study on Bechstein's bats. *Molecular Ecology* 21: 633–646.
- Kosiński Z., Winiecki A. 2004. Nest-site selection and niche partitioning among the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* and middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in riverine forest of central Europe. *Ornis Fennica* 81: 145–156.
- Kunz T.H., Fenton M.B. 2003. *Bat ecology*. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Lacki M.J., Amelon S.K., Baker M.D. 2007. Foraging ecology of bats in forests. In *Bats in forests - Conservation and management*, edited by Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A., 83–127. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A. 2007. *Bats in forests - Conservation and management*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Larrieu L., Cabanettes A. 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech–fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 42: 1433–1445.
- Lassaue A., Anselme P., Lieutier F., Bouget C. 2012. Coppice-with-standards with an overmature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: a case study in french deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 266: 273–285.
- Lučan R.K., Radil J. 2010. Variability of foraging and roosting activities in adult females of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in different seasons. *Biologia* 65 (6): 1072–1080.
- Mackie I.J., Racey P.A. 2007. Habitat use varies with reproductive state in noctule bats (*Nyctalus noctula*): implications for conservation. *Biological Conservation* 140 (1-2): 70–77.
- Marshall P.L., Davis G., LeMay V.M. 2000. Using line intersect sampling for coarse woody debris - Technical report. Forest Research. Nanaimo, Canada: Vancouver Forest Region - Forest Service.
- McLean J.A., Speakman J.R. 1997. Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat. *Animal Behaviour* 54: 1193–1204.
- . 1999. Energy budgets of lactating and non-reproductive brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) suggest females use compensation in lactation. *Functional Ecology* 13 (3): 360–372.
- McLean J. A., Speakman J. R. 2000. Morphological changes during postnatal growth and reproduction in the brown long-eared bat *Plecotus auritus*: implications for wing loading and predicted flight performance. *Journal of Natural History* 34 (5): 773–791.
- Mehr M., Brandl R., Kneib T., Müller J. 2012. The effect of bark beetle infestation and salvage logging on bat activity in a National Park. *Biodiversity and Conservation* 21 (11): 2775–2786.
- Meschede A., Heller K.-G. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16: 1–248.
- Mitchell M.S., Powell R.A. 2004. A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecological Modelling* 177: 209–232.
- . 2012. Foraging optimally for home ranges. *Journal of Mammalogy* 93 (4): 917–928.

- Mohr C.O. 1947. Table of equivalent populations of north American Mammals. *American Midland Naturalist* 37: 223–247.
- Müller J., Mehr M., Bässler C., Fenton M.B., Hothorn T., Pretzsch H., Klemmt H.-J., Brandl R. 2012. Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169: 673–684.
- Murphy S.E., Greenaway F., Hill D.A. 2012. Patterns of habitat use by female brown long-eared bats presage negative impacts of woodland conservation management. *Journal of Zoology* 288 (3): 177–183.
- Nams V.O. 2000. Locate III – Radiotelemetry triangulation program. Tatamagouche, NS, Canada: Pacer Computing.
- Napal M., Garin I., Goiti U., Salsamendi E., Aihartza J. 2010. Habitat selection by *Myotis bechsteinii* in the southwestern Iberian Peninsula. *Annales Zoologici Fennici* 47 (4): 239–250.
- Otto H.-J. 1998. *Ecologie forestière*. Institut pour le Développement Forestier.
- Pasinelli G. 2007. Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* & *D. major*: Implications for forest management and conservation. *Biodiversity and Conservation* 16 (4): 1283–1298.
- Patterson B.D., Willig M.R., Stevens R.D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In *Bat ecology*, edited by Kunz T.H., Fenton M.B., 536–579. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Pauli B. P., Zollner P. A., Haulton G. S., Shao G., Shao G. 2015. The simulated effects of timber harvest on suitable habitat for Indiana and northern long-eared bats. *Ecosphere* 6 (4): art58. doi:10.1890/ES14-00336.1.
- Plank M., Fiedler K., Reiter G. 2012. Use of forest strata by bats in temperate forests. *Journal of Zoology* 286: 154–162.
- Preatoni D.G., Spada M., Wauters L.A., Tosi G., Martinoli A. 2011. Habitat use in the female alpine long-eared bat (*Plecotus macrobullaris*): Does breeding make the difference? *Acta Chiropterologica* 13 (2): 355–364.
- Rieger I., Nagel P. 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*, edited by Unterseher M., Morawetz W., Klotz S., Arndt E., The Leipzig Canopy Crane Project, 141–149. Leipzig (Germany): Universität Leipzig.
- Rutishauser M., Bontadina F., Braunisch V., Ashrafi S., Arlettaz R. 2012. The challenge posed by newly discovered cryptic species: disentangling the environmental niches of long-eared bats. *Diversity and Distributions*, 1–13.
- Shiel C.B., McAney C.M., Fairley J.S. 1991. Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the west of Ireland. *Journal of Zoology* 223: 299–305.
- Siemers B.M., Kaibe I., Schnitzler H.-U. 1999. The use of day roosts and foraging grounds by Natterer's bats (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) from a colony in southern Germany. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64: 241–245.
- Siemers B.M., Swift S.M. 2006. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioural and Ecological Sociobiology* 59: 373–380.
- Smith K.W. 2007. The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. *Ibis* 149: 183–192.

- Smith P.G., Racey P.A. 2008. Natterer's bats prefer foraging in broad-leaved woodlands and river corridors. *Journal of Zoology* 275: 314–322.
- Southwood T.R.E., Moran V.C., Kennedy C.E.J. 1982. The richness, abundance and biomass of arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology* 51 (2): 635–649.
- Speakman J.R., Racey P.A. 1986. The influence of body condition on sexual development of male brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) in the wild. *Journal of Zoology* 210: 515–525.
- Steinhauser D. 2002. Investigations on the ecology of the barbastelle, *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), and the Bechstein's bat, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) in southern Brandenburg, Germany. *Untersuchungen zur Oekologie der Mopsfledermaus, Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), und der Bechsteinfledermaus, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) im Sueden des Landes Brandenburg. *Schriftenreihe fuer Landschaftspflege und Naturschutz* 71: 81–98.
- Swift S.M. 1998. Long-eared bats. T & AD Poyser Ltd. London: Poyser Natural History.
- Taake K.H. 1993. Strategien der Ressourcennutzung an Waldgewässern Jagender Fledermäuse (Chiroptera : Vespertilionidae). *Myotis* 30: 7–74.
- Tillon L. 2001. Impact de la tempête du 26 décembre 1999 sur la forêt domaniale de Rambouillet. Exemple des Chiroptères. *Revue Forestière Française* 53: 83–90.
- Ulyshen M.D. 2011. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management* 261: 1479–1489.
- Wolz I. 1993. Das Beutespektrum der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818), Ermittelt aus Kotanalysen. *Myotis* 31: 27–68.

Chapitre 6 :

**Comment définir le domaine vital pour des
Chiroptères en forêt tempérée de plaine ?**

Comment définir le domaine vital pour des Chiroptères en forêt tempérée de plaine ?

Résumé.

Le domaine vital d'un animal est difficile à caractériser et nécessite une grande prudence pour être interprété en raison i) de l'influence de la méthode utilisée pour collecter les données de localisation, ii) des biais d'autocorrélation temporelle et spatiale, iii) de la méthode d'analyse des données et iv) du comportement des individus de l'espèce étudiée. A ce titre, les Chiroptères forestiers présentent des particularités comportementales et morphologiques qui complexifient les possibilités d'étudier leur utilisation de l'espace. Nous nous sommes intéressés à quatre espèces qui exploitent la forêt, dont trois sont glaneuses forestières (*Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus*) et une autre est connue pour chasser en lisière (*Pipistrellus pipistrellus*). Nous avons comparé les domaines vitaux de plusieurs individus de ces espèces (respectivement 44, 17, 63 et 8 individus) en utilisant différentes méthodes de représentation du domaine vital, entre des méthodes paramétriques et probabilistes. Nos résultats montrent un effet important des phénomènes d'autocorrélation temporelle et spatiale sur la façon de représenter et de calculer la taille d'un domaine vital de chauve-souris. Nous concluons que les méthodes probabilistes (le Kernel en particulier) sont les plus appropriées pour intégrer le comportement des animaux lors d'analyses de domaines vitaux et pour tenir compte des erreurs possibles d'identification précise des localisations de l'animal, notamment sur les frontières. Toutefois, l'utilisation du Kernel nécessite l'application d'une procédure que nous proposons dans ce chapitre afin de standardiser les mesures de domaines vitaux pour des Chiroptères forestiers. Enfin, nous confirmons par ces méthodes le caractère territorial de *M. bechsteinii*, alors que *M. nattereri* et *P. auritus* ne présentent pas de comportement territorial marqué.

Mots clé : Chiroptera – forêt tempérée – domaine vital – Kernel – *Myotis bechsteinii* – *Myotis nattereri* – *Plecotus auritus* - *Pipistrellus pipistrellus* – comportement – télémétrie – procédure méthodologique.

1. Introduction.

Rassembler les connaissances sur la façon dont les individus sont organisés spatialement est une tâche fondamentale de la biologie de la population et de l'écologie (Gurarie *et al.* 2009; Giuggioli & Bartumeus 2010). Définir des méthodes standards pour caractériser la façon dont les animaux utilisent l'espace est une condition nécessaire pour étudier les relations entre des individus ou des espèces et leurs habitats (sélection d'habitat et performance des individus en lien avec leurs habitats) (Gaillard *et al.* 2010). Le suivi des Chiroptères en forêt la nuit se révèle délicat, voire relève du défi. Récemment, les Chiroptères ont été particulièrement suivis par télémétrie pour étudier leurs déplacements, l'utilisation de leurs gîtes, et avant tout la sélection de leur habitat. Plusieurs auteurs s'inquiétaient de la montée en puissance de cette technique pour étudier le comportement et l'écologie de ces espèces en forêt, sans cadrage méthodologique sur l'exploitation des données (Brigham 2007; Lacki *et al.* 2007). De fait, si bon nombre des questions relatives à ces animaux en phase d'activité (sélection d'habitat, activité de chasse, comportement

alimentaire) nécessite l'utilisation de la télémétrie puis de définir la zone précise d'évolution des individus suivis, il n'existe pas actuellement de cadre méthodologique en dehors de la façon de gérer un programme de télémétrie (Amelon *et al.* 2009). Par ailleurs, hormis la liste des méthodes existantes pour représenter le domaine vital d'un animal (Amelon *et al.* 2009) (réalisée sans test), le définir pour un Chiroptère (sa représentation et le calcul de sa surface) reste encore trop peu documenté et flou. Nous avons donc souhaité apporter un nouveau regard sur les méthodes à utiliser (du terrain à l'analyse) pour définir le domaine vital d'un Chiroptère en forêt pour les études de sélection d'habitat.

Le domaine vital a été défini par Burt (1943) comme l'aire traversée par un animal pour ses activités d'alimentation, de repos, de reproduction, de mise bas et d'élevage des jeunes, en excluant les sites visités occasionnellement. Cette première définition a fait l'objet de nombreuses discussions (Fieberg & Börger 2012). Il a notamment été ajoutée la notion d'aire traversée régulièrement par un animal pendant une période de temps donnée, et encadrée par une frontière dépendante de la proportion des occurrences de présence (Kenward 2001). Ce domaine vital présente des centres principaux d'activité correspondant à des surfaces particulièrement utilisées (Hayne 1949). Certains auteurs considèrent que la fidélité temporelle à un site par un individu est un bon marqueur du domaine vital d'un animal (Powell 2000; Spencer *et al.* 1990; Swihart & Slade 1985a, b), même si celui-ci opère occasionnellement des sorties vers des points de prospection pour évaluer les potentialités des habitats voisins ou exploiter une ressource ponctuellement abondante (Spencer 2012). Cette définition a été fortement augmentée par l'intégration d'approches cognitives à la notion de domaine vital. Il est en effet admis aujourd'hui que pour des animaux sédentaires (ou non nomades), le domaine vital (DV) d'un individu est conditionné par le comportement propre à l'espèce, et que pour certaines d'entre elles, les individus sont capables de dessiner une carte cognitive de l'espace dans lequel ils évoluent, et d'y connaître les sites présentant les ressources vitales à l'espèce ainsi que les chemins permettant d'y accéder (Börger *et al.* 2008; Powell & Mitchell 2012; Spencer 2012). La sélection d'un DV par un animal répond à deux exigences principales pouvant s'opposer : maximiser l'accès à la ressource et/ou minimiser la surface à prospecter (Mitchell & Powell 2012). Ainsi, celui qui a appris à utiliser un espace pour en exploiter toutes les ressources disponibles (donc un DV) économise l'énergie nécessaire à la recherche permanente de nouveaux sites (McNab 1963; Minta 1992; Norbury *et al.* 1998; Marzluff *et al.* 2004; Moorcroft 2012). Il évite alors des risques de compétition ou de prédation plus élevés en territoire inconnu, améliorant ainsi sa valeur adaptative (les bénéfices de l'utilisation d'un DV dont les ressources sont bien connues de l'animal sont plus élevés que les coûts générés par la recherche de nouvelles ressources disponibles sur des sites inconnus) (Mitchell & Powell 2004; Börger *et al.* 2008; Spencer 2012). Il devient alors essentiel de qualifier un DV (forme, structure et surface) pour quantifier l'utilisation de l'espace par un animal, notamment dans un objectif de gestion conservatoire (Kenward *et al.* 2001; Mitchell *et al.* 2004; Huck *et al.* 2008).

La difficulté pour le chercheur est de dessiner les contours du DV pour chaque individu ou groupe d'individus, afin de comprendre quelle part joue chaque élément du paysage visité pour le repos, l'alimentation, les déplacements ou encore la reproduction (White & Garrott 1990; Powell *et al.* 2012). Il est indispensable d'interpréter les résultats d'études de domaine vital au regard du contexte écologique et biologique de l'espèce étudiée. Pourtant, de nombreuses études souffrent d'un manque de précision quand elles décrivent un DV, car les biais d'échantillonnage liés aux variations spatiales et temporelles de l'acquisition de données issues de télémétrie sont encore

insuffisamment pris en compte et manquent d'exploration (Horne *et al.* 2007b; Fieberg *et al.* 2012; Powell *et al.* 2012). Ce phénomène est criant pour certains taxons, notamment ceux qui présentent une rapidité de déplacement élevée et exploitent les ressources sur de petites surfaces. C'est le cas des Chiroptères. Leur petite taille impose l'utilisation d'émetteurs de faible durée (entre 7 et 15 jours) et de courte portée de signal (quelques centaines de mètres), impliquant des complications dans l'acquisition des données et très certainement dans leur analyse. Actuellement, seules une étude conduite sur *Barbastella barbastellus* (Hillen *et al.* 2011) et une autre sur *Plecotus macrobullaris* (Preatoni *et al.* 2011) proposent des tests permettant d'évaluer la performance des analyses portant sur leur domaine vital. Ce constat devient donc alarmant alors que le choix de la bonne méthode d'analyse revêt un caractère crucial et que beaucoup de productions scientifiques récentes traitant de l'analyse de DV de différentes espèces n'utilisent malheureusement pas la bonne méthode statistique, remettant en cause le bien fondé des conclusions de ces études, comme certains auteurs l'ont démontré (Harris *et al.* 1990; Laver & Kelly 2008; Nilsen *et al.* 2008). Les méthodes de représentation des DV sont nombreuses, et choisir celle qui correspond le mieux aux questions posées reste particulièrement délicat, notamment parce que les méthodes d'analyse de DV évoluent rapidement ces dernières années. Pour les Chiroptères, les précautions méthodologiques indispensables à ces études de domaine vital ne sont malheureusement pas présentées, voire ignorées (Amelon *et al.* 2009). De fait, même si la définition du DV dépend de la question posée par le chercheur, force est de constater que les études de DV de Chiroptères utilisent actuellement un panel très large de méthodes de calcul (tableau 1), et il nous semble que les méthodes retenues ne sont pas forcément en adéquation avec les questions visées par ces études (non présentées ici).

Le Polygone Convexe Minimum (MCP) est une méthode déterministe qui identifie la surface utilisée par un animal à partir des points les plus extrêmes de localisation (Mohr 1947; Hayne 1949). C'est l'une des méthodes la plus couramment utilisées en écologie (Harris *et al.* 1990; White *et al.* 1990; Foerster & Vaughan 2002). Elle est particulièrement appropriée pour les espèces dont le domaine vital est constitué d'un seul centre de localisations. Cependant, il convient de l'utiliser avec prudence pour comparer des variations intraspécifiques ou interspécifiques de DV alors que ces DV ne présentent que de très faibles variations (Giuggioli *et al.* 2006; Huck *et al.* 2008; Nilsen *et al.* 2008). D'autres méthodes déterministes récentes ont été développées pour traiter les DV pour lesquels la distribution des points correspond à plusieurs centres de localisations au sein d'un grand espace, le Incremental Cluster Polygon (Kenward *et al.* 2001), et le Cluster home range (Calenge 2012). Elles créent des polygones de très petite taille à partir des localisations les plus proches les unes des autres, et agrandissent progressivement la taille du DV en réunissant dans de nouveaux polygones les points au fur et à mesure de leur éloignement. Elles présentent ainsi l'avantage d'exclure les vides au sein d'un grand polygone intégrant toutes les localisations de présence d'un animal (situation propre au MCP).

Tableau 1 : Exemples de surfaces des domaines vitaux obtenues pour quelques espèces de Chiroptères européens de petite taille en fonction des types de localisations récoltées (localisations en activité de chasse). La méthode de calcul est indiquée : MCP : Polygone convexe minimum ; MCP50 : Polygone convexe réalisé à partir de 50% des points les plus proches afin d'obtenir les centres d'activité ; MCPf : MCP réalisé uniquement à partir des localisations liées à l'activité de chasse ; K50 : Kernel 50% ; K80 : Kernel 80% ; K90 : Kernel 90% ; K95 : Kernel 95% ; K100 : Kernel 100% ; K95_{adj} : Kernel à 95% calculé à l'aide du facteur de lissage h_{ajd} ; CP80 : Agglomérat de polygones ou Incremental Cluster Polygon à 80% ; LCH50 : LoCoH à 50% ; LCH95 : LoCoH à 95%. Le type de facteur de lissage h est généralement ignoré pour les méthodes probabilistes, c'est-à-dire qu'il n'est pas précisé¹⁵ (dans 17 cas sur les 19 présentés ici).

<i>Espèce</i>	Surface (en ha)	Méthode de calcul	Référence bibliographique
<i>Rhinolophus</i>	11,9 à 52,5	K100	(Bontadina <i>et al.</i> 2002)
<i>hipposideros</i>	1 à 368,4	MCP	(Bontadina <i>et al.</i> 2002)
	57 à 441	MCP	(Reiter <i>et al.</i> 2013)
<i>Barbastella barbastellus</i>	222,2 ± 88,5	MCP	(Kerth & Melber 2009)
	108,6 ± 52,7	K90	(Kerth <i>et al.</i> 2009)
	16,2 ± 10,1	K50	(Kerth <i>et al.</i> 2009)
	32 à 2551	K95, avec facteur de lissage h_{LSCV}	(Hillen <i>et al.</i> 2011)
	309 à 2289	MCP	(Zeale <i>et al.</i> 2012)
	45,7 à 91,1	ICP80	(Zeale <i>et al.</i> 2012)
<i>Plecotus auritus</i>	4,06 à 39,3	Non précisée	(Eichstädt 1997)
	4,4	K95	(Murphy <i>et al.</i> 2012)
	2,1	K50	(Murphy <i>et al.</i> 2012)
<i>Plecotus macrobullaris</i>	84 à 3388	K95 _{adj}	(Preatoni <i>et al.</i> 2011)
<i>Myotis bechsteinii</i>	6,2 ± 5,2 à 24,0 ± 18,1	MCP	(Kerth <i>et al.</i> 2009)
	156,8 ± 198,6	K90	(Kerth <i>et al.</i> 2009)
	8,9 ± 7,9	K50	(Kerth <i>et al.</i> 2009)
	0,2 à 27,5	K95	(Napal <i>et al.</i> 2010)
	37,9 ± 22,9 à 39,4 ± 19,5	MCP	(Dawo <i>et al.</i> 2013)
	4,9 ± 1,3 à 9,7 ± 2,6	LCH95	(Dawo <i>et al.</i> 2013)
	0,9 ± 0,6 à 1,8 ± 1,5	LCH50	(Dawo <i>et al.</i> 2013)
	46 (16,1 – 34,7)	MCP	(Dietz & Pir 2009)
	2,1 (1,7 – 2,6)	K50	(Dietz <i>et al.</i> 2009)
	132 ± 82,9	MCP	(Barataud <i>et al.</i> 2010)
	72,7 ± 71,9	MCPf	(Barataud <i>et al.</i> 2010)
	7,92 ± 3,82	K95	(Barataud <i>et al.</i> 2010)
<i>Myotis daubentonii</i>	51 ± 137	K50	(Parsons & Jones 2003)
	131 ± 278	K80	(Parsons & Jones 2003)
	184 ± 197 à 716	MCP	(Parsons & Jones 2003)
<i>Myotis nattereri</i>	21 ± 29 à 131 ± 128	K50	(Parsons & Jones 2003)
	77 ± 115 à 338 ± 313	K80	(Parsons & Jones 2003)
	164 ± 142 à 467 ± 290	MCP	(Parsons & Jones 2003)
	5 à 755,4	MCP	(Smith & Racey 2008)
	13,9 à 95,5	K50	(Lundy <i>et al.</i> 2012)
	80 à 523	MCP	(Siemers <i>et al.</i> 1999)
	2,8 à 18,6	MCP50	(Siemers <i>et al.</i> 1999)

L'autre méthode de représentation la plus utilisée est celle du Kernel (ou Kernel Density Estimators) (Silverman 1986). Cette méthode non paramétrique d'estimation de densités de probabilités de présence présente l'avantage de définir des formes de domaine vital flexibles, explicitant mieux l'utilisation de l'espace quand des tests déterministes sont inappropriés,

¹⁵ Pourtant, comme nous le verrons plus tard dans ce chapitre, ce facteur de lissage est essentiel, tant pour comprendre le comportement de l'animal que pour calculer la taille du DV à l'aide du kernel. Ainsi, ne pas le présenter dans une étude revient quasiment à ne pas décrire la méthode utilisée.

notamment pour des individus au domaine vital multimodal, et permet de mettre en avant les foyers de maximum d'activité en calculant des probabilités de présence (ou volumes de probabilités) à partir des variations de densité des localisations connues (Worton 1989; White *et al.* 1990; Powell 2000; Kernohan *et al.* 2001; Marzluff *et al.* 2004; Laver *et al.* 2008). Elle exclut les aires peu ou non utilisées (Powell 2000; Kernohan *et al.* 2001; Hemson *et al.* 2005; Huck *et al.* 2008; Laver *et al.* 2008; Nilsen *et al.* 2008). En général, les probabilités de présence sont calculées pour des surfaces de 50%, de 80% ou de 95% d'occurrence de présence. Cette méthode est préférable pour des individus qui utilisent des surfaces de petite taille dans un paysage homogène sans barrière écologique au déplacement. Mais cette méthode est sujette à divers biais qu'il faut compenser par des échantillonnages importants afin d'avoir suffisamment de données pour générer les probabilités de présence. Elle nécessiterait au moins 30 à 50 localisations par individu de façon générale (Seaman *et al.* 1999). Le choix du paramètre de lissage « h »¹⁶ propre à cette méthode devient déterminant dans le résultat du calcul de la surface du DV, et peut jouer des rôles contradictoires lors d'une analyse de sélection d'habitats (Hemson *et al.* 2005; Horne & Garton 2006a; Fieberg 2007; Kie *et al.* 2010). Sur les 19 publications que nous avons expertisées et qui exposent des études de sélection d'habitats pour des Chiroptères à partir de la méthode du kernel, seules deux ont présenté le type de facteur de lissage utilisé (tableau 1).

L'échantillonnage doit couvrir de manière homogène la période temporelle de suivi, afin que les données de localisation soient indépendantes et ainsi éviter l'autocorrélation. L'autocorrélation temporelle et spatiale se traduit par une sous-estimation de la surface et de la structure du domaine vital d'un animal, notamment pour la méthode du Kernel (Hansteen *et al.* 1997), mais traduit cependant un processus naturel d'utilisation de l'espace de l'individu suivi pendant la période considérée. Intégrer l'autocorrélation dans la représentation du DV d'un animal peut donc revêtir un réel avantage pour comprendre certains mécanismes écologiques (Börger *et al.* 2008; Van Moorter *et al.* 2009). De fait, il est alors conseillé d'utiliser pour ces individus soumis à l'autocorrélation une méthode d'analyse permettant d'intégrer des séries de localisations rapprochées dans le temps, et mettant en évidence des contournements d'obstacles naturels (un relief, une zone humide, un peuplement forestier peu attractif) visibles sur des temps courts de mesure de déplacement des animaux (Bullard 1991; Getz & Wilmers 2004; Huck *et al.* 2008; Benhamou & Cornélis 2010; Dray *et al.* 2010). C'est le cas du Kernel par pont brownien (KBB) (Horne *et al.* 2007a), qui intègre un « volume » à la probabilité de présence de l'animal le long des « trajets », en plus des points de localisation (Bullard 1991; Huck *et al.* 2008). Cette méthode présente par contre une contrainte rarement respectée en télémétrie : ne jamais perdre l'animal, afin de pouvoir « dessiner » des trajectoires correctes entre chaque point de localisation, et pourrait n'être adaptée qu'aux espèces à grands rayons d'action équipées de GPS (Huck *et al.* 2008). Proche du KBB, une autre méthode consiste à appliquer un Kernel avec le facteur de lissage h_{LSCV} , sur des données autocorrélées, mais dont le pas d'acquisition est toujours le même, mettant ainsi en valeur le comportement de l'animal et ses déplacements (allant d'un point à un autre sans hasard) (Benhamou *et al.* 2010; Benhamou 2011). Cette méthode est clairement dépendante de données issues de GPS. Une dernière méthode proche du KBB, la méthode non paramétrique du LoCoH, fonctionne sur un principe proche et améliore sensiblement la

¹⁶ Le paramètre ou facteur de lissage « h » correspond à une valeur ou un rayon partant de chaque point de localisation, avec l'objectif de relier ces points entre eux de la façon la plus directe possible (la plus faible distance) pour créer un contour de référence permettant de dessiner un domaine vital. Il permet de représenter les probabilités de présence de l'animal autour des points de localisation. « h » s'exprime en m.

délimitation des frontières du DV d'un animal (Getz *et al.* 2004; Getz *et al.* 2007; Lichti & Swihart 2011). Ces trois méthodes présentent l'avantage de mieux représenter le domaine vital en tenant compte du comportement de l'individu, mais imposent à l'observateur l'acquisition d'un grand nombre de localisations par animal (plusieurs centaines) et de ne jamais perdre l'animal lors du suivi. Compte tenu de l'écologie des Chiroptères forestiers et des contraintes technologiques actuelles (avec des émetteurs ne fonctionnant que quelques jours), ces méthodes ne peuvent être mises en œuvre. Enfin, d'autres méthodes existent (grille de cellules, moyenne harmonique, autres méthodes probabilistes, etc.), mais ne peuvent être retenues car nécessitant des localisations très précises (grille de cellules), ou parce qu'elles sont à l'origine de méthodes plus modernes (énumérées plus haut) qui intègrent en grande partie leurs avantages. Une comparaison de toutes ces méthodes plaide pour le Kernel (Swihart & Slade 1997; Lichti *et al.* 2011; Cumming & Cornélis 2012), mais cela reste à montrer pour les Chiroptères.

Compte tenu de ces éléments de contexte, nous formulons la nécessité d'explicitier la notion de DV et la méthode de représentation et de calcul approprié préalablement à chaque étude pour les Chiroptères, permettant ainsi de développer des analyses adaptées en fonction des questions posées (écologie, éthologie et/ou conservation). Définir une méthode propre de représentation du DV des Chiroptères devient en effet crucial (Smith & Racey 2005; Amelon *et al.* 2009). Malgré la petite taille des Chiroptères (de l'ordre de quelques dizaines de grammes maximum), les surfaces de DV peuvent varier de quelques hectares à plusieurs centaines d'hectares pour une même espèce (tableau 1). Cette hétérogénéité est en partie liée aux méthodes de calcul utilisées (hors sites de regroupement automnal et espèces migratrices) entre le MCP (polygone convexe) et les Kernels essentiellement, voire les métriques (surface totale occupée ou prise en compte de l'utilisation). Sauf pour Hillen *et al.* (2011) et Preatoni *et al.* (2011), il convient de noter l'absence de présentation de la méthode précise utilisée pour représenter le DV à partir du Kernel (avec l'indication du facteur de lissage utilisé).

Nous avons testé la pertinence de différentes méthodes de représentation du DV et des centres d'activité pour des Chiroptères à faible pouvoir de dispersion en forêt (de l'ordre de quelques kilomètres seulement) et dont les comportements de chasse diffèrent, avec trois espèces glanant leurs proies dans le feuillage (*Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* et *Plecotus auritus*) et une espèce chassant en longeant les lisières (*Pipistrellus pipistrellus*). La façon d'acquérir les données de localisation sur le terrain a été testée afin de minimiser les différents biais, puis plusieurs méthodes de représentation et de calcul de surfaces des domaines vitaux et des centres d'activité ont été comparées. Notre objectif est de faciliter le choix des méthodes à utiliser pour des analyses futures sur ces espèces, principalement les analyses de sélection d'habitat.

2. Matériels et méthodes.

2.1. Aires d'étude.

Les sites d'étude sont deux forêts tempérées feuillues de plaine françaises à climat subatlantique dominées par les chênes (*Quercus robur* et *Q. petraea*) accompagnés de hêtre (*Fagus sylvatica*). La forêt de Rambouillet d'une surface de 22 000 ha au sud-ouest de Paris est aussi composée de bouleaux (*Betula pubescens* et *B. pendula*), de charme (*Carpinus betulus*), de pins (*Pinus sylvestris* et *P. nigra*), de tremble (*Populus tremula*), de châtaignier (*Castanea sativa*) et d'alisier torminal (*Sorbus torminalis*). Elle est enclavée entre l'extension des villes nouvelles proches de Paris au nord, une des plus grandes terres agricoles de France au sud et vers l'ouest, en restant connectée à d'autres massifs boisés par l'est. La forêt de Tronçais est un massif de 11 000 ha au centre de la France entre Bourges et Moulins, en zone de bocage dégradé laissant progressivement place aux grandes cultures céréalières. Si les chênes dominent largement, certaines essences les accompagnent mais restent rares. Ce sont principalement *B. pubescens*, *P. sylvestris*, *Ilex aquifolium* et *C. betulus*.

2.2. Télémétrie.

Les trois espèces de Chiroptères forestiers étudiés ont un comportement de chasse de type glaneur (Patterson *et al.* 2003). *Myotis bechsteinii* est une espèce de fin de succession forestière dans les boisements durs feuillus semi naturels ou anciens de *Quercus* (Meschede & Heller 2003; Greenaway & Hill 2005; Barataud *et al.* 2010). *Myotis nattereri* est une espèce de fin de succession forestière dans les boisements humides et à bois tendres (Smith *et al.* 2008), même si elle peut utiliser des habitats variés (parcs, forêts résineux, mixtes ou feuillues, boisements humides, vergers) (Siemers *et al.* 1999; Meschede & Heller 2003). Enfin, *Plecotus auritus* est une espèce forestière qui utilise principalement les vieux peuplements forestiers, mais qui peut s'accommoder des jeunes peuplements, feuillus ou résineux, de plaine ou de montagne (Meschede & Heller 2003; Rutishauser *et al.* 2012). Nous avons aussi suivi quelques individus de *Pipistrellus pipistrellus*, espèce de lisière au déplacement permanent pour chasser ses proies (Meschede & Heller 2003).

Nous avons utilisé la technique de la télémétrie pour suivre différents individus de chacune des quatre espèces étudiées (tableau 2), en respectant les préconisations proposées par Amelon *et al.* (2009), et en employant une méthode de terrain proche de celle utilisée par Preatoni *et al.* (2011). Ainsi, des tests ont été effectués préalablement pour que les opérations de terrain proposent les meilleures prises de localisations, comme Harris *et al.* (1990) le conseillent. Les émetteurs (BD2N, Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada, de 0,43g) utilisés faisaient moins de 5% du poids de l'animal, colle comprise, sauf pour *Pipistrellus pipistrellus* dont les poids étaient voisins de 5 à 6g. Ils ont été placés sur le dos de l'animal, juste au-dessus des omoplates, en fixant l'antenne dans le bas du dos avec un point de colle sur le pelage (pour éviter les mouvements gênants de celle-ci lors des déplacements). Les individus ont ensuite été suivis en continu pendant 3 à 7 nuits suivant l'équipement, 4 à 9 équipes utilisant simultanément des récepteurs de type Regall 2000 ou Australis 31k (Titley Inc., Australia), raccordés sur des postes immobiles à des antennes directionnelles yagi quatre éléments, ou sur des postes mobiles pour approcher l'animal avec des antennes directionnelles yagi trois éléments (150-152 MHz, Titley Inc., Australia). Les

localisations des observateurs étaient mesurées à l'aide de GPS Garmin 60CSx. Les localisations des animaux ont été générées soit par triangulation à partir de prises d'azimut simultanées, en se rapprochant ainsi de la méthodologie inventée pour suivre simultanément plusieurs individus de Chiroptères (Drescher & Niederfriniger 2003; Preatoni *et al.* 2011), soit par la méthode du Homing-In (l'observateur se trouvant juste en dessous de l'animal) (Amelon *et al.* 2009). Comme cela est conseillé (Harris *et al.* 1990), nous avons tenté de localiser certains individus toutes les 5 minutes, voire encore plus fréquemment. Malgré un terrain favorable au suivi, les déplacements rapides des animaux pour aller d'un secteur du DV à un autre ainsi que la propagation limitée à quelques centaines de mètres pour ces émetteurs VHF en forêt, nous ont empêchés d'assurer des prises de localisations régulières pour tous les individus. Nous avons ensuite utilisé le logiciel Locate 3.3 pour déterminer les localisations issues de triangulation (Nams 2000). Chaque point de présence de chaque animal a ensuite été vérifié pour éliminer ceux qui présentaient des anomalies de localisation (distance trop forte entre 2 points rapprochés dans le temps, faiblesse de la triangulation, localisation anormalement éloignée du reste du domaine vital de l'animal). Nous avons aussi souhaité limiter les risques d'erreur de localisation par triangulation à 50m (erreur acceptable compte tenu de l'homogénéité des habitats sur cette courte distance). Pour cela, les localisations ont régulièrement été évaluées : soit certains observateurs ont porté des émetteurs lors du suivi des chauves-souris afin de tester la validité des prises d'azimuts générant les triangulations, soit nous avons profité d'homing-in pour réaliser des triangulations simultanées. Les valeurs des localisations ainsi générées par triangulations ont été comparées aux positions précises connues des émetteurs. Les erreurs n'ont jamais excédé 110m (dans quelques cas), les autres erreurs étant plutôt proches de 20 à 30m au maximum. Cette qualité a été favorisée par un terrain plat bien desservi par les chemins et layons forestiers. Toutes les triangulations produites simultanément sur le terrain avec des erreurs inférieures à 50m lors des prises de localisations ont donc été considérées comme valides, les autres étant rejetées, et provoquant de nouvelles prises de localisations plus fines (certains observateurs se rapprochant alors des Chiroptères suivis).

Tableau 2 : Nombre d'individus suivis pour chaque espèce de Chiroptères par classe de sexe et d'âge en forêts de Rambouillet et de Tronçais entre 2006 et 2009 (*Myotis nattereri* et *Pipistrellus pipistrellus* n'ont été suivis qu'en forêt de Rambouillet).

	<i>Myotis bechsteini</i>	<i>Myotis nattereri</i>	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>
Femelles adultes	29	9	46	2
Femelles juvéniles	8	8	3	-
Mâles adultes	5	-	14	6
Mâles juvéniles	2	-	3	-
Total	44	17	66	8

Compte-tenu de l'impossibilité de suivre un Chiroptère sur son cycle annuel, à cause de la technologie impliquée (émetteurs VHF de faible durée), limitant les possibilités de caractériser proprement le DV d'un animal, trois périodes d'activité ont été étudiées entre 2006 et 2009, pour tenir compte des modifications de comportement d'utilisation de l'espace liées à la variabilité saisonnière de la disponibilité des ressources (Harris *et al.* 1990; Mitchell *et al.* 2004), mais aussi pour intégrer un effet biologique et comportemental associé à la reproduction, comme cela a pu être démontré pour certains Chiroptères (Mackie & Racey 2007; Lučan & Radil 2010), avec des sessions d'observation en avril-mai, en période de rassemblement des colonies, puis en juin-juillet

alors que les femelles mettent bas et doivent élever leur jeune non volant, et enfin en août-septembre alors que les jeunes sont volants et indépendants.

2.3. Analyse des données sur le domaine vital.

En préalable à toutes les analyses, nous avons représenté graphiquement les trajectoires des animaux (à partir de la fonction « traj » de R, package « AdehabitatHR » (Calenge 2012) afin de détecter au sein des localisations les derniers points aberrants, respectant ainsi la nécessité d'éliminer les erreurs de localisation (Moser & Garton 2007). Dans le cas qui nous intéresse ici, nous considérons comme domaine vital l'espace sur lequel chaque chauve-souris a évolué pendant la durée du suivi, donc limité aux quelques jours de durée de vie des émetteurs. En sont exclues les quelques localisations correspondant à des visites exceptionnelles de l'animal sur des sites inhabituels (phénomène connu de curiosité des individus qui vont en dehors de leur DV « habituel » pour explorer de nouvelles ressources potentielles). Nous avons figuré et calculé la surface du DV et des centres d'activité selon plusieurs méthodes afin de les comparer :

- le Minimum Convex Polygon à 85% et 100% (Hayne 1949). Le MCP de chaque animal a été systématiquement calculé, pour définir le DV paramétrique total utilisé,
- l'Incremental Cluster Polygon (ICP) pour 50, 75, 85 et 95% (Kenward *et al.* 2001),
- le Kernel à 50% et 95%, avec le facteur de lissage h calculé pour h_{ref} (h de référence), h_{LSCV} (h du Least Squares Cross-Validation) et h_{CV} (h du Likelihood Cross-Validation) (Worton 1995; Seaman & Powell 1996; Hemson *et al.* 2005; Horne *et al.* 2006a).

L'aire \hat{A} du MCP se calcule avec la formule :

$$\hat{A} = \frac{x_1(y_n - y_2) + \sum_{i=2}^{n-1} x_i(y_{i-1} - y_{i+1}) + x_n(y_{n-1} - y_1)}{2}$$

où (x_i, y_i) , $i = 1, 2, \dots, n$ sont les coordonnées des localisations.

L'aire de l'ICP C_{part} correspond à l'ensemble des surfaces de chaque polygone convexe unissant des localisations groupées pour un individu. Elle se calcule avec la formule :

$$C_{part} = \sum_{i=1}^{C_{nuc}} \frac{Ax_i}{Ax}$$

où C_{nuc} correspond au nombre de noyaux définis par l'analyse des amas ou grappes de localisations, Ax_i à la somme des surfaces des polygones convexes séparés et Ax à la fraction de surface de chaque polygone convexe. La surface C_{part} s'approchera d'autant plus de \hat{A} que les localisations seront groupées et proches les unes des autres, induisant une réduction du nombre d'amas de localisations.

Enfin l'estimation de densité du Kernel \hat{f} à chaque point x de la surface représentant la présence de l'individu par le Kernel $K(y)$ s'écrit de la manière suivante :

$$\hat{f}(x) = \frac{1}{nh^2} \sum_{i=1}^n K\left(\frac{x - X_i}{h}\right)$$

où n représente la taille de l'échantillon, pour les points de localisation X_1, X_2, \dots, X_i , et h le facteur de lissage à utiliser pour calculer le Kernel. Ce facteur de lissage se calcule de différentes manières (Horne & Garton 2006a), avec pour h_{ref} la formule suivante :

$$h_{ref} = \sigma n^{-1/6}$$

où $\sigma = 0.5(sd(x) + sd(y))$

h_{LSCV} se calcule comme suit :

$$h_{LSCV} = \int \hat{f}^2 - 2n^{-1} \sum \hat{f}_{-i}(X_i)$$

où n est le nombre d'observations et \hat{f}_{-i} la densité estimée sans le point de donnée X_i .

Enfin, h_{CV} se calcule comme suit :

$$h_{CV} = -n^{-1} \sum_{i=1}^n \log \hat{f}_{-i}(X_i)$$

Parmi ces trois facteurs de lissage, h_{ref} est plutôt adapté pour représenter des domaines vitaux unimodaux ou bimodaux, alors que h_{LSCV} minimise systématiquement la valeur de h , favorisant les domaines vitaux à nombreux noyaux (il nécessite alors de nombreuses localisations pour que l'estimation du DV soit correcte). Enfin, h_{CV} est basé sur une minimisation de la distance dite de Kullback-Leibler entre le domaine vital réel sous-jacent et la distribution estimée de l'animal (Horne & Garton 2006a).

Pour estimer le Kernel, nous avons utilisé le logiciel Animal Space Use 1.3 (ASU), qui produit des classements entre les différents modèles possibles de représentation du DV des individus, entre un modèle unimodal (CU), bimodal (BVN, à 2 centres d'activité) ou multimodal (2BVN ou 2CN, à plusieurs centres d'activité) (Horne & Garton 2006a, b). Les différents modèles correspondent en général à des stratégies d'utilisation de l'espace propres à l'animal suivi. Par exemple, un modèle BVN correspond à un animal se déplaçant dans son DV mais devant régulièrement revenir vers un point central. Le modèle 2BVN fonctionne sur le même principe, sur la base de 2 centres d'activité. Le modèle CU est caractérisé par une distribution uniforme de l'utilisation de l'espace à l'intérieur de frontières bien nettes, et traduit en général de faibles densités pour des animaux territoriaux vivant dans des environnements relativement homogènes. Nous les avons donc classés, en nous appuyant sur la valeur du critère d'Akaike corrigé (AICc) calculé pour chacun d'eux¹⁷, pour retenir le modèle à la plus faible valeur d'AICc (Horne *et al.* 2006b). ASU propose aussi un calcul des valeurs de h_{ref} , h_{LSCV} et h_{CV} . Nous avons donc récupéré

¹⁷ L'AICc est une statistique quantifiant les différences par rapport à une variation théorique. Un modèle sera d'autant plus proche de la réalité que son AICc sera de faible valeur, indiquant de faibles variations par rapport à la variation théorique de ce modèle.

ces valeurs. Pour les facteurs de lissage h_{ref} et h_{LSCV} , nous avons comparé les valeurs obtenues avec ASU aux valeurs recalculées avec R afin d'en évaluer la qualité (package « AdehabitatHR » (Calenge 2012)). Chaque DV a enfin été calculé et représenté dans R en utilisant la méthode du kernel 95% ainsi que pour les centres d'activité à l'aide du kernel à 50% et avec chaque facteur de lissage h (à partir des résultats du calcul de R pour h_{ref} et h_{LSCV} , et d'ASU pour h_{CV}), afin d'apprécier visuellement la qualité des DV produits (package « AdehabitatHR » (Calenge 2012)). Le manque de localisations pour certains individus a pu augmenter artificiellement la valeur de h . Nous avons donc recalculé le DV en utilisant la moyenne de la valeur de h (h_{moy}) du groupe auquel appartenait cet individu comme l'a réalisé Hillen *et al.* (2011) à partir de h_{LSCV} sur *Barbastella barbastellus* (en excluant les valeurs de h des individus ayant moins de 20 localisations)¹⁸. Nous avons testé le nombre minimum d'individus nécessaires pour approcher cette valeur de h_{moy} en utilisant les valeurs de h obtenues préalablement pour chaque individu dans les colonies où au moins 15 individus ont été suivis, et en les ré-échantillonnant 1 000 fois pour 5, 10, 15 voire 20 individus en appliquant une procédure de bootstrapping (package « boot » (Canty & Ripley 2014)). A propos du Kernel, nous n'avons pas retenu le facteur de lissage h_{adj} (Wauters *et al.* 2007), ce dernier étant calculé avec h_{LSCV} , qui n'était pas systématiquement convergent lors de nos analyses (voire rarement convergent). Enfin, les autres méthodes récentes KBB et LoCoH n'ont pas pu être appliquées à nos données, car non adaptées (sans la possibilité de tracer les trajectoires).

Compte tenu de la faible durée de vie des batteries des émetteurs utilisés (8 à 10 jours selon le constructeur), les localisations ont été très rapprochées dans le temps (avec parfois seulement 2 à 3 minutes entre chaque localisation). Chaque suivi est donc soumis à un risque important d'autocorrélation, qu'elle soit temporelle ou spatiale (Börger *et al.* 2008). Nous avons donc estimé l'autocorrélation en soumettant nos données à des tests de Schoener (package « Adehabitat » (Calenge 2006), et en considérant l'autocorrélation temporelle à partir du moment où la *p-value* était de 0,005 et l'autocorrélation spatiale quand elle était de 0.

Enfin, nous avons testé le nombre minimum de localisations à partir duquel il est pertinent de fournir une approximation de la surface du DV (kernel à 95%) et des centres d'activité (kernel à 50%) qui soit la plus proche de la réalité. Pour cela, nous avons ré-échantillonné des points tirés aléatoirement parmi les localisations connues pour certains individus ayant bénéficié d'un suivi long pour les trois espèces glaneuses, et sur lesquels nous avons appliqué deux procédures de bootstrapping, soit en fixant la valeur du h_{moy} à partir des données obtenues plus haut, soit en laissant libre cours au calcul automatique de la valeur du h (package « adehabitatHR », Calenge 2012). Pour chaque test, 10 000 tirages aléatoires des points ont été réalisés, allant de 10 à 120 localisations connues. Cette procédure de test n'était pas applicable au MCP.

¹⁸ Le facteur de lissage, quel qu'il soit, est calculé à partir du nombre de points de localisation obtenus pour un individu. Il est aussi fonction de leur distribution dans l'espace. Ainsi, ce facteur de lissage est propre à chaque animal, justifiant la nécessité de le calculer individuellement. La méthode proposée ici avec le calcul d'un facteur de lissage moyen (h_{moy}) est donc impropre à la méthode du Kernel, même si certains auteurs comme Hillen *et al.* (2011) utilisent une moyenne de facteurs de lissage. Son objectif dans notre étude consiste essentiellement à tenter de « récupérer » certains individus relativement bien suivis, mais dont le nombre de localisations est resté faible au regard des autres animaux étudiés (qui bénéficiaient parfois de plus de 100 localisations). Son utilisation pour d'autres études écologiques est donc à utiliser avec précautions et parcimonie. Par exemple, il ne doit pas être utilisé si un animal n'a été suivi que partiellement (qu'une partie de nuit), traduisant une mauvaise appréciation de la zone réellement exploitée par l'animal.

3. Résultats.

Au total, 7 776 h de terrain nocturne cumulés par plusieurs observateurs ont été nécessaires pour obtenir un total de 5 780 localisations (dont 711 localisations dans des arbres-gîtes) pour les 135 chauves-souris suivies pendant notre étude (en moyenne: $57,6 \pm 25,9$ localisations pour *M. bechsteinii*; $36,9 \pm 17,8$ pour *M. nattereri*; $36,9 \pm 20,2$ pour *P. auritus*; $27,3 \pm 12,2$ pour *P. pipistrellus*). Le détail du nombre de données obtenues par espèce et par site est présenté dans le tableau 3.

3.1. Effets de l'autocorrélation sur les domaines vitaux.

Le pourcentage des individus présentant des localisations spatialement autocorrélées variait entre 59% et 68% pour les espèces glaneuses. Seulement un individu de *P. pipistrellus* sur huit a montré de l'autocorrélation spatiale (tableau 4). Entre 50% et 60% des individus ont présenté de l'autocorrélation temporelle entre des localisations. Elle augmente fortement jusqu'à 5 minutes puis se stabilise jusqu'à 10 minutes pour les *Myotis*, alors qu'elle augmente en continu jusqu'à 9 minutes pour *P. auritus* (fig. 1). Dans l'ensemble, le décalage de temps moyen entre des localisations générant de l'autocorrélation spatiale ou temporelle se situait entre 5 et 7 minutes. Néanmoins, si ce phénomène est présent de façon constante dans le temps, pour les deux espèces de *Myotis* et pour *P. auritus*, l'autocorrélation s'infléchit à partir de 9 à 10 minutes (fig. 1). Ces résultats tiennent notamment au fait que pour des questions pratiques de terrain, nous avons dans la plupart des cas profité de la présence d'un individu facile à suivre pour multiplier des prises de localisations rapprochées dans le temps (fig. 1).

3.2. Nombre de localisations et évolution du domaine vital et du centre d'activité pour les espèces glaneuses

La figure 2 montre l'évolution de la surface du DV et du centre d'activité en fonction du nombre de localisations recueillies sur le terrain avec le facteur de lissage h_{moy} pour des individus des espèces glaneuses. Si nous pouvons obtenir une approximation du centre d'activité de *M. bechsteinii* à partir de 30 localisations (1a), estimer le DV pour cette espèce exige plutôt une augmentation permanente de la taille de l'échantillon. Cependant, l'approximation est satisfaisante avec 60 à 70 localisations (2a). Pour *Myotis nattereri*, le DV se stabilise après seulement 30 localisations (2b), tandis que très peu (entre 10 et 20) suffisent pour obtenir une bonne approximation du centre d'activité (1b). Pour *Plecotus auritus*, entre 40 et 50 localisations sont nécessaires pour obtenir une bonne approximation du DV (1c) et du centre d'activité (2c).

Tableau 3: Détails du suivi télémétrique réalisé sur les chauves-souris forestières distribuées par âge et par sexe des individus, toutes saisons confondues entre 2006 et 2009, dans les forêts de Rambouillet et de Tronçais.

Espèce	Site	Colonie	Age	Sexe	N	Jours	Localisations
<i>Myotis bechsteinii</i>	Rambouillet	Pecqueuse	Adulte	♀	13	3,2±0,9	64,3±32,3
				♂	1	3	43
			Juvéniles	♀	5	3,8±1,0	65,4±30,2
				♂	1	5	59
	Rambouillet	Plainvaux	Adulte	♂	1	4	71
	Rambouillet	Etang Rompu	Adulte	♂	1	2	36
	Tronçais	Plaix	Adulte	♀	11	3,8±0,4	56±10,9
			Juvéniles	♀	2	3,5±0,5	55,5±24,5
				♂	1	2	60
	Tronçais	Saloup	Adulte	♀	4	3,8±0,8	56±10,9
				♂	1	2	33
			Juvéniles	♀	1	2	32
	Tronçais	Vernigeole	Adulte	♂	1	3	40
Tronçais	Goûts	Adulte	♀	1	3	38	
<i>M. nattereri</i>	Rambouillet	Pecqueuse	Adulte	♀	9	2,7±0,9	45±13,7
			Juvéniles	♀	8	2,5±0,5	38,4±15,9
<i>Plecotus auritus</i>	Rambouillet	Pecqueuse	Adulte	♀	6	2,8±1,1	28,8±18,0
				♂	3	3,3±0,5	24,7±20,8
			Juvéniles	♀	3	1,3±0,5	25,7±16,1
				♂	1	3	48
	Rambouillet	Charmoie	Adulte	♀	4	2,0±0,7	47,5±14,9
				♂	2	2,5±0,5	35±14
	Rambouillet	Etang Neuf	Adulte	♀	6	1,8±0,9	35,8±13,3
				♂	3	2,3±0,5	22,0±1,6
			Juvéniles	♂	1	2	32
	Rambouillet	Etang Rompu	Adulte	♀	7	1,9±0,8	31,1±20,9
				♂	2	1,5±0,5	22,5±2,5
	Rambouillet	Plainvaux	Adulte	♀	1	1	12
				♂	2	2	50
	Tronçais	Saloup	Adulte	♀	9	2,9±0,6	43,4±15,7
				♂	1	3	44
Tronçais	Vernigeole	Adulte	♀	13	2,6±1,1	44,5±7,4	
			♂	1	2	40	
		Juvéniles	♂	1	2	23	
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Rambouillet	Etang Neuf	Adulte	♀	1	3	30
				♂	4	3,3±0,4	36±7,6
	Rambouillet	Voûte	Adulte	♀	1	2	21
				♂	2	1,5±0,5	13,5±8,5

Tableau 4 : Autocorrélation spatiale et temporelle (exprimée en minutes décimales) à partir des tests de Schoener effectués pour chaque individu de quatre espèces de Chiroptères suivis par radiolocalisation en forêts de Rambouillet et de Tronçais. Sont inclus dans ce tableau le temps moyen en deçà duquel il y a autocorrélation, et le pourcentage des individus concernés par l'autocorrélation (%).

Espèce	N	%	Temps moyen pour		
			l'autocorrélation spatiale (temps ± écart-type [min ; max])	l'autocorrélation temporelle (temps ± écart-type [min ; max])	
<i>M. bechsteini</i>	44	68,2	4,7±2,3 [2 ; 11]	52,3	6,9±7,0 [2 ; 28]
<i>M. nattereri</i>	17	58,8	5,4±2,4 [2 ; 8]	52,9	5,8±2,4 [3 ; 11]
<i>P. auritus</i>	63	60,3	6,8±4,2 [2 ; 18]	60,3	6,7±3,6 [2 ; 15]
<i>P. pipistrellus</i>	8	12,5	6,0	50,0	4,5±1,7 [3 ; 6]

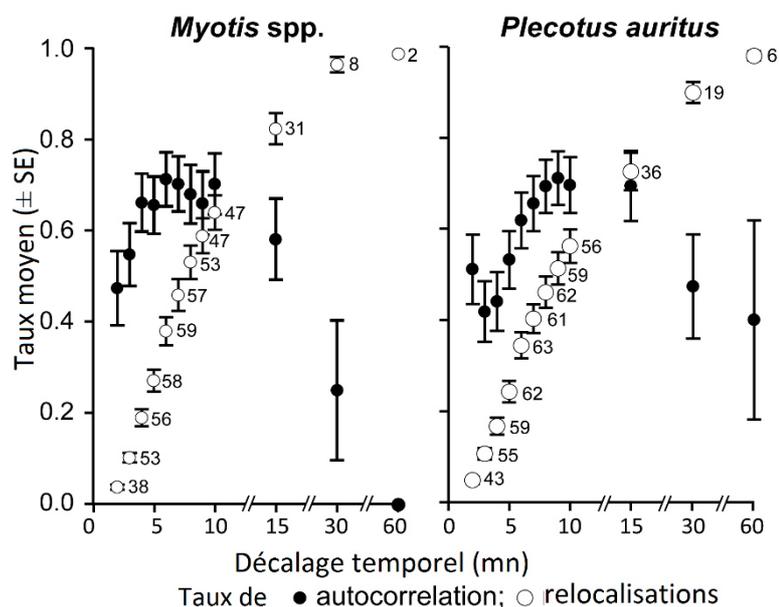


Figure 1 : Variation dans le temps du taux moyen d'autocorrélation au regard du pas de temps entre deux localisations consécutives (en noir) de Chiroptères suivis par radiolocalisation en forêts de Rambouillet et de Tronçais, et moyenne en pourcentage du nombre de localisations récoltées pour l'ensemble des individus sur le total des localisations récoltées au cours du suivi (en blanc), le nombre indiquant le nombre d'individus concernés par les couples de localisations sur le pas de temps décrit, pour les *Myotis* (n total = 60 individus) et pour *Plecotus auritus* (n total = 67 individus). Seuls les individus comptant au moins 20 localisations sont représentés.

La figure 3 montre une grande incertitude dans le calcul des surfaces de domaine vital et de centre d'activité pour les trois espèces quand le nombre de localisations disponibles est inférieur à 30, ce qui conduit à des valeurs élevées de h qui génèrent beaucoup plus de très grandes surfaces qu'avec h_{moy} . Les calculs semblent être plus stables avec 40 à 50 localisations. Les résultats de la figure 3, qui sont basés sur un calcul aléatoire de h , renforcent ceux de la figure 2, dont la performance vient de l'utilisation h_{moy} pour obtenir une valeur de surface des centres d'activité et des DV. En effet, la valeur de h_{ref} dépend des localisations apportées au calcul de DV et est

recalculée sur la base des nouvelles localisations ajoutées à l'ensemble des données. Dans le calcul de la boucle réalisée ici, la valeur de h change et s'affine avec l'apport de nouvelles localisations. S'explique alors l'incertitude des calculs de DV et de centre d'activité quand le jeu de données de localisations est faible. Pour *Myotis bechsteinii*, $3,5 \pm 0,95$ nuits sont nécessaires pour obtenir entre 60 et 70 localisations, pour *M. nattereri* $2,44 \pm 0,53$ nuits pour 30 localisations, et pour *Plecotus auritus* $2,85 \pm 0,95$ nuits pour obtenir 40 à 50 localisations.

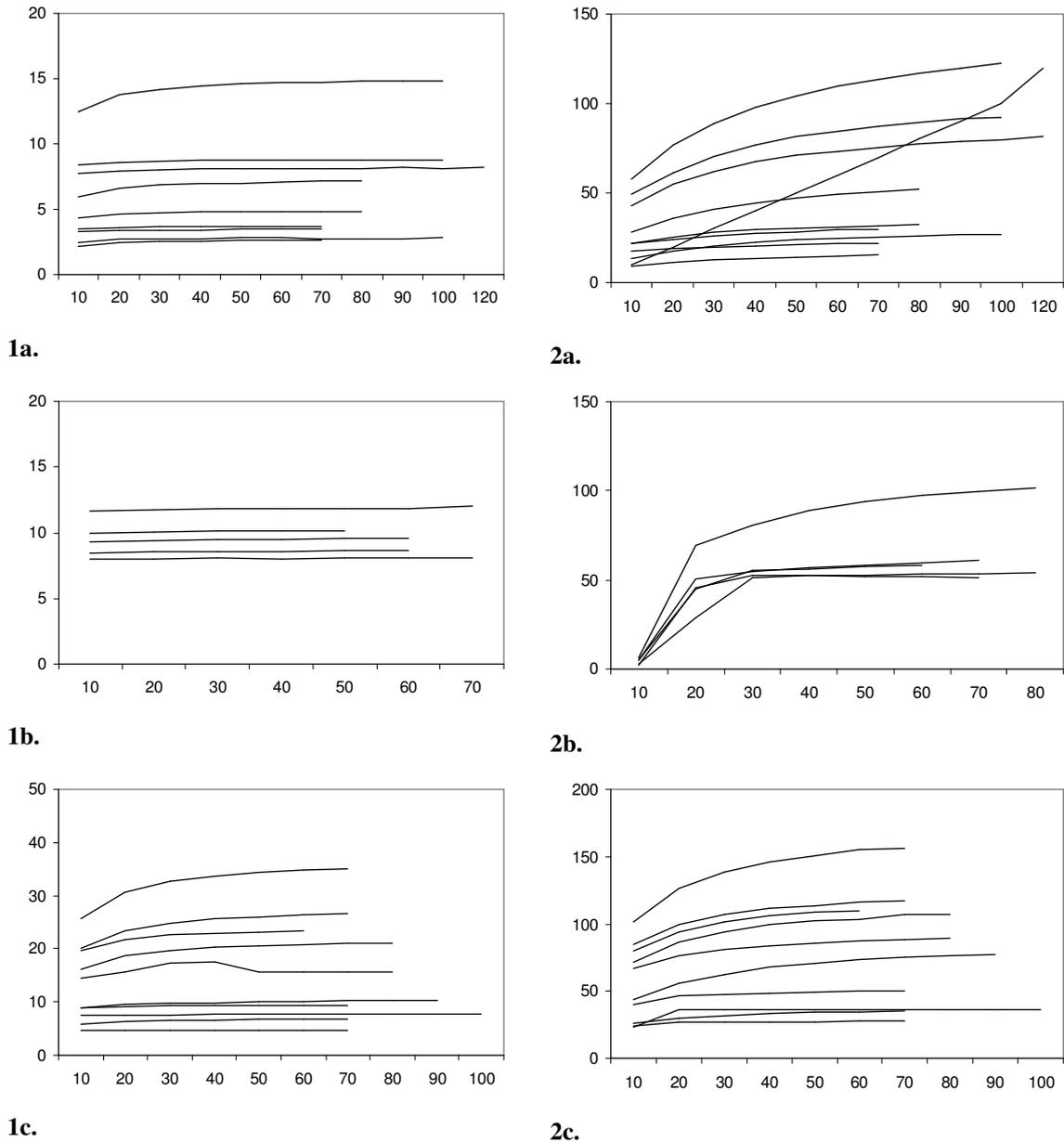


Figure 2 : Evolution de la surface des centres d'activité estimée par le Kernel à 50% (en ha) en 1, et des domaines vitaux estimés par le Kernel à 95% (en ha) en 2, à l'aide du facteur de lissage h_{moy} , en fonction d'un nombre de localisations tirés aléatoirement parmi des positions réelles obtenues pour les individus de *Myotis bechsteinii* (a), de *M. nattereri* (b) et de *Plecotus auritus* (c) comptant au moins 70 localisations (jusqu'à 120). Parce que nous avons réalisé 10 000 tirages aléatoires à chaque dizaine de localisations sélectionnés, les valeurs de surface présentées ici correspondent à la moyenne obtenue à partir de ces 10 000 tirages.

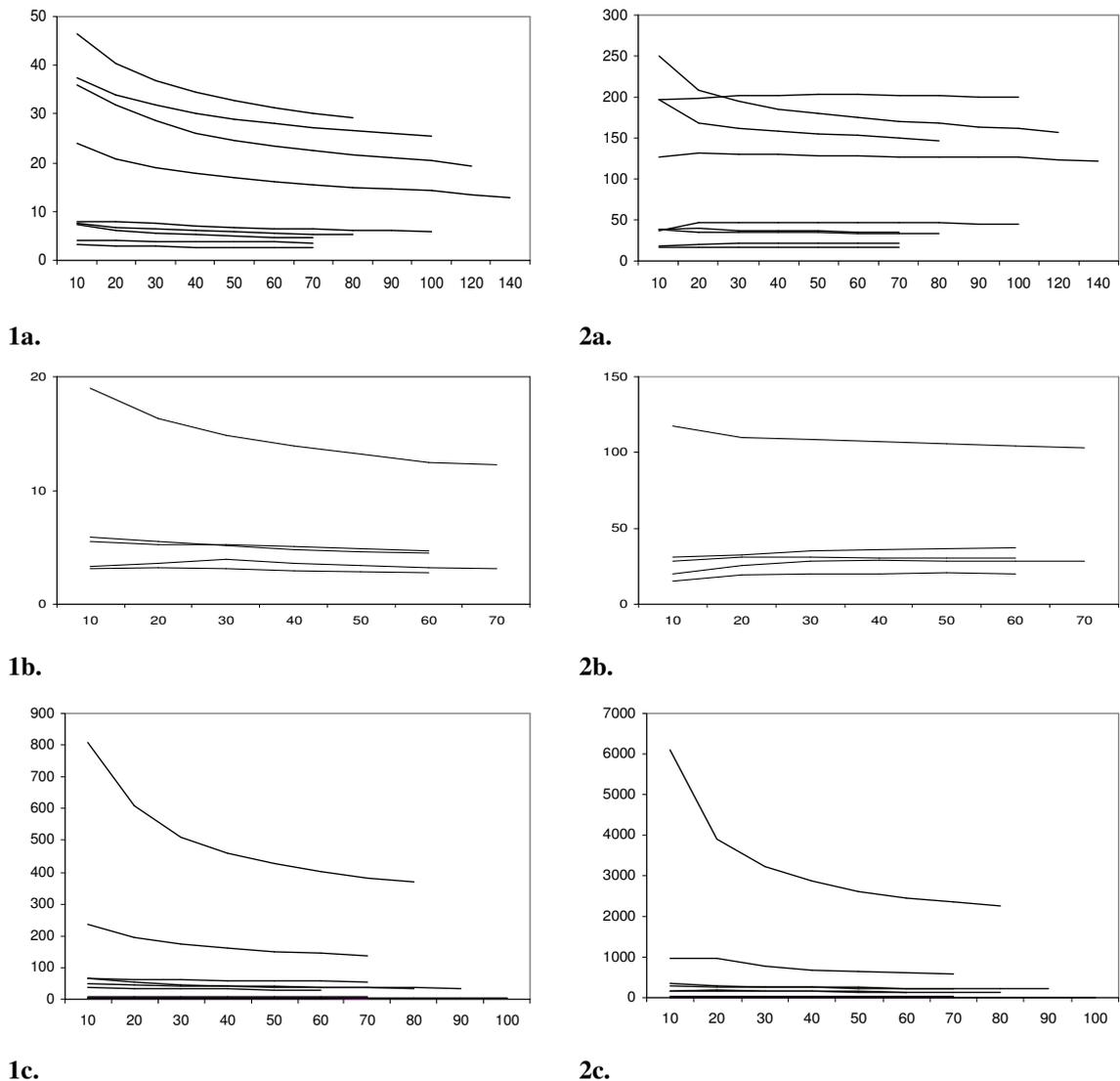


Figure 3 : Evolution de la surface des centres d'activité (en 1) et des domaines vitaux (en 2) estimée respectivement à partir du Kernel à 50% (en ha) et du Kernel à 95% (en ha), à l'aide du facteur de lissage h_{ref} , en fonction d'un nombre de localisations tirés aléatoirement parmi des positions réelles obtenues pour les individus de *Myotis bechsteinii* (a), de *M. nattereri* (b) et de *Plecotus auritus* (c) comptant au moins 70 localisations (jusqu'à 120). Parce que nous avons réalisé 10 000 tirages aléatoires à chaque dizaine de localisations sélectionnées, les valeurs de surface présentées ici correspondent à la moyenne obtenue à partir de ces 10 000 tirages. La valeur de h dépend des positions obtenues et est recalculée selon les nouvelles positions ajoutées au jeu de données. Dans la boucle de calcul réalisée ici, la valeur de h évolue au regard de la qualité des localisations, créant ainsi de l'incertitude dans le calcul des surfaces de DV et des centres d'activité à partir d'un faible nombre de localisations disponibles. Plus on ajoute de localisations dans le calcul de la surface d'un DV, plus la valeur de h s'affine. Les individus retenus pour ce test sont les mêmes que pour la figure 2.

3.3. Forme théorique du domaine vital

Nous avons d'abord testé le type de représentation valide pour chaque individu entre des DV unimodaux, bimodaux ou multimodaux à l'aide du logiciel Animal Space Use (ASU). Quelle que soit l'espèce, la plupart des DV sont multimodaux dans plus de 80% des cas, à l'exception de quelques individus (tableau 5). Les quatre espèces présentent donc des DV à plusieurs centres. Plusieurs méthodes peuvent être utilisées pour représenter le DV d'un individu, entre les méthodes probabilistes (le kernel) et les méthodes par polygone convexe (le MCP pour les DV unimodaux et l'ICP pour les DV à poly-nucléaires). Les résultats obtenus à l'aide d'ASU (tableau 5) permettent d'identifier la méthode adéquate pour représenter un DV. Pour l'individu de la figure 4, les méthodes représentant plusieurs centres sont les plus appropriées.

Tableau 5 : Forme théorique du domaine vital des individus pour chaque espèce, obtenu après avoir sélectionné la plus faible valeur d'AICc avec le logiciel Animal Space Use 1.3 Beta. Pour chaque espèce sont proposés le nombre d'individus (N), le nombre d'occurrences pour chaque type de modèle entre des modèles unimodaux (CU), bimodaux (BVN) ou multimodaux (2CN ou 2BVN) ainsi que le pourcentage représenté par ces occurrences entre un DV unimodal, bimodal ou multimodal¹⁹.

	N	CU	BVN	2CN	2BVN	unimodal	bimodal	multimodal
<i>Myotis bechsteinii</i>	44	0	2	16	26	0,0	4,5	95,5
<i>Myotis nattereri</i>	17	1	0	7	9	5,9	0,0	94,1
<i>Plecotus auritus</i>	63	2	8	21	32	3,2	12,7	84,1
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	8	0	0	4	4	0,0	0,0	100,0

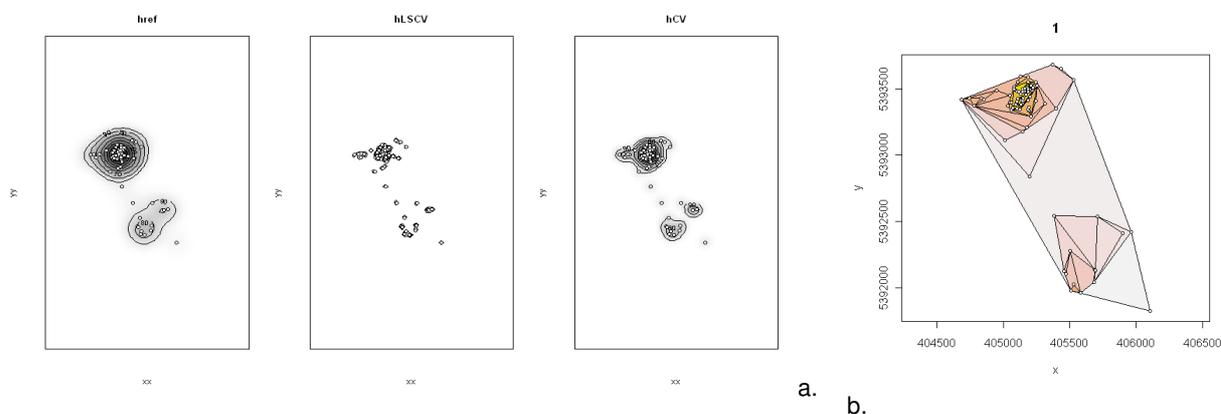


Figure 4 : Représentation possible du domaine vital des chauves-souris forestières, à l'aide de la méthode probabiliste du kernel avec différents facteurs de lissage (h_{ref} , h_{LSCV} et h_{CV} , a) et à l'aide des méthodes par polygone convexe (ici seul l'ICP est représenté en b, le MCP correspondant à l'ensemble des surfaces colorées de l'ICP). L'individu représenté (1Mbe2006-3-F-J-940) comptait 120 localisations. Les modélisations ont mis en évidence un DV à plusieurs centres, impliquant ici l'utilisation de h_{CV} pour le kernel, et de l'ICP plutôt que le MCP pour les polygones convexes.

¹⁹ L'ensemble des données ayant permis de réaliser cette synthèse se trouve en annexe 6.2.

3.4. Surface des domaines vitaux et facteur de lissage

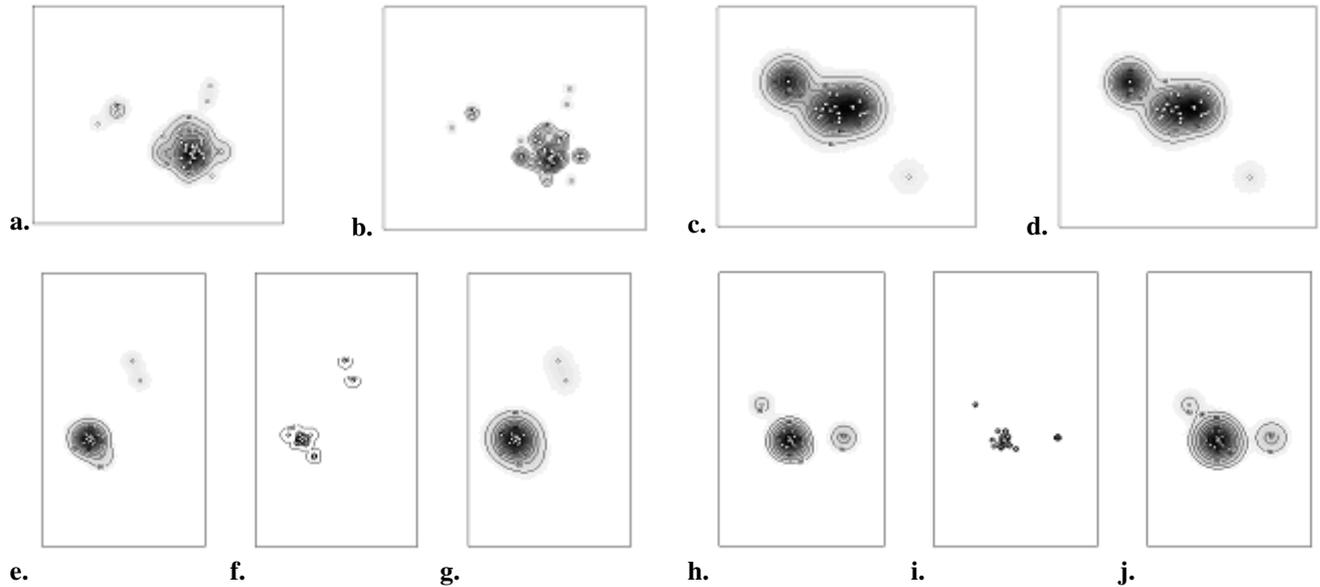


Figure 5 : Formes du DV obtenues par la méthode du Kernel individus de *M. bechsteinii* FA478 (a : h_{ref} , b : h_{CV}), FA578 (c : h_{ref} , d : h_{CV}) et FA263 (e : h_{ref} , f : h_{LSCV} , g : h_{CV}), puis de *M. nattereri* FJ898 (h : h_{ref} , i : h_{LSCV} , j : h_{CV}). La forme du DV peut varier selon le h choisi.

Les facteurs de lissage calculés à l'aide de *adehabitatHR* sont très proches de ceux obtenus à partir d'ASU. La plupart des modèles retenus sont issus des calculs à l'aide de h_{CV} (tableau 6). Mais dans plusieurs cas, il n'est pas possible d'obtenir un modèle de façon certaine, et plusieurs représentations sont possibles. Par exemple, dans la figure 5, l'individu FA478 a un DV clairement multimodal (le modèle 2BVN est sélectionné par ASU, valeurs des AICc non montrées ici), ce qui incite l'opérateur à retenir le modèle proposé en utilisant h_{CV} . Par contre, l'individu FA578 devrait avoir un DV multimodal (modèle sélectionné : 2CN). Pourtant d'après ASU, les deux représentations proposées par h_{ref} et par h_{CV} ne permettent pas de définir clairement le meilleur modèle. De plus, le modèle obtenu à partir de h_{LSCV} n'est pas convergent ; le DV s'obtient donc en retenant la représentation la moins consommatrice d'espace (donc concentrant le plus les probabilités de localisations). Est alors retenu le modèle obtenu à l'aide d' h_{CV} . Pour l'individu FA263, ASU identifie un modèle multimodal, or, les représentations de DV obtenus à l'aide de h_{ref} et h_{CV} ne conviennent pas (unimodal). Cette fois, le modèle obtenu par h_{LSCV} est convergent et semble correspondre. Enfin, un modèle multimodal est choisi pour l'individu FJ898. Même si le modèle généré par h_{LSCV} converge, qu'il est multimodal et qu'il minimise la surface du DV en concentrant les probabilités de localisation de l'animal juste autour des localisations réelles, il apparaît que le modèle obtenu par h_{ref} s'approche plus d'une réalité écologique sur les probabilités d'utilisation de l'espace. Cela dit, le modèle obtenu avec ASU pour cet individu est de type 2CN, correspondant à un individu ayant principalement deux centres d'utilisation dans le DV, centres vers lesquels l'animal converge régulièrement, même s'il chasse sur l'ensemble de son DV. Ainsi la représentation obtenue avec h_{ref} correspond mieux à cette modélisation, en comparaison de celle obtenue avec h_{LSCV} . Le résumé des résultats obtenus pour représenter le DV de chaque individu à partir de chacun des quatre facteurs de lissage est dans le tableau ⁷²⁰. Ce tableau montre que la

²⁰ L'ensemble des représentations se trouvent en annexe 1

forme des DV est multimodale pour chacune des quatre espèces. Si h_{LSCV} procure systématiquement les meilleures représentations, le problème de convergence régulier chez ce facteur de lissage empêche son utilisation régulière. h_{moy} devient alors le facteur de lissage le plus adéquat.

Tableau 6 : Nombre de fois que chaque facteur de lissage a été sélectionné pour représenter le DV de chaque individu de quatre espèces de Chiroptères suivis par télémétrie par la méthode du Kernel, pour h_{ref} , h_{LSCV} et h_{CV} . La sélection a été réalisée à l'aide de la valeur de l'AICc des modèles permettant de représenter le DV (entre des modèles unimodaux (CU), bimodaux (BVN) ou multimodaux (2BVN ou 2CN) et les représentations graphiques de la forme du DV obtenues pour chaque facteur de lissage. Les formes très proches de certains DV obtenues parmi les trois représentations n'ont pas toujours permis de sélectionner une seule représentation du DV et deux facteurs de lissage peuvent convenir. Ces cas sont notés entre parenthèses.

	N	h_{ref}	h_{LSCV}	h_{CV}
<i>Myotis bechsteinii</i>	44	2 + (5)	6 + (1)	25 + (7)
<i>Myotis nattereri</i>	17	3 + (3)	1	9 + (1)
<i>Plecotus auritus</i>	63	7 + (15)	8 + (1)	32 + (7)
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	8	5 + (2)	0	2
Total		17 + (25)	15 + (2)	68 + (15)

Tableau 7 : Pourcentage des formes attendues (à partir des AICc obtenues avec ASU) et observées (à l'aide des représentations graphiques) des domaines vitaux générées avec la méthode du Kernel, entre des domaines vitaux unimodaux, bimodaux et multimodaux, pour les quatre Chiroptères suivis par télémétrie en forêts de Rambouillet et de Tronçais entre 2006 et 2009 et à partir des quatre facteurs de lissage étudiés h_{ref} , h_{LSCV} , h_{CV} et h_{moy} .

Espèce	N	Méthode	unimodal	bimodal	multimodal
<i>Myotis bechsteinii</i>	44	Attendu - ASU	0,0	4,5	95,5
		Observé - h_{ref}	11,4	38,6	50,0
		Observé - h_{LSCV}	0,0	2,3	97,7
		Observé - h_{CV}	2,3	22,7	75,0
		Observé - h_{moy}	4,9	19,5	75,6
<i>M. nattereri</i>	17	Attendu - ASU	5,9	0,0	94,1
		Observé - h_{ref}	35,3	17,6	47,1
		Observé - h_{LSCV}	0,0	0,0	100,0
		Observé - h_{CV}	17,6	11,8	70,6
		Observé - h_{moy}	5,9	0,0	94,1
<i>Plecotus auritus</i>	63	Attendu - ASU	3,2	12,7	84,1
		Observé - h_{ref}	51,6	29,7	18,8
		Observé - h_{LSCV}	7,8	4,7	87,5
		Observé - h_{CV}	24,2	33,9	41,9
		Observé - h_{moy}	26,7	28,3	45,0
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	8	Attendu - ASU	0,0	0,0	100,0
		Observé - h_{ref}	37,4	37,4	25,1
		Observé - h_{LSCV}	0,0	0,0	100,0
		Observé - h_{CV}	12,6	50,0	37,4
		Observé - h_{moy}	-	-	-

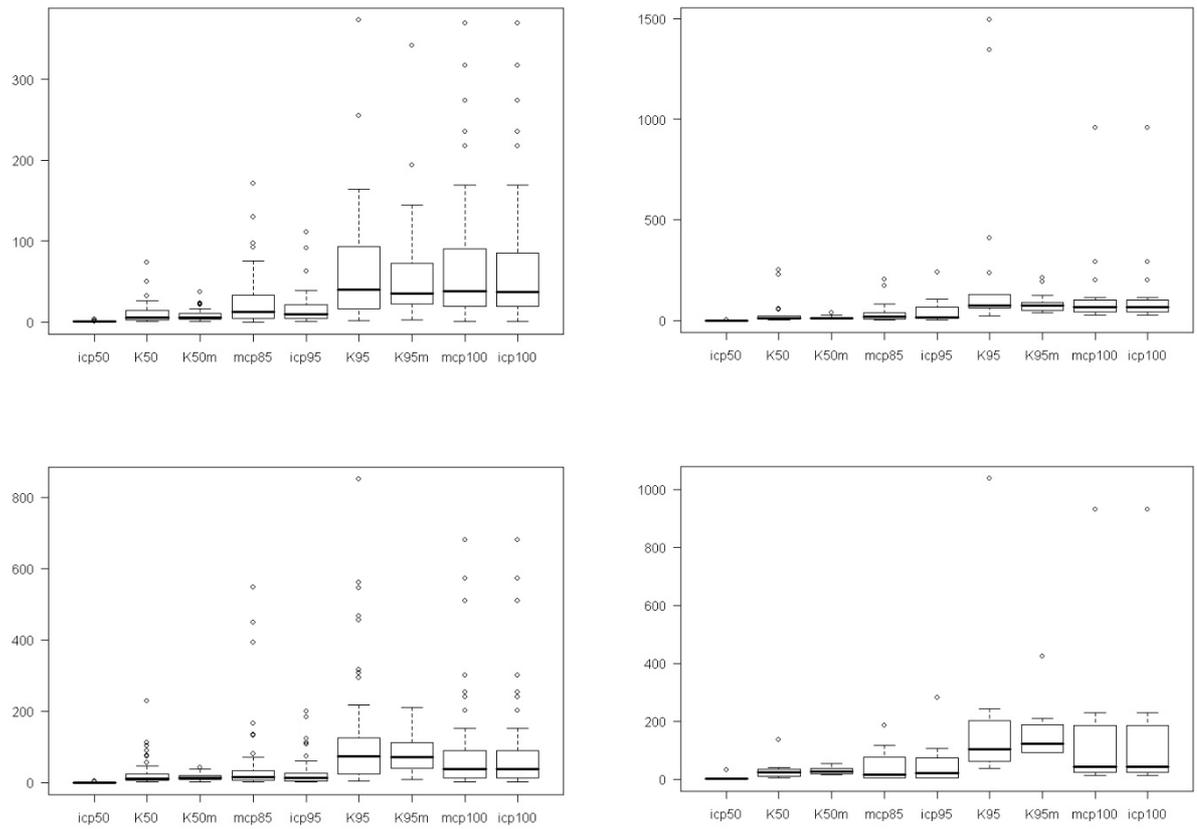


Figure 6 : Comparaison pour *Myotis bechsteinii* (en haut à gauche, n=44), *M. nattereri* (en haut à droite, n=17), *Plecotus auritus* (en bas à gauche, n=63) et *Pipistrellus pipistrellus* (en bas à droite, n=8) des surfaces des DV calculées à partir des méthodes de l'ICP à 95% (icp95), du Kernel à 95% (K95), du Kernel à 95% avec le facteur de lissage h_{moy} (K95m), du MCP (mcp100) et de l'ICP à 100% (icp100), puis des centres d'activité calculées à partir des méthodes de l'ICP à 50% (icp50), du Kernel à 50% (K50) et du Kernel à 50% avec le facteur de lissage h_{moy} (K50m). A été ajouté le calcul du MCP à 85% des localisations, pour comparaison avec l'ICP à 95% dont les résultats sont proches. Les Kernels à 50 et 95% présentés ici ont été diversement calculés avec les facteurs de lissage h_{ref} , h_{LSCV} et h_{CV} , selon la pertinence des modélisations obtenues avec ASU (non présentées ici).

Les surfaces des domaines vitaux et des centres d'activités ont été comparées pour les quatre espèces étudiées pour différentes méthodes de calcul : ICP à 95%, Kernel à 95%, Kernel à 95% avec le facteur de lissage h_{moy} , MCP et ICP à 100%, ICP à 50%, Kernel à 50%, et Kernel à 50% avec le facteur de lissage h_{moy} (figure 6). Quelques tests complémentaires ont révélé des valeurs proches entre l'ICP à 95% et le MCP à 85%, qui a donc été ajouté. Leurs valeurs sont très hétérogènes selon la méthode utilisée. L'utilisation de h_{moy} pour calculer les surfaces des centres d'activité et des DV affine les résultats en comparaison de l'utilisation du h classique. L'utilisation de l'ICP permet de réduire sensiblement les surfaces obtenues à l'aide du Kernel (tant pour le h classique que pour h_{moy}). Enfin, les MCP proposent des surfaces plus élevées que l'ICP, sauf pour le MCP à 100% et l'ICP à 100% qui sont logiquement identiques. Le tableau 8 présente les différentes surfaces calculées pour le DV puis pour les centres d'activité de chaque espèce, obtenues avec les sept méthodes de calcul énumérées plus haut. L'ICP à 100% et l'ICP à 95% étant respectivement identiques au MCP à 100% et au MCP à 85%, nous avons choisi de ne pas reporter les résultats obtenus. Selon les méthodes utilisées, les surfaces des DV varient de 17,79

$\pm 23,09$ à $73,34 \pm 88,16$ ha pour *M. bechsteinii*, de $43,77 \pm 59,47$ à $255,29 \pm 448,71$ ha pour *M. nattereri*, de $26,02 \pm 39,63$ à $118,39 \pm 158,96$ ha pour *P. auritus*, et de $63,08 \pm 94,83$ à $225,38 \pm 334,58$ ha pour *P. pipistrellus*. Les surfaces des centres d'activité varient de $0,28 \pm 0,62$ à $10,59 \pm 3,89$ ha pour *M. bechsteinii*, de $0,53 \pm 0,83$ à $41,50 \pm 76,09$ ha pour *M. nattereri*, de $0,34 \pm 0,54$ à $23,10 \pm 35,74$ ha pour *P. auritus*, et de $0,26 \pm 0,27$ à $34,97 \pm 42,82$ ha pour *P. pipistrellus*. Ce résultat montre très largement que le choix de la méthode de calcul des surfaces de centres d'activité et de DV a un impact considérable sur les résultats. Toutefois, ce sont toujours les valeurs de l'ICP qui minimisent les surfaces des centres d'activité et des DV, alors que seuls les Kernel utilisés à l'aide de h_{moy} proposent les meilleures moyennes de surfaces (avec un écart-type inférieur à la valeur moyenne).

Tableau 8 : Comparaison de la surface (en ha) des centres d'activité et des DV calculés respectivement pour les quatre Chiroptères étudiés, à l'aide de : le Polygone Incrémenté par Grappes pour 50% (ICP50), le Kernel à 50% de la distribution (à partir des modèles de h validés avec ASU : K50) et le Kernel à 50% calculé à l'aide de h_{moy} (K50m et K95m), puis le Polygone Incrémenté par Grappes pour 95% (ICP95), le Polygone Convexe Minimum (MCP), le Kernel à 95% de la distribution (à partir des modèles de h validés avec ASU : K95) et le Kernel à 95% calculés à l'aide de h_{moy} (K95m).

	Domaines vitaux				Centres d'activité		
	ICP95	MCP	K95	K95m	ICP50	K50	K50m
<i>Myotis bechsteinii</i>	17,79±23,09	73,34±88,16	63,77±72,79	59,74±61,56	0,28±0,62	10,59±3,89	9,44±7,48
<i>Myotis nattereri</i>	43,77±59,47	134,34±222,81	255,29±448,71	83,99±49,40	0,53±0,83	41,50±76,09	12,39±8,82
<i>Plecotus auritus</i>	26,02±39,63	83,56±130,74	118,39±158,96	77,67±47,50	0,34±0,54	23,10±35,74	14,96±9,44
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	63,08±94,83	180,80±312,59	225,38±334,58	164,90±112,79	0,26±0,27	34,97±42,82	28,96±12,55

4. Discussion.

4.1. Définition du domaine vital d'un Chiroptère forestier

La plupart des travaux utilisant le domaine vital de Chiroptères en forêt comme représentation de l'occupation de l'espace par des individus (notamment pour des études de sélection d'habitat), ne s'intéressent pas à l'occupation des domaines vitaux. Pourtant, une telle étude devrait être préalable à toute analyse d'utilisation de l'espace et devient cruciale pour déterminer l'effort de prospection minimal nécessaire dans la perspective de conservation d'une espèce (Swihart *et al.* 1985a; Harris *et al.* 1990; Otis & White 1999; Wauters *et al.* 2007). L'absence de consensus sur une méthode standard, puis de tests méthodologiques propres à chaque type de jeux de données, sont d'ailleurs à l'origine de nombreuses erreurs commises par les chercheurs voulant modéliser le DV des animaux qu'ils étudient (Laver *et al.* 2008). Les Chiroptères n'y échappent pas (Lacki *et al.* 2007; Amelon *et al.* 2009). Nous souhaitons donc éclairer le débat pour les Chiroptères forestiers.

Il est important de considérer que le domaine vital étudié à l'aide de la télémétrie pour des Chiroptères forestiers de taille moyenne se limite à une très courte période de l'activité des

animaux, une à deux semaines seulement (Smith *et al.* 2005; Amelon *et al.* 2009). Ainsi, toute analyse du domaine vital d'un Chiroptère omet probablement une grande part des facteurs influençant l'installation d'un animal sur un espace donné (Lacki *et al.* 2007). De plus, le DV d'un individu dépend étroitement du groupe auquel il appartient. Les femelles se réunissent en colonie de reproduction, qui favorise les échanges sociaux entre les individus (Kerth *et al.* 2001), et qui assure aussi un meilleur élevage des jeunes (Entwistle *et al.* 1997). Les DV des individus d'une même colonie ne sont donc pas indépendants (Amelon *et al.* 2009). La définition d'un DV pour ces espèces se complique dans la mesure où les animaux changent régulièrement de gîte (situation de métacolonie) (Kerth 2008; Kerth *et al.* 2011). De plus, les besoins énergétiques et le comportement des animaux varient en fonction des saisons (et de l'âge et du sexe des animaux) : gestation au printemps puis mise bas, élevage des jeunes en été pour les femelles, alors que les mâles restent la plupart du temps solitaires, rassemblements pour la reproduction en automne, repos prolongé en hiver (Neuweiler 2000; Kunz & Fenton 2003). Représenter le DV d'un tel animal est donc difficile et soumis aux contraintes technologiques, surtout pour ces animaux de petite taille (nombre de localisations potentielles réduit, difficulté de suivre les déplacements de nuit,...). Fieberg & Börger (2012) concluent que définir le domaine vital d'un organisme doit tenir compte de la manière de récolter les localisations. Dans le cas de Chiroptères européens de plaine (entre 5 et 30g), la limite technologique reste le premier facteur limitant pour définir le DV d'un animal, avec des émetteurs ne devant pas dépasser 5% du poids de l'animal (Lacki *et al.* 2007; Amelon *et al.* 2009). Nous retiendrons donc la définition de Kernohan *et al.* (2001) qui introduit indirectement la notion de limite technologique ou méthodologique, en définissant le DV comme l'étendue de surface avec une probabilité d'occurrence d'un animal durant une période de temps spécifique, dans laquelle sont repérés un ou plusieurs centres d'activité ou noyaux de présence à utilisation différenciée dans le temps selon les ressources disponibles.

La méthode d'acquisition des localisations sur le terrain revêt pour ces animaux un caractère crucial (Smith *et al.* 2005; Lacki *et al.* 2007; Amelon *et al.* 2009). Certains observateurs travaillaient seuls pour localiser les Chiroptères (Bontadina *et al.* 2002; Zeale *et al.* 2012). Hormis pour la méthode du homing, notre expérience du terrain en forêt ne rend pas crédible la possibilité de localiser un animal seulement à l'aide d'un azimuth à partir d'une position GPS puis en estimant la distance en s'appuyant sur le gain du récepteur et la puissance du signal reçu, d'autant plus en forêt (Chu *et al.* 1989). Les aléas liés à la météo, à la végétation et au relief ainsi que la qualité du matériel de réception créent des biais de réception pouvant aller de quelques dizaines à plusieurs centaines de mètres, et ne permettent pas toujours de récupérer des positions valides (Kenward 2001; Lacki *et al.* 2007; Amelon *et al.* 2009). Seules les méthodes du homing d'une part, de la triangulation simultanée et coordonnée à au moins trois observateurs d'autre part permettent d'obtenir des localisations de qualité suffisante pour définir le DV des animaux (Amelon *et al.* 2009; Preatoni *et al.* 2011). Nous avons appliqué ces recommandations pour acquérir nos données.

4.2. Choix de la méthode pour représenter le domaine vital d'un Chiroptère forestier

Un opérateur qui étudie les chauves-souris en forêt à l'aide de la télémétrie doit intégrer différentes contraintes techniques : une durée limitée de la batterie de l'émetteur, un terrain difficile d'accès de nuit compliquant l'acquisition des localisations et des émissions VHF souvent masquées par les micro reliefs et la végétation forestière (Smith *et al.* 2005; Lacki *et al.* 2007;

Amelon *et al.* 2009). De fait, les méthodes mettant l'accent sur les trajectoires des animaux, qui nécessitent de longues durées de suivi et plusieurs centaines de localisations (Getz *et al.* 2004; Horne *et al.* 2007a; Huck *et al.* 2008) sont actuellement inapplicables pour des Chiroptères forestiers. Les différentes représentations du DV que nous avons réalisées montrent la plupart du temps une distribution multimodale des localisations. Cela induit une sélection de plusieurs secteurs du DV ou de centres d'activité au sens de Hayne (1949) par les animaux. Cependant, parmi les zones non utilisées, certaines jouent un rôle dans le DV (au moins pour les déplacements). Cette absence peut aussi être liée à une difficulté des opérateurs à observer les animaux dans ces vides, biais bien connu en télémétrie (Swihart & Slade 1997; Börger *et al.* 2006a; Amelon *et al.* 2009; Rowcliffe *et al.* 2012), ou à une utilisation à une autre période de leur cycle biologique. Les méthodes de l'ICP et du Kernel qui proposent plusieurs centres d'activité possibles (Powell 2000; Kenward *et al.* 2001; Kernohan *et al.* 2001) paraissent donc plus appropriées que des méthodes comme le MCP qui donne autant de poids à chaque endroit retenu pour définir le DV (Harris *et al.* 1990; White *et al.* 1990). Les calculs de surface entre ces deux méthodes ont montré que l'ICP minimisait largement les mesures en comparaison du Kernel, probablement parce que cette méthode concentre davantage le DV entre les localisations les plus proches les unes des autres (Kenward *et al.* 2001) alors que le Kernel englobe des espaces plus importants qui présentent une probabilité de présence autour des localisations (Kernohan *et al.* 2001; Powell *et al.* 2012).

Toute étude visant à comparer des surfaces de DV individuel entre populations ou entre espèces, ou à comparer des distributions d'utilisation de l'espace, nécessite de limiter la représentation du DV aux centres d'utilisation réelle pour se rapprocher de la réalité biologique des espèces étudiées (en intégrant le comportement des individus) (Börger *et al.* 2006a; Amelon *et al.* 2009; Cumming *et al.* 2012; Moorcroft 2012; Powell *et al.* 2012). De plus, chaque localisation doit inévitablement être associée à un polygone d'incertitude, sauf pour les « homing-in » (Lacki *et al.* 2007). Cela implique qu'il est difficile d'identifier les frontières précises du DV d'un individu. Il s'avère que les méthodes probabilistes souffrent moins d'erreur dans l'estimation du DV que toutes les autres méthodes paramétriques, surtout sur les frontières (Swihart *et al.* 1997; Cumming *et al.* 2012; Powell *et al.* 2012). En effet, l'ICP s'appuie sur des localisations certaines aux frontières et s'adapte donc mal à des données présentant de l'incertitude (Kernohan *et al.* 2001; Amelon *et al.* 2009; Cumming *et al.* 2012; Powell *et al.* 2012). De plus, les valeurs de l'ICP à 95% de la distribution devraient être proches du MCP, ce qui est loin d'être le cas ici. Ce résultat implique que le poids donné aux 5% de points les plus extrêmes du DV des individus est très élevé. Ce phénomène peut révéler plusieurs biais : il est possible que ces points soient révélateurs d'une présence sous-estimée des animaux autour de ces points extrêmes, ou au contraire ces points ne représentent que des visites occasionnelles de sites en marge du DV. Ainsi, l'ICP ne peut pas être retenu comme une méthode pertinente pour ces Chiroptères forestiers. Si la façon de représenter le DV pour un animal fait toujours débat, deux facteurs prévalent pour le qualifier : la familiarité et l'utilisation (Powell 2000). Concernant ces deux éléments, il nous semble que le Kernel apporte les informations les plus précises pour représenter le DV d'un Chiroptère forestier, en mettant l'accent principalement sur les probabilités de présence autour des localisations exactes, donc sur la familiarité autour de l'utilisation certaine. Lors de notre étude, la prise de données très régulière et une localisation précise, soit par Homing-In, soit par triangulation rapprochée, nous a permis d'estimer une erreur maximale des localisations de quelques dizaines de mètres. Néanmoins, près de 20% des localisations obtenues ont été éliminées du jeu de données car considérées peu fiables (au-delà de 30m d'erreur). Leur conservation aurait probablement impliqué des résultats très

différents. Fixer les limites d'un DV par un modèle paramétrique à un point dont la localisation présente une incertitude ne nous semble pas correct, même si l'erreur reste faible, d'autant que l'animal a pu se déplacer à proximité de ce point sans que l'opérateur s'en soit rendu compte²¹, à cause de sa fatigue, du terrain difficile d'accès ou de la rapidité de déplacement de l'animal suivi (Amelon *et al.* 2009). Dans ce cas, il convient de conserver les surfaces proches des probabilités de présence à proximité de chacun des points comme des zones potentielles de présence de l'animal. Le Kernel répond à ces contraintes.

4.3. Choix du facteur de lissage

Du facteur de lissage h dépend la représentation du DV par le Kernel (Worton 1995; Horne *et al.* 2006a). Nous rappelons que cette méthode doit fournir un mode de représentation du DV qui doit avant tout avoir de la valeur biologique et doit révéler la structure du DV sans le surestimer ni créer des isolats représentant un DV discontinu sans valeur écologique (Hemson *et al.* 2005). Dans bien des situations, les modèles à considérer comme valides pour les espèces que nous avons étudiées sont issus des calculs de DV à partir de la méthode du Kernel avec h_{CV} . Horne & Garton (2006a) ont démontré que h_{CV} est en effet le facteur de lissage le plus souvent pertinent surtout pour des échantillons inférieurs à 50 localisations (cas récurrent pour les Chiroptères forestiers) et pour des analyses de DV explorant l'intensité de l'utilisation de l'espace, h_{LSCV} nécessitant un grand nombre de localisations (souvent plus de 200) (Hemson *et al.* 2005; Horne & Garton 2006a), et présentant des problèmes de convergence. Un autre facteur de lissage, h_{adj} (Wauters *et al.* 2007), qui s'appuie sur le calcul de h_{LSCV} , a été utilisé pour *Plecotus macrobullaris*, mais les auteurs se sont heurtés à un problème de convergence pour le calcul du DV de certains individus (Preatoni *et al.* 2011). Tant h_{LSCV} que h_{adj} ne nous semblent pas adaptés pour le calcul du DV de Chiroptères forestiers. Enfin, l'utilisation d'un facteur de lissage moyen h_{moy} partagé par plusieurs individus d'un même groupe s'est révélé intéressant pour des Chiroptères forestiers vivants en colonie, et dont tous les individus sont soumis aux mêmes conditions et pressions du milieu.

Pour *Myotis bechsteinii*, si nos résultats montrent que le Kernel basé sur h_{CV} semble le mieux adapté, certains DV nécessitent d'utiliser d'autres facteurs de lissage. Au regard des résultats obtenus pour *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*, nous faisons le même constat. Dans les trois cas, h_{CV} pourrait traduire le comportement territorial de ces espèces glaneuses (Patterson *et al.* 2003). h_{ref} est par contre dominant pour représenter le DV de *Pipistrellus pipistrellus* (espèce de lisière non territoriale). Nous avons observé jusqu'à cinq individus de *M. nattereri* chasser en groupe dans un bouquet de *Betula pubescens*, comportement de partage de terrain de chasse connu chez d'autres Chiroptères insectivores, procurant un bénéfice à chaque individu en période moins riche en proies (Dechmann *et al.* 2009), ou au contraire comportement d'exploitation optimisée d'une ressource abondante ponctuellement dans le temps et l'espace.

²¹ les individus allant très probablement à proximité de chaque localisation pour y glaner d'autres proies, éventuellement à plusieurs dizaines de mètres de part et d'autre de ces localisations, en « sortant » quelquefois de la surface calculée

4.4. L'autocorrélation, un avantage méthodologique ?

L'utilisation des méthodes mettant l'accent sur les trajets utilisés par les animaux pour aller d'un centre d'activité à l'autre (KBB et LoCoH) a été vaine, par la trop faible surface des DV de ces animaux pour que ces méthodes soient appliquées (surtout pour les trois espèces forestières), mais aussi par le fait qu'elles sont sédentaires et attachées à un espace, sans que les trajets soient faciles à représenter ou à mettre en valeur (sur la durée du suivi réalisé), comme ces méthodes l'exigent (Getz *et al.* 2007; Horne *et al.* 2007a). KBB et LoCoH pourraient être utilisables si les méthodes de suivi des Chiroptères en forêt permettaient des suivis sur de longues périodes, au regard des résultats obtenus sur d'autres espèces dont les DV ne sont pas plus grands que ceux des Chiroptères et dont la taille autorise de les équiper d'émetteurs à longue durée d'émission VHF ou de récepteurs GPS (Bullard 1991; Getz *et al.* 2007; Horne *et al.* 2007a; Huck *et al.* 2008).

Si ces méthodes visent à intégrer les parcours des animaux, c'est notamment pour tenir compte de l'autocorrélation temporelle et spatiale de jeux de données issues de télémétrie. Il s'avère que, même si l'objectif de ces méthodes est de la minimiser, il est impossible de l'éliminer. Compte tenu du fait que certains animaux réalisent une carte cognitive de leur environnement (Börger *et al.* 2008; Spencer 2012), ils sont aussi capables d'utiliser la connaissance de leur environnement pour prévoir leurs déplacements et donc se concentrer sur les sites les plus favorables (Börger *et al.* 2008; Moorcroft 2012; Powell *et al.* 2012; Spencer 2012). Compte tenu que ces animaux sont capables de mémoriser leur environnement et de communiquer pour transmettre de l'information à d'autres individus sur les ressources accessibles (Kerth *et al.* 2006; Ruczynski & Barton 2012; Ross & Holderied 2013), et au regard de nos résultats, il est probable que les Chiroptères aient la capacité de construire une telle carte cognitive de leur environnement. L'autocorrélation spatiale et temporelle peut constituer un avantage qu'il convient de conserver et de prendre en compte pour mieux comprendre les phénomènes écologiques en jeu dans l'utilisation d'un DV par un animal (Powell 2000; Börger *et al.* 2006b; Spencer 2012). Dans notre étude, l'autocorrélation concernait spatialement 60% des individus (79/132) et temporellement 50% des individus (65/132), toutes espèces confondues, mais essentiellement pour des couples de données inférieures à 10 minutes, contre 20 à 30 minutes pour les mammifères terrestres de petite taille (Swihart & Slade 1986). L'autocorrélation sur ces couples de données a un impact sur le facteur de lissage h , donc sur la forme et la surface du DV. Il convient donc d'en tenir compte lors de l'interprétation de résultats, comme le suggèrent les précédents auteurs, quitte à supprimer certains couples de données pour renforcer la puissance des analyses, selon les objectifs de l'étude.

4.5. Nombre de localisations

Même si des DV représentés à partir de probabilités de présence sont inévitablement soumis à l'autocorrélation (cas du Kernel), il semble que les erreurs soient acceptables si l'échantillon est suffisamment important (Swihart *et al.* 1997). Le Kernel nécessiterait au moins entre 30 et 50 localisations pour être valide (Seaman *et al.* 1999; Horne & Garton 2006b). Nous avons mis en évidence que 60 et 70 localisations sont nécessaires pour *Myotis bechsteinii* alors qu'il n'en faut que 30 pour *Myotis nattereri* et entre 40 et 50 pour *Plecotus auritus*. Lundy *et al.* (2012)

montraient un début d'inflexion du DV à partir de 25 localisations pour *Myotis nattereri*. Ces différences entre les espèces pourraient s'expliquer par le comportement territorial de *M. bechsteinii* (Kerth *et al.* 2001), qui visite l'ensemble de son DV pour y procéder à un marquage, les deux autres espèces, non territoriales, limitant leurs visites aux centres d'intérêt pour les ressources disponibles.

En terme de temps passé pour obtenir ces localisations, 3.5 ± 0.95 nuits sont nécessaires pour *Myotis bechsteinii*, alors qu'il en faut 2.44 ± 0.53 pour *M. nattereri*, et 2.85 ± 0.95 pour *Plecotus auritus*. Nos résultats sont proches de ceux de Smith *et al.* (2005) qui avaient obtenu 4.6 ± 1.9 nuits nécessaires pour que le nombre de localisations soit suffisant pour réellement représenter le temps passé dans chaque habitat pour *M. nattereri*.

4.6. Recommandations méthodologiques

Le tableau 9 compare les différentes méthodes utilisées le plus couramment pour étudier le domaine vital et les centres d'activité. Pour des Chiroptères forestiers, nous pensons avoir suffisamment démontré l'intérêt de prendre en compte le comportement des animaux pour les analyses de DV, plaidant ainsi pour les méthodes probabilistes. De plus, la plupart des méthodes qui pourraient être employées pour modéliser le DV de Chiroptères en forêt souffrent des faiblesses technologiques du matériel aujourd'hui disponible (Amelon *et al.* 2009), et ainsi du nombre de localisations pouvant être récoltées. Peu de méthodes permettent alors de représenter et de calculer le DV des Chiroptères forestiers, seuls les Kernels répondent à ces contraintes. Puisqu'il n'est pas encore possible de modéliser finement les corridors empruntés par les animaux et que certains facteurs de lissage ne sont pas toujours congruents, comme h_{LSCV} et h_{adj} (Preatoni *et al.* 2011), il n'est pas souhaitable d'utiliser une autre méthode que le Kernel simple. Cette méthode peut s'avérer suffisamment stable pour calculer le DV, à condition de réaliser quelques tests de congruence et de toujours respecter la même procédure pour les études du même type (Börger *et al.* 2006a).

Tableau 9 (page suivante) : Comparaison des différentes méthodes de représentation et de calcul du domaine vital selon différents paramètres (de la structure du DV aux contraintes méthodologiques), et sélection de la méthode appropriée pour les Chiroptères forestiers.

	Nb de centres d'activité	Exclusion des vides	Modélisation du DV par densité d'activité	Forme du DV	Contours du DV	Nb de localisations nécessaires	L'animal peut-il être temporairement perdu?	Méthode de suivi de l'animal	Sensibilité de l'échelle choisie par l'opérateur	Méthode conseillée pour les Chiroptères forestiers
Polygone convexe minimum	1 seul centre possible	Non	Non	Polygone intégrant les vides non sélectionnés voire évités par l'animal	Nécessité de connaître de façon très précise les points extrêmes du DV, ne supporte pas l'imprécision	> 100	Oui	VHF ou GPS	Non	Non
Normal bivarié	1 seul centre possible	Non	Oui	Forme du DV limitée à une ellipse, quelle que soit la distribution réelle de l'animal	Contours du DV ne correspondant pas à la distribution réelle des localisations extrêmes	> 20	Oui	VHF ou GPS	Non	Non
Polygone par grappe incrémentée (ICP) / Domaine vital en grappe	Plusieurs centres	En partie seulement	En partie seulement	Plusieurs polygones représentant les secteurs principaux d'activité	Nécessite de connaître précisément les localisations délimitant les extrémités du DV	> 50	A éviter	VHF ou GPS	Non	Non
Moyenne harmonique	Plusieurs centres	Oui	Oui	Plusieurs polygones construits en réaffectant une valeur de présence potentielle à chaque point de la grille, qui réduit les effets des localisations aberrantes	Adapte le dessin des contours du DV en fonction des indices de densité de présence	> 70	A éviter	VHF ou GPS	Oui (sur les petites échelles)	Non
Kernel	Plusieurs centres	Oui	Oui	Représentation précise du nombre de centres, et met en avant l'intensité de l'utilisation de l'espace, soumis à l'autocorrélation (dépend du choix du facteur de lissage par l'opérateur)	Contours dessinés à partir des probabilités de présence calculées en fonction de la distance entre les centres et les localisations extrêmes**	> 30 (> 200 pour h_{LSCV} et h_{adj})	A éviter	VHF ou GPS	Non	Oui
Kernel adaptatif	Plusieurs centres	Oui	Oui	Représentation précise du nombre de centres, et met en avant l'intensité de l'utilisation de l'espace, peu soumis à l'autocorrélation mais nécessite l'utilisation de h_{LSCV}	Contours dessinés à partir des probabilités de présence calculées en fonction de la distance entre les centres et les localisations extrêmes**	> 30 (probablement plus)	A éviter	VHF ou GPS	Non	Non (instabilité dans la congruence du facteur de lissage)
Kernel par pont brownien	Plusieurs centres	Oui	Oui	Plusieurs centres reliés par des corridors, la trajectoire entre chaque fixe étant considérée comme une probabilité de présence de l'animal au sein du DV*	Contours dessinés à partir des probabilités de présence calculées en fonction de la distance entre les centres et les localisations extrêmes**	Plusieurs centaines	Non	GPS ou VHF de longue durée	Non	Non
Kernel (h_{LSCV}) intégrant le mouvement	Plusieurs centres	Oui	Oui	Plusieurs centres reliés par des corridors, le mouvement (comportement) entre chaque fixe étant considéré comme une probabilité de présence de l'animal au sein du DV*	Contours dessinés à partir des probabilités de présence calculées en fonction de la distance entre les centres et les localisations extrêmes**	>100	Non	GPS	Non	Non
LoCoH	Plusieurs centres	Oui	Oui	Plusieurs centres reliés par des corridors, la trajectoire entre chaque fixe étant considérée comme une probabilité de présence de l'animal au sein du DV*	Contours dessinés à partir des probabilités de présence calculées en fonction de la distance entre les centres et les localisations extrêmes**	Plusieurs centaines	Non	GPS	Non (adapté aux animaux à grand rayon d'action)	Non

* L'autocorrélation est considérée comme un avantage. ** Les localisations extrêmes peuvent être imprécises.

Afin de mettre en avant les centres d'activité, c'est-à-dire les surfaces (généralement petites) où les animaux concentrent au moins la moitié de leurs activités au sens de Hayne (1949), nous incitons à l'utilisation du Kernel à 50%. Conjointement, il est important de pouvoir représenter l'intégralité de la surface probable utilisée par l'animal suivi, à la fois en excluant les vides non sélectionnés et en tentant de repousser les frontières de ce DV vers les isopleths les plus éloignés (au regard des localisations les plus éloignées des centres d'activité) comme le recommandent certains auteurs (Kernohan *et al.* 2001; Lichti *et al.* 2011). Le Kernel à 95% nous apparaît alors comme le meilleur compromis, à condition que la sélection du facteur de lissage évite la production de modèles incohérents avec la réalité biologique comme cela peut arriver avec le Kernel (Fieberg *et al.* 2012). Parce qu'il est souvent difficile d'obtenir un nombre suffisant de localisations pour chaque individu au sein d'un groupe, il est possible d'utiliser un facteur de lissage h_{moy} , correspondant à la moyenne des h de tous les individus de ce même groupe (par exemple au sein d'une colonie de reproduction), à condition néanmoins que les localisations aient été générées régulièrement chaque nuit, permettant d'apprécier l'ensemble de la surface couverte par l'individu. Si le nombre de localisations est suffisant, il convient de conserver la procédure permettant d'identifier le facteur de lissage le plus approprié. Le nombre d'individus suivis pour obtenir h_{moy} doit être au minimum de 15 (20 en intégrant le fait que certains individus sont difficiles à suivre au sein d'un groupe ou d'une colonie, et qu'ils peuvent manquer de localisations pour apporter suffisamment de pertinence aux analyses de données). Le calcul des surfaces de DV et des centres d'activité s'en trouve amélioré.

Les résultats d'analyses devant s'appuyer sur des données de télémétrie dépendent de l'intensité d'échantillonnage. Le nombre de localisations doit être si possible supérieur à 60 pour des espèces territoriales comme *M. bechsteinii* et à 40 pour des Chiroptères forestiers non territoriaux comme *M. nattereri* et *P. auritus*. Elles doivent être impérativement bien réparties sur la durée d'échantillonnage (pour éviter les périodes de disparition de l'animal vers des sites plus difficiles d'accès ou manqués par l'observateur car d'utilité très faible ou anecdotique pour l'animal étudié). Le temps idéal minimum entre les localisations doit être de 10 minutes pour limiter l'autocorrélation²², nécessitant plus de 3 nuits pour obtenir au moins 40 localisations. Nous préconisons enfin de rester prudent quant aux données de la première nuit consécutive à l'équipement, l'animal pouvant adopter un comportement anormal d'utilisation de l'espace à cause du stress lié à la manipulation.

5. Conclusion

Le niveau de précision que l'on peut donner au domaine vital d'un Chiroptère forestier est limité par la technologie utilisable actuellement, n'autorisant pas de réaliser des suivis sur plus de deux semaines consécutives pour des espèces proches de 10g. Powell (2000), Laver & Kelly (2008) et Riotte-Lambert *et al.* (2013) précisent que la définition du DV pour un animal nécessite un suivi répété sur l'individu, à des périodes différentes pendant lesquelles il adapte son utilisation des ressources disponibles à ses besoins. Cette consigne ne peut que très difficilement être respectée pour des Chiroptères forestiers

²² Nous rappelons que l'autocorrélation ne pose pas de problème méthodologique en soit, et qu'elle présente même un avantage pour les méthodes de représentation du DV s'appuyant sur les trajectoires des individus. Néanmoins, pour les suivis réalisés à l'aide d'émetteurs VHF, l'autocorrélation traduit généralement un problème de suivi de l'animal, qui a pu échapper aux observateurs pour aller sur des secteurs de son DV difficile d'accès pour les observateurs.

étudiés en milieu naturel. Ainsi, n'est-il pas illusoire d'espérer dessiner le DV d'un Chiroptère forestier ? Il reste néanmoins parfaitement acceptable de définir des DV saisonniers ou mensuels pour ces animaux (Lacki *et al.* 2007; Amelon *et al.* 2009), mais il faut alors en tenir compte dans les analyses. C'est donc le cas ici, et il n'est possible de fournir qu'un DV saisonnier pour les espèces étudiées, donc très partiel au regard du cycle annuel.

Compte tenu des biais du suivi télémétrique des Chiroptères forestiers, le Kernel est actuellement la meilleure méthode de représentation et de calcul de surface du domaine vital. Différentes préconisations doivent être respectées : localisations régulières (séparées d'au moins 10 minutes entre chaque), au moins 40 voire 60 localisations par individu selon l'espèce, au moins quinze individus par groupe et utilisation d'un facteur de lissage moyen à la colonie. Cette méthode devrait fiabiliser les résultats des études de domaine vital et de sélection d'habitats pour des Chiroptères forestiers, et permettre des comparaisons entre les études car elle est reproductible et a été testée, comme il est recommandé et souhaitable (Kenward 2001; Börger *et al.* 2008; Laver *et al.* 2008), en particulier pour les Chiroptères (Brigham 2007; Lacki *et al.* 2007; Amelon *et al.* 2009; Willig *et al.* 2009). Toute analyse de sélection d'habitat nécessite l'équipement de nombreux individus d'une même population pour que les résultats gagnent en crédibilité (Börger *et al.* 2006a). Notre préconisation de quinze individus suivis au minimum peut être sous-estimée pour ce type d'étude. Si le Kernel est contraint par divers biais méthodologiques, l'évolution actuelle des méthodes d'analyse (donnant plus de poids aux déplacements des animaux, donc à l'autocorrélation puis au comportement des individus qui mémorisent le paysage dans lequel ils évoluent) et des matériels (des émetteurs VHF vers la miniaturisation des GPS par exemple), devrait contribuer à améliorer encore les potentialités d'analyse future pour ces animaux (Van Moorter *et al.* 2009; Benhamou *et al.* 2010; Fieberg *et al.* 2012; Moorcroft 2012). Représenter le DV d'un Chiroptère devrait alors s'appuyer sur des méthodes permettant de se rapprocher de la réalité biologique (en permettant notamment de s'intéresser à d'autres unités de mesure, comme le temps passé par centre d'activité du DV, ou en intégrant les trajectoires ou les déplacements aux analyses), proposant alors au biologiste de mieux définir leur DV (Powell *et al.* 2012). En attendant, au regard des incertitudes autour du Kernel, les analyses de sélection d'habitat doivent s'appuyer sur une représentation la plus juste du DV des animaux étudiés pour en saisir le comportement d'utilisation de l'espace (et des ressources disponibles), puis se limiter aux localisations pour la mise en œuvre des analyses, les surfaces descriptives des ressources disponibles devant intégrer les zones de présence possible des animaux.

6. Bibliographie

- Amelon S.K., Dalton D.C., Millspaugh, J.J., Wolf S.A. 2009. Radiotelemetry - Techniques and analysis. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats (second edition)* (eds T.H. Kunz & S. Parsons), pp. 57-77. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Barataud M., Grandmange F., Duranel A., Lugon A. 2010. Etude d'une colonie de mise bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 - Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier. *Le Rhinolophe*, 18: 83-112.
- Benhamou S. 2011. Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *PLoS ONE*, 6, e14592. doi:10.1371/journal.pone.0014592.
- Benhamou S., Cornélis D. 2010. Incorporating movement behavior and barriers to improve kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management*, 74: 1353-1360.

- Bontadina F., Schofield H., Naef-Daenzer B. 2002. Radio-tracking reveals that lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) forage in woodland. *Journal of Zoology*, 258: 281-290.
- Börger L., Dalziel B.D., Fryxell J.M. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11: 637–650.
- Börger L., Franconi N., De Michele G., Gantz A., Meschi F., Manica A., Lovari S., Coulson T. 2006a. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1393–1405.
- Börger L., Franconi N., Ferretti F., Meschi F., De Michele G., Gantz A., Coulson T. 2006b. An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *The American naturalist*, 168: 471-485.
- Brigham M.R. 2007. Bats in forests: What we know and what we need to learn. In *Bats in forests - Conservation and management* (eds M.J. Lacki, J.P. Hayes & A. Kurta), pp. 1-15. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Bullard F. 1991. Estimating the home range of an animal: a brownian bridge approach. Master of Science, The Johns Hopkins University of North Carolina, Chapel Hill.
- Calenge C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197: 516-519.
- Calenge C. 2012. Package 'AdehabitatHR'. In *Home range Estimation. A collection of tools for the estimation of animals home range*. CRAN.
- Canty A., Ripley B. 2014. boot: Bootstrap Functions. R package version 3.0.0.
- Chu D.S., Hoover B.A., Fuller M.R. & Geissler P.H. (1989). Telemetry location error in a forested habitat. in *Proceedings of the Tenth International Symposium on Biotelemetry, 31 July–5 August 1988* (ed. C. J. Amlaner), pp. 188–194. Fayetteville, Arkansas, USA.
- Cumming G.S., Cornélis D. 2012. Quantitative comparison and selection of home range metrics for telemetry data. *Diversity and Distributions*, 18: 1057-1065.
- Dawo B., Kalko E.K.V., Dietz M. 2013. Spatial organization reflects the social organization in Bechstein's bats. *Annales of Zoological Fennici*, 50: 356-370.
- Dechmann D.K.N., Heucke S.L., Giuggioli L., Safi K., Voigt C.C., Wikelski M. 2009. Experimental evidence for group hunting via eavesdropping in echolocating bats. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, 276: 2721-2728.
- Dietz M., Pir J.B. 2009. Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg: implications for forest management and conservation. *Folia Zoologica*, 58: 327-340.
- Dray S., Royer-Carenzi M., Calenge C. 2010. The exploratory analysis of autocorrelation in animal-movement studies. *Ecological Research*, 25: 673-681.
- Drescher C., Niederfriniger O. 2003. Landscape use by the Great Mouse Eared Bats (*Myotis myotis*) in South Tirol: Telemetry. *Landschaftsnutzung der Grossen Mausohren (Myotis myotis Borkh., 1797) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Suedtirol: Teil 1: Telemetrie - Methodenentwicklung und -evaluation*. *Gredleriana*, 3: 231-242.
- Eichstädt H. 1997. Ressourcennutzung und Nischengestaltung einer Fledermausgemeinschaft im Nordosten Brandenburgs. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, 40: 3-171.
- Entwistle A.C., Racey P.A., Speakman J.R. 1997. Roost selection by the brown long-eared bat *Plecotus auritus*. *Journal of Applied Ecology*, 34: 399-408.
- Fieberg J. 2007. Kernel density estimators of home range: smoothing and the autocorrelation red herring. *Ecology*, 88: 1059-1066.
- Fieberg J., Börger L. 2012. Could you please phrase "home range" as a question? *Journal of Mammalogy*, 93: 890-902.

- Foerster C.R., Vaughan C. 2002. Home range, habitat use, and activity of Baird's Tapir in Costa Rica. *Biotropica*, 34: 423-437.
- Gaillard J.-M., Hebblewhite M., Loison A., Fuller M., Powell R., Basille M., Van Moorter B. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 2255-2265.
- Getz W.M., Fortmann-Roe S., Cross P.C., Lyons A.J., Ryan S.J., Wilmers C.C. 2007. LoCoH: Non parametric kernel methods for constructing home ranges and utilization distributions, *PLoS ONE*, 2: 1-11.
- Getz W.M., Wilmers C.C. 2004. A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions. *Ecography*, 27: 489-505.
- Giuggioli L., Abramson G., Kenkre V.M., Parmenter R.R., Yates T.L. 2006. Theory of home range estimation from displacement measurements of animal populations. *Journal of Theoretical Biology*, 240: 126-135.
- Giuggioli L., Bartumeus F. 2010. Animal movement, search strategies and behavioural ecology: a cross-disciplinary way forward. *Journal of Animal Ecology*, 79: 906-909.
- Greenaway F., Hill D. 2005. Woodland management advice for Bechstein's bat and barbastelle bat, Rep. No. Number 658. English Nature, Peterborough.
- Gurarie E., Andrews R.D., Laidre K.L. 2009. A novel method for identifying behavioural changes in animal movement data. *Ecology Letters*, 12: 395-408.
- Hansteen T.L., Andreassen H.P., Ims R.A. 1997. Effects spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *Journal of Wildlife Management*, 61: 280-290.
- Harris S., Cresswell W.J., Forde P.G., Trehwella W.J., Woollard T., Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20: 97-123.
- Hayne D.W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy*, 30: 1-18.
- Hemson G., Johnson P., South A., Kenward R., Ripley R., MacDonald D. 2005. Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology*, 74: 455-463.
- Hillen J., Kaster T., Pahle J., Kiefer A., Elle O., Griebeler E.M., Veith M. 2011. Sex-specific habitat selection in an edge habitat specialist, the western barbastelle bat. *Ann. Zool. Fennici*, 48: 180-190.
- Horne J.S., Garton E.O. 2006a. Likelihood cross-validation versus least squares cross-validation for choosing the smoothing parameter in kernel home-range analysis. *Journal of Wildlife Management*, 70: 641-648.
- Horne J.S., Garton E.O. 2006b. Selecting the best home range model: an information-theoretic approach. *Ecology*, 87: 1146-1152.
- Horne J.S., Garton E.O., Krone S.M., Lewis J.S. 2007a. Analyzing animal movements using brownian bridges. *Ecology*, 88: 2354-2363.
- Horne J.S., Garton E.O., Sager-Fradkin K.A. 2007b. Correcting home-range models for observation bias. *Journal of Wildlife Management*, 71: 996-1001.
- Huck M., Davison J., Roper T.J. 2008. Comparison of two sampling protocols and four home-range estimators using radio-tracking data from urban badgers *Meles meles*. *Wildlife Biology*, 14: 467-477.
- Kenward R. 2001. A manual for wildlife radio tagging, 2nd edition, Academic Press, New York.

- Kenward R.E., Clarke R.T., Hodder K.H., Walls S.S. 2001. Density and linkage estimators of home range: nearest-neighbor clustering defines multinuclear cores. *Ecology*, 82: 1905-1920.
- Kernohan B.J., Gitzen R.A., Millsbaugh J.J. 2001. Analysis of animal space use and movements. In *Radiotracking and Animal Populations*, M. J.J. & J.M. Marzluff (eds): pp. 125-166. Academic Press, San Diego.
- Kerth G., Wagner M., König B. 2001. Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioural and Ecological Sociobiology*, 50: 283-291.
- Kerth G., Safi K., König B. 2002. Mean colony relatedness is a poor predictor of colony structure and female philopatry in the communally breeding Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Behavioural and Ecological Sociobiology*, 52: 203-210.
- Kerth G., Ebert C., Schmidtke C. 2006. Group decision-making in fission-fusion societies: evidence from two field experiments in Bechstein's bats. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2785–2790.
- Kerth G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *BioScience*, 58: 737-746.
- Kerth G., Melber M. 2009. Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biological Conservation*, 142: 270-279.
- Kerth G., Perony N., Schweitzer F. 2011. Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission–fusion dynamics of their groups. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 2761-2767.
- Kie J.G., Matthiopoulos J., Fieberg J., Powell R.A., Cagnacci F., Mitchell M.S., Gaillard J.-M., Moorcroft P.R. 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 2221-2231.
- Kunz T.H., Fenton M.B. 2003. *Bat ecology*, The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Lacki M.J., Amelon S.K., Baker M.D. 2007. Foraging ecology of bats in forests. In *Bats in forests - Conservation and management*, M.J. Lacki, J.P. Hayes & A. Kurta (eds): pp. 83-127. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Laver P.N., Kelly M.J. 2008. A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management*, 72: 290-298.
- Lichti N.I., Swihart R.K. 2011. Estimating utilization distributions with kernel versus local convex hull methods. *Journal of Wildlife Management*, 75: 413-422.
- Lučan R.K., Radil J. 2010. Variability of foraging and roosting activities in adult females of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in different seasons. *Biologia*, 65: 1072-1080.
- Lundy M.G., Buckley D.J., Boston E.S.M., Scott D.D., Prodöhl P.A., Marnell F., Teeling E., Montgomery W.I. 2012. Behavioural context of multi-scale species distribution models assessed by radio-tracking. *Basic and Applied Ecology*, 13: 188–195.
- Mackie I.J., Racey P.A. 2007. Habitat use varies with reproductive state in noctule bats (*Nyctalus noctula*): Implications for conservation. *Biological Conservation*, 140: 70-77.
- Marzluff J.M., Millsbaugh J.J., Hurvitz P., Handcock M.S. 2004. Relating resources to a probabilistic measure of space use: forest fragments and Steller's jays. *Ecology*, 85: 1411-1427.
- McNab B. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *The American naturalist*, 97: 133-140.
- Meschede A., Heller K.-G. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe*, 16: 1-248.

- Minta S.C. 1992. Tests of spatial and temporal interaction among animals. *Ecological Applications*, 2: 178-188.
- Mitchell M.S., Powell R.A. 2004. A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecological Modelling*, 177: 209-232.
- Mitchell M.S., Powell R.A. 2012. Foraging optimally for home ranges. *Journal of Mammalogy*, 93: 917-928.
- Mohr C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American mammals. *American Midland Naturalist*, 37: 223-247.
- Moorcroft P.R. 2012. Mechanistic approaches to understanding and predicting mammalian space use: recent advance, future directions. *Journal of Mammalogy*, 93: 903-916.
- Moser B.W., Garton E.O. 2007. Effects of telemetry location error on space-use estimates using a fixed-kernel density estimator. *Journal of Wildlife Management*, 71: 2421-2426.
- Murphy S.E., Greenaway F., Hill D.A. 2012. Patterns of habitat use by female brown long-eared bats presage negative impacts of woodland conservation management. *Journal of Zoology*, 288: 177-183.
- Nams V.O. 2000. Locate III – radiotelemetry triangulation program. Pacer Computing, Tatamagouche, NS, Canada.
- Napal M., Garin I., Goiti, U. Salsamendi E., Aihartza J. 2010. Habitat selection by *Myotis bechsteinii* in the southwestern Iberian Peninsula. *Annales Zoologici Fennici*, 47: 239-250.
- Neuweiler G. 2000. *The biology of bats*, Oxford University Press edn. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Nilsen E.B., Pedersen S., Linnell J.D.C. 2008. Can minimum convex polygon home ranges be used to draw biologically meaningful conclusions? *Ecological Research*, 23: 635-639.
- Norbury G.L., Norbury D.C., Heyward R.P. 1998. Behavioral responses of two predator species to sudden declines in primary prey. *Journal of Wildlife Management*, 72: 45-58.
- Otis D.L., White G.C. 1999. Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. *Journal of Wildlife Management*, 63: 1039-1044.
- Parsons K.N., Jones G. 2003. Dispersion and habitat use by *Myotis daubentonii* and *Myotis nattereri* during the swarming season: implications for conservation. *Animal Conservation*, 6: 283-290.
- Patterson B.D., Willig M.R., Stevens R.D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In *Bat ecology*, T.H. Kunz & M.B. Fenton (eds): pp. 536-579. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Powell R.A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. In *Research techniques in animal ecology - Controversies and consequences*, L. Boitani & T.K. Fuller (eds): pp. 65-110. Columbia University Press, New York.
- Powell R.A., Mitchell M.S. 2012. What is a home range? *Journal of Mammalogy*, 93, 948-958.
- Preatoni D.G., Spada M., Wauters L.A., Tosi G., Martinoli A. 2011. Habitat use in the female Alpine long-eared bat (*Plecotus macrobullaris*): does breeding make the difference? *Acta Chiropterologica*, 13: 355-364.
- Reiter G., Pölzer E., Mixanig H., Bontadina F., Hüttmeir U. 2013. Impact of landscape fragmentation on a specialised woodland bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalian Biology*, 78: 283-289.
- Ross G., Holderied M.W. 2013. Chapter 11 - Learning and memory in bats: A case study on object discrimination in flower-visiting bats. In *Bat evolution, ecology, and conservation*, edited by Adams, R.A. & Pedersen, S.C., p207–224. New York: Springer Science & Business Media.
- Rowcliffe J.M., Carbone C., Kays R., Kranstauber B., Jansen P.A. 2012. Bias in estimating animal travel distance: the effect of sampling frequency. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 653-662.

- Ruczynski I., Barton K.A. 2012. Modelling sensory limitation: the role of tree selection, memory and information transfer in bats' roost searching strategies. *PLoS ONE* 7 (9): 8p. doi:10.1371/journal.pone.0044897
- Rutishauser M., Bontadina F., Braunisch V., Ashrafi S., Arlettaz R. 2012. The challenge posed by newly discovered cryptic species: disentangling the environmental niches of long-eared bats. *Diversity and Distributions*, 1-13.
- Seaman D.E., Millspaugh J.J., Kernohan B.J., Brundige G.C., Raedeke K.J., Gitzen R.A. 1999. Effects of sample size on Kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management*, 63: 739-747.
- Seaman D.E., Powell R.A. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, 77: 2075-2085.
- Siemers B.M., Kaipe I., Schnitzler H.-U. 1999. The use of day roosts and foraging grounds by Natterer's bats (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) from a colony in southern Germany. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 64: 241-245.
- Silverman B.W. 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*, Chapman & Hall/CRC, London.
- Smith P.G., Racey P.A. 2005. Optimum effort to estimate habitat use when the individual animal is the sampling unit. *Mammal Review*, 35: 295-301.
- Smith P.G., Racey P.A. 2008. Natterer's bats prefer foraging in broad-leaved woodlands and river corridors. *Journal of Zoology*, 275: 314-322.
- Spencer S.R., Cameron G.N., Swihart R.K. 1990. Operationally defining home range: Temporal dependence exhibited by Hispid Cotton Rats. *Ecology*, 71: 1817-1822.
- Spencer W.D. 2012. Home range and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy*, 93: 929-947.
- Swihart R.K., Slade N.A. 1985a. Influence of sampling interval on estimates of home-range size. *Journal of Wildlife Management*, 49: 1019-1025.
- Swihart R.K., Slade N.A. 1985b. Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*, 66: 1176-1184.
- Swihart R.K., Slade N.A. 1986. The importance of statistical power when testing for independence in animal movements. *Ecology*, 67: 255-258.
- Swihart R.K., Slade N.A. 1997. On testing for independence of Animal movements. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 2: 48-63.
- Van Moorter B., Visscher D., Benhamou S., Börger L., Boyce M.S., Gaillard J.-M. 2009. Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos*, 118: 641-652.
- Wauters L.A., Preatoni D.G., Molinari A., Tosi G. 2007. Radio-tracking squirrels: Performance of home range density and linkage estimators with small range and sample size. *Ecological Modelling*, 202: 333-344.
- White G.C., Garrott R.A. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data* Academic Press, Inc., San Diego.
- Willig M.R., Lyons S.K., Stevens R.D. 2009. Spatial methods for the macroecological study of bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats (second edition)* (eds T.H. Kunz & S. Parsons): pp. 216-245. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70: 164-168.
- Worton B.J. 1995. Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management*, 59: 794-800.

Zeale M.R.K., Davidson-Watts I., Jones G. 2012. Home range use and habitat selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*): implications for conservation. *Journal of Mammalogy*, 93: 1110-1118.

Chapitre 7 :

Influence de l'état des individus sur la surface du domaine vital pour trois Chiroptères forestiers

Influence de l'état des individus sur la surface du domaine vital pour trois Chiroptères forestiers

Résumé

Les besoins énergétiques des Chiroptères changent considérablement avec le temps. Pour les femelles d'espèces de Chiroptères insectivores, si la gestation nécessite un surcroît d'énergie, la période de l'allaitement semble la plus contraignante. Nous avons voulu montrer combien la condition corporelle et le statut reproducteur influencent le domaine vital individuel et les centres d'activité de trois espèces de Chiroptères forestiers européens. La surface des domaines vitaux est différente entre les trois espèces. *Myotis bechsteinii* exploite les plus petits domaines vitaux, alors que *Myotis nattereri* utilise les plus grands. La surface du domaine vital dépend de caractéristiques propres aux individus. Les femelles gestantes exploitent de grands domaines, alors que l'allaitement impose aux individus de sélectionner des terrains de chasse à proximité des gîtes. Les femelles non reproductrices, qui aident les femelles allaitantes chez *M. bechsteinii* et *M. nattereri*, utilisent des plus grands domaines que les femelles reproductrices, pouvant affecter la masse des individus chez *M. nattereri*. A l'inverse, les femelles non reproductrices de *P. auritus*, qui accompagnent peu les femelles allaitantes dans les gîtes, utilisent de petits domaines vitaux autour des gîtes. Enfin, les mâles de ces différentes espèces exploitent de petits domaines vitaux. Ces différents résultats permettent de proposer des stratégies spécifiques de gestion conservatoire de ces espèces à l'échelle des forêts en situation de forêts exploitées pour la production de bois.

Mots clé : Chiroptera – forêt tempérée – domaine vital – indice de masse corporelle – *Myotis bechsteinii* – *Myotis nattereri* – *Plecotus auritus* – valeur adaptative – comportement – statut reproducteur.

1. Introduction

Les besoins énergétiques des animaux varient au cours du temps pour un même individu en fonction de facteurs externes, comme la localisation géographique ou la saison, mais surtout de caractéristiques propres à l'animal, dont le sexe, l'âge et le statut reproducteur (Fieberg & Börger 2012), affectant les surfaces de domaines vitaux (Harris *et al.* 1990; Börger *et al.* 2006b). En effet le domaine vital d'un animal dépend des ressources disponibles, donc indirectement de la qualité des habitats disponibles. Plus la taille du domaine vital est importante, plus la dépense énergétique de l'animal pour le prospecter est élevée, affectant donc son état global (McNab 1963; Swihart *et al.* 1988; Mace & Harvey 1983; Kelt & Van Vuren 2001; Kie *et al.* 2010). Un animal recherche à maximiser l'exploitation des ressources dont il a besoin en minimisant ses déplacements. Les coûts de déplacement seront donc d'autant plus importants que ces ressources seront mal distribuées (Burt 1943; McNab 1963; Kenagy & Hoyt 1989; Kenward *et al.* 2001; Mitchell & Powell 2004). Les Chiroptères européens, espèces longévives dont le cycle biologique est profondément contraint par la saisonnalité du climat, de la disponibilité alimentaire et de la reproduction, sont de bons modèles d'étude. Chez les Chiroptères, l'animal peut limiter son domaine vital à la plus petite surface possible, recherchant alors le compromis entre le bénéfice lié à l'économie d'énergie pour se déplacer, et le coût énergétique pour s'accommoder d'une disponibilité en proies plus faible. A l'inverse, il peut prospecter de grandes surfaces, profitant ainsi d'une probable plus

grande disponibilité en proies dans l'espace, mais avec un coût de déplacement plus élevé. Ainsi par exemple les mâles de *Myotis daubentonii* apparaissent moins exigeants que les femelles, ces dernières sélectionnant les sites les plus productifs en insectes pour mettre bas et élever les jeunes (Angell *et al.* 2013). Par ailleurs, si la ségrégation sexuelle est la règle, les femelles peuvent s'accommoder de la présence de mâles si ces derniers leur apportent un bénéfice énergétique (apport de chaleur dans le gîte pendant les périodes froides par exemple) malgré le risque de compétition intra-spécifique pour l'accès à la nourriture (Angell *et al.* 2013).

Les besoins énergétiques impliquent une adaptation des déplacements et du domaine vital selon les espèces et le statut des individus. Chez *Pipistrellus pipistrellus*, les femelles gestantes parcourent de plus grands espaces que les femelles allaitantes (Racey & Swift 1985). Entre les femelles allaitantes, post-allaitantes, non-reproductrices et gestantes, ce sont les femelles gestantes qui consacrent le plus de temps à chasser chez *Myotis daubentonii* (Encarnaç o & Dietz 2006), mais ce sont les mâles qui se déplacent le plus loin (Encarnaç o *et al.* 2005). Les femelles gestantes de *Myotis lucifugus* semblent avoir des besoins énergétiques plus faibles que les femelles allaitantes (Kurta *et al.* 1989), tout comme pour *Eptesicus fuscus* (Kurta *et al.* 1990), pour *Tadarida brasiliensis* (Kunz *et al.* 1995) et pour *Plecotus auritus* (McLean & Speakman 2000). Pour cette dernière espèce, cela se traduit par des températures corporelles en moyenne plus faible en phase de gestation qu'en phase d'allaitement, impliquant des périodes de torpeur possibles en période de gestation, ce qui n'est plus le cas pendant l'élevage des jeunes (Otto *et al.* 2012). Chez *Eptesicus nilssonii*, les femelles peuvent rester en torpeur en période de gestation si les conditions climatiques sont défavorables, alors que chasser devient indispensable en période d'allaitement (Rydell 1989a). Chez *Rhinolophus euryale*, ce sont les femelles allaitantes qui vont chasser le plus loin (Goiti *et al.* 2006). Ces auteurs traduisent ce comportement par une augmentation de la densité d'individus sur un même site (avec l'émergence des jeunes volants) obligeant les femelles reproductrices à aller plus loin pour chasser. Ainsi, la réponse des Chiroptères au statut des individus n'est pas toujours la même, chaque espèce adoptant une stratégie d'occupation de l'espace. En effet, des besoins énergétiques plus faibles ne se traduisent pas forcément par des surfaces de domaine vital plus faible. En effet, les femelles gestantes de *Myotis lucifugus* vont jusqu'à 35% plus loin des gîtes que les femelles allaitantes qui reviennent au gîte entre 1 à 2 fois par nuit, ce qui n'est pas le cas en période de gestation. Ce comportement se traduit par des surfaces de domaine vital jusqu'à 50% plus élevées pour les femelles gestantes (Henry *et al.* 2002). Chez *Miniopterus schreibersii*, les femelles allaitantes exploitent des domaines vitaux de surface double de ceux des femelles gestantes (Vincent *et al.* 2011). Enfin, les différences ne sont pas toujours nettes entre femelles gestantes et allaitantes, comme pour *Myotis bechsteinii* (Dawo *et al.* 2013). Il n'existe même pas de différence significative pour la surface du domaine vital entre femelles reproductrices et non-reproductrices chez *Plecotus macrobullaris* (Preatoni *et al.* 2011).

Nous formulons donc l'hypothèse que la taille du domaine vital des individus varie en fonction de leur statut reproducteur, mais aussi de leur taille, de leur masse corporelle, de leur sexe et de leur âge, et que la réponse des individus à la surface du DV est différente selon l'espèce. Nous soupçonnons une réponse différenciée entre trois espèces de Chiroptères de deux forêts tempérées de plaine françaises. *Myotis bechsteinii*, espèce considérée comme territoriale (Kerth *et al.* 2001) est caractéristique des boisements feuillus semi naturels ou anciens de *Quercus* (Meschede & Heller 2003; Greenaway & Hill 2005; Barataud *et al.* 2010). *Myotis nattereri* est une espèce capable d'exploiter tout type de paysage (entre des vergers, des forêts feuillues ou résineuses et des parcs) à condition de présenter des arbres de haut jet (Siemers *et al.* 1999; Meschede *et al.* 2003), et qui pourrait être typique des boisements humides et

à bois tendres (Smith & Racey 2008). *Plecotus auritus* utilise des vieux comme des jeunes peuplements forestiers, résineux et feuillus, de plaine et de montagne (Meschede *et al.* 2003; Rutishauser *et al.* 2012). Les exigences différentes de ces espèces pour les gîtes à la fois en terme de type de gîte sélectionné (chapitre 1), d'habitats de chasse (chapitre 5) et de conditions thermiques internes (Otto *et al.* 2012) pourraient impliquer des demandes énergétiques différenciées entre ces espèces, donc des stratégies d'occupation de l'espace différentes. La surface connue du domaine vital calculé lors de diverses études menées sur ces espèces est présentée dans le tableau 1. Elle varie de 0,26 à 156,8 ha pour *M. bechsteinii* (Barataud *et al.* 2010; Dawo *et al.* 2013; Dietz & Pir 2009; Kerth & Dechmann 2009a; Napal *et al.* 2010), de 2,8 à 755,4 ha pour *M. nattereri* (Lundy *et al.* 2012; Parsons & Jones 2003; Siemers *et al.* 1999; Smith *et al.* 2008) et de 2,1 à 39,3 ha pour *P. auritus* (Eichstädt 1997; Murphy *et al.* 2012). Ces résultats supposent une utilisation de l'espace propre à chaque espèce. Ainsi la surface du domaine vital et des centres d'activité sont-ils influencés par le sexe des individus, leur âge et leur statut reproducteur, contribuant à expliquer les différences observées selon les études ? Les femelles reproductrices adaptent-elles la surface de leur domaine vital et des centres d'activité en fonction des phases de gestation et d'allaitement ? Nous avons voulu étudier la réponse de ces trois espèces de Chiroptères forestiers, *M. bechsteinii*, *M. nattereri* et *P. auritus*, afin d'identifier les stratégies de conservation spécifiques à adopter à l'échelle du domaine vital des colonies.

Tableau 1 : Surface des domaines vitaux et des centres d'activité (utilisation de 50% des localisations) pour trois espèces de chauves-souris forestières. Les méthodes de calcul sont précisées pour chaque étude ainsi que les références correspondantes.

<i>Espèce</i>	Surface (en ha)	Méthode de calcul	Référence bibliographique
<i>Myotis bechsteinii</i>	6,2 ± 5,2 à 24,0 ± 18,1	MCP	(Kerth & Melber 2009)
	156,8 ± 198,6	Kernel 90%	(Kerth <i>et al.</i> 2009b)
	8,9 ± 7,9	Kernel 50%	(Kerth <i>et al.</i> 2009b)
	0,26 à 27,53	Kernel 95%	(Napal <i>et al.</i> 2010)
	37,9 ± 22,9 à 39,4 ± 19,5	MCP	(Dawo <i>et al.</i> 2013)
	4,9 ± 1,3 à 9,7 ± 2,6	LoCoH 95%	(Dawo <i>et al.</i> 2013)
	0,9 ± 0,6 à 1,8 ± 1,5	LoCoH 50%	(Dawo <i>et al.</i> 2013)
	46 (16,1 – 34,7)	MCP	(Dietz <i>et al.</i> 2009)
	2,1 (1,7 – 2,6)	Kernel 50%	(Dietz <i>et al.</i> 2009)
	132 ± 82,9	MCP	(Barataud <i>et al.</i> 2010)
	72,7 ± 71,9	MCPf	(Barataud <i>et al.</i> 2010)
	7,92 ± 3,82	Kernel 95%	(Barataud <i>et al.</i> 2010)
	<i>Myotis nattereri</i>	21 ± 29 à 131 ± 128	Kernel 50%
77 ± 115 à 338 ± 313		Kernel 80%	(Parsons & Jones 2003)
164 ± 142 à 467 ± 290		MCP	(Parsons & Jones 2003)
5 à 755,4		MCP	(Smith <i>et al.</i> 2008)
13,9 à 95,5		Kernel 50%	(Lundy <i>et al.</i> 2012)
80 à 523		MCP	(Siemers <i>et al.</i> 1999)
2,8 à 18,6		MCP 50%	(Siemers <i>et al.</i> 1999)
<i>Plecotus auritus</i>	4,06 à 39,3	Non précisé	(Eichstädt 1997)
	4,4	Kernel 95%	(Murphy <i>et al.</i> 2012)
	2,1	Kernel 50%	(Murphy <i>et al.</i> 2012)

2. Matériels et méthodes

2.1. Sites d'étude

Les deux forêts tempérées étudiées, Rambouillet (48°43'16"N; 1°45'50"E) et Tronçais (46°38'29"N; 2°43'17"E), situées en plaine subatlantique, sont dominées par les feuillus, principalement les chênes (*Quercus robur* et *Q. petraea*) accompagnés de hêtre (*Fagus sylvatica*). La forêt de Rambouillet occupe une surface de 22 000 ha au sud-ouest de Paris ; les trois essences principales sont accompagnées de bouleaux (*Betula pubescens* et *B. pendula*), du charme (*Carpinus betulus*), de pins (*Pinus sylvestris* et *P. nigra*), du tremble (*Populus tremula*), du châtaignier (*Castanea sativa*) et de l'alisier torminal (*Sorbus torminalis*). La forêt de Tronçais a une surface de 11 000 ha, au centre de la France ; les essences d'accompagnement sont principalement *B. pubescens*, *P. sylvestris*, le houx (*Ilex aquifolium*) et *C. betulus*. Ces deux forêts ont un climat tempéré de type océanique (sub-atlantique). Les températures moyennes s'échelonnent de 7,2°C en hiver à 15,2°C en été en forêt de Rambouillet, pour 700mm de pluviométrie annuelle concentrée surtout d'octobre à janvier. Les températures moyennes vont de 6,9°C en hiver à 16,2°C en été en forêt de Tronçais, où la pluviométrie est de 775mm, les mois de juin et octobre étant les plus pluvieux (sources sites de Wikipédia et Météofrance, le 22 juin 2015).

2.2. Télémétrie

Nous avons utilisé la télémétrie pour suivre des individus de chacune des trois espèces étudiées, en respectant les préconisations proposées par Amelon *et al.* (2009). Les individus ont été capturés sur leurs terrains de chasse ou en sortie de gîte (autorisations de capture et d'équipement pour réalisation de programmes de télémétrie obtenues par l'ONF par arrêtés ministériels du 17 mars 2006, du 18 mars 2008 et du 21 février 2012). Les émetteurs (BD2N, Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada, de 0,43g) utilisés faisaient moins de 5% du poids de l'animal, colle comprise. Ils ont été placés sur le dos de l'animal. Les individus ont été suivis pendant 3 à 7 nuits, soit par triangulation, soit par Homing-In (selon les possibilités offertes par le terrain) (Drescher & Niederfriniger 2003; Amelon *et al.* 2009). Nous avons utilisé des récepteurs de type Regall 2000 ou Australis 31k (Titley Inc., Australia), et des antennes directionnelles yagi quatre éléments en postes fixes et des antennes directionnelles yagi trois éléments en postes mobiles pour s'approcher des animaux (150-152 MHz, Titley Inc., Australia). Les localisations des observateurs ont été mesurées à l'aide de GPS Garmin 60CSx. Nous avons ensuite utilisé le logiciel Locate 3.3 pour déterminer les localisations pour les triangulations. Seules les localisations dont les erreurs étaient inférieures à 30m ont été conservées (chapitre 6).

Tableau 2: Chauves-souris suivies par télémétrie distribuées par âge et par sexe, selon trois périodes entre 2006 et 2009, dans les forêts de Rambouillet (78) et de Tronçais (03).

Espèce	Site	Colonie	Age	Sexe	Avril- mai	Juin- juillet	Août- septembre	
<i>Myotis bechsteinii</i>	Rambouillet	Pecqueuse	Adulte	♂+♀+0		4	9	
			Juvenile	♂+♀+0		1	5	
				♂		1		
	Rambouillet	Plainvaux	Adulte	♂	1			
	Rambouillet	Etang Rompu	Adulte	♂		1		
	Tronçais	Plaix	Adulte	♂+♀+0		2	9	
			Juvenile	♂+♀+0			2	
	Tronçais	Saloup	Adulte	♂+♀+0			4	
			Post-Juvenile	♂+♀+0			1	
						1		
	Tronçais	Vernigeole	Adulte	♂			1	
	Tronçais	Goûts	Adulte	♀	1			
<i>M. nattereri</i>	Rambouillet	Pecqueuse	Adulte	♂+♀+0		7	2	
			Juvenile	♂+♀+0			8	
<i>Plecotus auritus</i>	Rambouillet	Pecqueuse	Adulte	♂+♀+0		5	1	
			Post-Juvenile	♂+♀+0		3		
			Juvenile	♂+♀+0				1
	Rambouillet	Charmoie	Adulte	♂+♀+0		4		
				♂		2		
	Rambouillet	Etang Neuf	Adulte	♂+♀+0		3	2	
			Juvenile	♂+♀+0		2	1	1
	Rambouillet	Etang Rompu	Adulte	♂+♀+0		4	3	
				♂		2		
	Rambouillet	Plainvaux	Adulte	♂+♀+0			1	
				♂			1	
	Tronçais	Saloup	Adulte	♂+♀+0		6	3	
			♂		1			
Tronçais	Vernigeole	Adulte	♂+♀+0			3	10	
		Post-Juvenile	♂+♀+0			1	1	

Trois périodes d'activité ont été étudiées entre 2006 et 2009, pour tenir compte des modifications de comportement d'utilisation de l'espace liées à la variabilité saisonnière de la disponibilité des ressources (Harris *et al.* 1990; Mitchell *et al.* 2004), mais aussi pour intégrer un effet du statut reproducteur (Speakman *et al.* 1992; Shiel *et al.* 1999; Kunz & Fenton 2003; Patriquin *et al.* 2010). Les sessions de suivi télémétrique ont eu lieu en avril-mai, période de rassemblement des colonies, puis en juin-juillet alors que les femelles mettent bas et élèvent leur jeune, et enfin en août-septembre alors que les jeunes sont volants et indépendants. Au total, nous avons suivi 44 *Myotis bechsteinii*, 17 *M. nattereri* et 64 *Plecotus auritus* (tableau 2).

2.3. Calcul du domaine vital

La surface du domaine vital et du centre d'activité de chaque individu a été calculée avec la méthode présentée dans le chapitre 6 à l'aide du Kernel. Nous nous sommes d'abord intéressés à la valeur et au type de facteur de lissage h obtenus à l'aide du logiciel Animal Space Use 1.3 pour chaque individu (h_{ref} , h_{LSCV} et h_{CV}). A partir de ces données, nous avons utilisé pour chaque individu un facteur de lissage moyen h_{moy} calculé à partir de la moyenne de tous les facteurs de lissage obtenus pour les individus de la colonie à laquelle il faisait partie. Le Kernel a été calculé pour l'ensemble du domaine vital (Kernel à 95%) et pour les centres d'activité (Kernel à 50% du domaine vital) à l'aide du logiciel R (package « Adehabitat », Calenge 2006).

2.4. Caractéristiques individuelles

Nous avons calculé l'indice de masse corporelle IMC de chaque animal (à partir de la masse corporelle en grammes rapportée à l'heure, un chiroptère pouvant gagner jusqu'à 30% de son poids dans la nuit (Neuweiler 2000), sur la taille de l'avant-bras), puis noté son sexe (Sex : femelle ou mâle), son âge (Age : adulte, post-juvénile ou juvénile) et son statut reproducteur (Repro : femelle gestante GES, allaitante ALL ou individu non reproducteur NR).

2.5. Relation domaine vital / centre d'activité et caractéristiques individuelle

Nous avons étudié les relations entre les surfaces de domaine vital et de centres d'activité et les caractéristiques des individus de chacune des trois espèces (indice de masse corporelle, sexe, âge et statut reproducteur) à l'aide de régressions pour des distributions de Poisson (R 3.0.2 software (R Development Core Team 2008), fonction `gamm` du package `gamm4`). Parce que la réponse individuelle peut varier selon les sites étudiés (en fonction de la forêt et du secteur utilisé par la colonie), nous avons ajouté un effet aléatoire « site » à chaque modèle. Ainsi, quatre modèles ont été testés par espèce pour les domaines vitaux (un modèle par variable descriptive du statut des individus, et un modèle associant toutes ces variables) puis quatre nouveaux modèles pour les centres d'activité (avec le même principe que pour l'étude des domaines vitaux). Puisque seules des femelles ont été étudiées pour *M. nattereri*, quatre modèles ont été mis en œuvre. Seules les réponses significatives ($p < 0.05$) ont été sélectionnées. Enfin leur contribution, i.e. leur direction et leur magnitude pour chaque modèle, a été notée, ainsi que l'erreur standard (SE).

3. Résultats

3.1. Surface des domaines vitaux et des centres d'activité

Pour *M. bechsteinii*, les surfaces du domaine vital et du centre d'activité sont en moyenne tous individus confondus de $63,77 \pm 72,79$ ha et de $10,59 \pm 3,89$ ha respectivement. Elles sont de $255,29 \pm 448,71$ ha et de $41,50 \pm 76,09$ ha pour *M. nattereri*. Enfin, elles sont de $118,39 \pm 158,96$ ha et de $23,10 \pm 35,74$ ha pour *P. auritus*. Ces surfaces ont été calculées pour chacune des espèces en fonction du statut des individus (tableau 3). Chez *M. bechsteinii*, les femelles gestantes ont les plus petits domaines vitaux, suivies par les mâles adultes puis juvéniles, puis par les femelles adultes non reproductrices, et enfin les femelles allaitantes et les femelles juvéniles. Chez *M. nattereri*, ce sont les femelles adultes non reproductrices qui ont les plus petits domaines vitaux, suivies des femelles juvéniles et enfin des femelles allaitantes. Chez *P. auritus*, les femelles non reproductrices ont les plus petits domaines vitaux, suivies des mâles adultes non reproducteurs, puis des femelles allaitantes, des gestantes, des mâles juvéniles et enfin des femelles juvéniles.

Tableau 3 : Surface des domaines vitaux (K95m) et centres d'activité (K50m) pour les trois espèces de Chiroptères forestiers en fonction de leur sexe (femelle ou mâle), de leur âge (adulte ou juvénile) et de leur statut reproducteur (individu gestant, allaitant ou non reproducteur). Les surfaces sont fournies respectivement pour le Kernel à 50% K50m et pour le Kernel à 95% K95m.

	<i>M. bechsteinii</i>		<i>M. nattereri</i>		<i>P. auritus</i>	
	K50m	K95m	K50m	K95m	K50m	K95m
Femelle adulte gestante	2,45±0,41	16,17±2,55	-	-	17,41±9,44	83,09±43,71
Femelle adulte allaitante	8,91±7,24	72,18±84,27	14,75±11,49	92,61±54,91	14,21±6,02	82,92±31,4
Femelle adulte non reproductrice	8,79±9,91	56,6±53,32	6,77	45,47	9,67±6,44	46,81±30,14
Jeune femelle non reproductrice	12,11±6,63	78,45±38,41	10,73±5,64	80,19±47,43	15,71	209,41
Mâle adulte non reproducteur	3,88±1,97	23,96±11,7	-	-	12,42±9,18	62,04±45,11
Jeune mâle non reproducteur	5,43±3,07	35,66±19,22	-	-	29,19±17,21	133,91±78,97

3.2. Surface du domaine vital et des centres d'activité et statut des individus pour *M. bechsteinii*

Seule une modalité par variable explique la surface du domaine vital chez *M. bechsteinii*. Cette surface est significativement plus grande pour les femelles, pour les adultes et pour les femelles gestantes. En associant toutes les variables dans un seul modèle, ces trois mêmes variables expliquent significativement la surface du domaine vital, les valeurs obtenues montrant que seules les femelles adultes et gestantes occupent des domaines vitaux plus grands que les autres individus, dont les domaines vitaux sont de surfaces indépendantes de leur statut (tableau 4). Ainsi, les résultats significatifs obtenus pour les modèles ne traitant qu'une seule variable montrent probablement une réponse liée aux autres variables significatives. Il convient néanmoins de rester prudent, ces résultats ne portant que sur deux individus présents sur un seul site (Saloup). Les modèles pour les centres d'activité ont montré

moins de relations. Les femelles ont des centres d'activité plus grands que les mâles tout comme les individus adultes par rapport aux jeunes. Quand toutes les variables sont associées, les modèles montrent que les mâles exploitent des centres d'activité plus petits que les femelles. L'indice de masse corporelle n'a montré aucune relation significative.

3.3. Surface du domaine vital et des centres d'activité et statut des individus pour *M. nattereri*

Chez *M. nattereri*, seules des femelles ont été étudiées, aucune n'était gestante. Nos résultats sont donc limités (tableau 4). Néanmoins, nos modèles univariés montrent une réponse positive des adultes pour expliquer significativement la surface des domaines vitaux, ainsi que des individus non reproducteurs. En associant toutes les variables dans un même modèle, ces deux variables se lient avec l'indice de masse corporelle. La surface du domaine vital devient alors d'autant plus grande que les individus sont des adultes non reproducteurs et que leur indice de masse corporelle est petit. Il s'agit donc de femelles adultes légères en comparaison des autres individus étudiés et qui ne se reproduisent pas. Les relations entre les variables et les centres d'activité se limitent à un effet de l'âge (les adultes ont des centres d'activité plus grands) et du statut reproducteur (les non reproducteurs exploitent des zones plus grandes). En associant toutes les variables dans un même modèle, ce sont donc les femelles adultes non reproductrices qui ont des centres d'activité plus grands que les autres individus. L'indice de masse corporelle n'intervient alors pas.

3.4. Surface du domaine vital et des centres d'activité et statut des individus pour *P. auritus*

Chez *P. auritus*, les femelles ont des domaines vitaux plus grands que les mâles tout comme les adultes par rapport aux juvéniles puis aux post-juvéniles. Les femelles gestantes exploitent aussi de plus grands domaines vitaux. En associant les variables, la modélisation montre que ce sont les femelles adultes gestantes qui exploitent les plus grands domaines vitaux, alors que les individus non-reproducteurs exploitent les surfaces les plus petites (tableau 4). Les résultats pour les centres d'activité sont presque les mêmes que pour les domaines vitaux, notamment en associant toutes les variables. Quand les variables sont dissociées dans des modèles univariés, les centres d'activité sont les plus grands pour les femelles, puis pour les adultes face aux individus post-juvéniles et enfin pour les individus gestants. L'indice de masse corporelle n'intervient jamais pour expliquer la surface de domaine vital ni des centres d'activité de l'espèce.

Tableau 4 : Influence de chaque variable descriptive du statut des individus puis de toutes les variables associées les unes aux autres : l'indice de masse corporelle (IMC), le sexe (Sex : mâle M et femelle F), l'âge (Age : adulte A, post-juvénile PJ et juvénile J) et le statut reproducteur (Repro : pour les femelles : gestante GES, allaitante ALL et pour l'ensemble des individus non reproducteur NR) pour expliquer la surface des domaines vitaux et des centres d'activité de *M. bechsteini*, de *M. nattereri* et de *P. auritus*. Les surfaces de domaines vitaux ont été calculées à l'aide du Kernel à 95% et celles des centres d'activité à l'aide du Kernel à 50%, en utilisant le facteur de lissage moyen h_{moy} des colonies auxquelles appartiennent chaque individu (respectivement K95m et K50m). Les modélisations ont été réalisées à l'aide de la fonction *gamm* du package *gamm4*. Ne sont présentés que les résultats significatifs ($p < 0,001$: ***, $p < 0,01$: ** et $p < 0,05$ *). Figure pour chacune des quatre variables de chaque modèle la direction (effet positif ou négatif), la magnitude (plus la valeur est élevée, plus l'effet est important) et l'erreur standard (SE).

Modèles	IMC	Sexe		Adulte	Age		Statut reproducteur		
		Femelle	Mâle		Post-juvénile	Juvénile	GES	ALL	NR
<i>M. bechsteini</i> - Domaine vital (K95m)									
IMC									
Sex		3,67*** (SE: 0,35)							
Age				3,48*** (SE: 0,35)					
Repro								3,10** (SE: 1,03)	
IMC+Sex+Repro+Age		2,34* (SE: 1,05)		2,34* (SE: 1,05)				2,34* (SE: 1,05)	
Centre d'activité (K50m)									
IMC									
Sex		1,76*** (SE: 0,30)							
Age				1,56*** (SE: 0,30)					
Repro									
IMC+Sex+Repro+Age			-0,76* (SE: 0,36)						
<i>M. nattereri</i> - Domaine vital (K95m)									
IMC									
Age				4,47*** (SE: 0,20)					
Repro									4,33*** (SE: 0,21)
IMC+Repro+Age	-795,82* (SE: 342,03)			3,96*** (SE: 0,70)					3,96*** (SE: 0,70)
Centre d'activité (K50m)									
IMC									
Age				2,63*** (SE: 0,22)					
Repro									2,33*** (SE: 0,25)
IMC+Repro+Age				2,05* (SE: 0,88)					2,05* (SE: 0,88)
<i>P. auritus</i> - Domaine vital (K95m)									
IMC									
Sex		4,10*** (SE: 0,22)							
Age				4,08*** (SE: 0,21)	0,54* (SE: 0,26)	0,65** (SE: 0,23)			
Repro								4,34*** (SE: 0,21)	
IMC+Sex+Repro+Age		4,43*** (SE: 0,15)		4,43*** (SE: 0,15)	0,63* (SE: 0,26)	0,91** (SE: 0,26)	4,43*** (SE: 0,15)		-0,55* (SE: 0,23)
Centre d'activité (K50m)									
IMC									
Sex		2,43*** (SE: 0,21)							
Age				2,47*** (SE: 0,19)	0,67* (SE: 0,27)				
Repro								2,88*** (SE: 0,17)	
IMC+Sex+Repro+Age		2,84*** (SE: 0,14)		2,84*** (SE: 0,14)	0,70* (SE: 0,28)	0,65* (SE: 0,28)	2,84*** (SE: 0,14)		-0,72** (SE: 0,23)

4. Discussion

4.1. Comparaison des surfaces de domaine vital et des centres d'activité entre les trois espèces

Compte-tenu des méthodologies différentes employées dans les diverses études visant à mesurer les surfaces de domaines vitaux et des centres d'activité pour les trois espèces étudiées, il est difficile de comparer nos résultats avec les surfaces déjà mesurées. Dans la plupart des études portant sur l'une des trois espèces, il n'est jamais fait mention du facteur de lissage utilisé quand le Kernel a été mis en œuvre, ce qui correspond à au moins 5 études sur les 12 que nous avons consultées pour *M. bechsteinii*, à 3 sur 7 pour *M. nattereri* et à 2 sur 3 pour *P. auritus*. De plus, si différentes méthodes de calcul des surfaces sont utilisées, elles ne répondent pas forcément toutes aux contraintes méthodologiques liées à la technique d'acquisition des localisations (chapitre 6). Ainsi pour les Chiroptères forestiers, Brigham (2007), Lacki *et al.* (2007), Amelon *et al.* (2009) et Willig *et al.* (2009) recommandaient de développer des méthodes reproductibles permettant de comparer les études de domaine vital entre elles. Par ailleurs, quel que soit le groupe d'espèces étudié, Kenward (2001), Börger *et al.* (2008) et Laver *et al.* (2008) préconisaient de tester différentes méthodes afin d'en proposer une qui soit acceptable pour la réalisation d'études de domaine vital et autoriser les comparaisons. Ainsi, face à l'absence de méthodologie éprouvée pour les Chiroptères (Amelon *et al.* 2009), nous avons proposé une méthode applicable pour les études de domaine vital et de sélection d'habitat pour ces espèces (chapitre 6). Pour ces espèces, les méthodes probabilistes comme le Kernel utilisant un facteur de lissage moyen h_{moy} apparaissent plus propices que les méthodes par polygones convexes (chapitre 6).

Les surfaces de domaine vital varient de 6 à 700 ha chez *M. bechsteinii* alors que les centres d'activité couvrent 0,9 à 9 ha (Steinhauser 2002; Barataud *et al.* 2010; Dawo *et al.* 2013; Dietz & Pir 2009; Kerth & Dechmann 2009a; Napal *et al.* 2010). Dans notre étude, ces surfaces sont respectivement de 63 ha et de 10 ha en moyenne en appliquant la méthode du Kernel avec h_{moy} comme facteur de lissage. Nous avons obtenu 255 ha pour les domaines vitaux et 41 ha pour les centres d'activité chez *M. nattereri*, alors que les surfaces obtenues dans d'autres études sont respectivement de 5 à 755 ha et de 2 à 131 ha (Lundy *et al.* 2012; Parsons & Jones 2003; Siemers *et al.* 1999; Smith *et al.* 2008). Enfin, nous avons calculé pour *P. auritus* des surfaces de domaine vital de 118 ha et de centres d'activité de 23 ha alors que les rares études sur cette espèce ont obtenu respectivement des valeurs de 39 ha et de 2 ha (Eichstädt 1997; Murphy *et al.* 2012). Si les valeurs que nous avons obtenues correspondent aux intervalles de valeurs mesurées dans d'autres études, leurs comparaisons restent délicates.

M. nattereri exploite des plus grandes surfaces de domaine vital et de centres d'activité que *M. bechsteinii* et que *P. auritus*. Ce résultat supporte la différence de sélection des domaines vitaux entre les trois espèces suggéré par Otto *et al.* (2012). Ces auteurs considéraient que *M. bechsteinii* était l'espèce la moins plastique des trois, alors que *P. auritus* avait la plus forte capacité à entrer en torpeur (surtout en phase de gestation) impliquant le plus faible niveau d'exigence entre les trois espèces, *M. nattereri* adoptant un comportement intermédiaire. Ils suggéraient ainsi l'utilisation d'une niche écologique nettement différente entre les trois espèces, ce que nos résultats semblent confirmer. Pourtant, *M. nattereri* exploite des surfaces de domaine vital particulièrement importantes en comparaison des deux autres espèces. Ce comportement pourrait exprimer des besoins énergétiques élevés pour cette espèce qui doit prospecter de grands espaces pour trouver les proies en quantité

suffisante. Cette hypothèse rejoindrait alors celle de Meschede & Heller (2003) qui ont constaté une période d'activité annuelle plus importante chez *M. nattereri* que chez la plupart des autres espèces, probablement à cause de son comportement de chasse glaneur (cueillant les proies sur la végétation) très dispendieux en énergie. A l'inverse, le comportement très territorial de *M. bechsteinii* pourrait nécessiter de limiter les surfaces à prospecter afin d'assurer un marquage acoustique efficace sur les bordures du domaine vital (Dawo *et al.* 2013), expliquant alors les différences observées avec *M. nattereri* pour les surfaces de domaine vital.

4.2. Différences de domaine vital intra-spécifiques liées au statut des individus

Nos résultats indiquent que la surface du domaine vital change en fonction du statut des individus pour *M. bechsteinii*, *M. nattereri* et *P. auritus*, rejoignant ainsi les résultats obtenus pour d'autres espèces, comme *Pipistrellus pipistrellus* (Racey & Swift 1985), *Myotis lucifugus* (Henry *et al.* 2002), *Rhinolophus euryale* (Goiti *et al.* 2006) et *Miniopterus schreibersii* (Vincent *et al.* 2011).

Les femelles gestantes de *M. bechsteinii* exploiteraient des domaines vitaux respectivement de $41,3 \pm 78,8$ ha et de $41,8 \pm 33,6$ ha selon la méthode de calcul des polygones convexes minimum MCP (donc des domaines vitaux de même surface entre les deux statuts), avec des centres d'activité (calculés avec la méthode de LoCoH) de $2,8 \pm 2,0$ ha et de $2,4 \pm 0,6$ ha (encore une fois quasiment identiques), alors que les femelles post-allaitantes ont des domaines vitaux de $45,0 \pm 59,1$ ha et des centres d'activité de $2,5 \pm 1,2$ ha (Dawo *et al.* 2013). Même si les auteurs de cette étude ont mis en évidence que les surfaces des domaines vitaux et des centres d'activité étaient significativement différentes, elles n'en restent pas moins très proches. Nous confortons néanmoins ces résultats. Dans notre étude, même si nos résultats ne portent que sur deux individus seulement, les femelles gestantes couvrent les plus grands territoires, alors que le statut reproducteur n'influence pas la surface des centres d'activité. Ce phénomène peut s'expliquer à la fois par le nombre plus faible d'individus au printemps, avant les naissances, laissant la possibilité aux individus de couvrir de plus grandes surfaces, mais aussi par le fait que le nombre de proies disponibles est plus faible au printemps (Dajoz 1998), imposant probablement aux individus de parcourir de plus grandes surfaces d'habitats favorables pour couvrir leurs besoins. Les autres individus de l'espèce ont un domaine vital et des centres d'activité dont la surface n'est pas dépendante du statut (sexe, âge et statut reproducteur). Le caractère très social de l'espèce peut en partie expliquer ce comportement. Toutes les femelles, même les non-reproductrices, sont connues pour apporter leur aide à l'élevage des jeunes auprès des femelles allaitantes (Kerth & König 1999; Kerth 2008; Becker *et al.* 2012). Ainsi, même si elles n'ont pas à consacrer d'énergie à la production de lait, les femelles non reproductrices doivent assumer un surplus de dépense énergétique pour apporter leur aide aux femelles reproductrices (notamment pour contribuer à réchauffer le gîte pendant l'absence des femelles allaitantes parties chasser). L'effort produit en faveur de la colonie étant réparti entre tous les individus, il n'y aurait pas de limitation individuelle dans la sélection des habitats favorables. Enfin, nous avons montré que les mâles avaient les plus petits centres d'activité, ce qui répond à un schéma différent d'autres espèces. En effet, chez *Myotis daubentonii*, les mâles peuvent composer des colonies de mâles qui exploitent les plus grands domaines sur les habitats les moins favorables pour l'espèce (Encarnaçao *et al.* 2005). Chez *M. bechsteinii*, les mâles sont solitaires (Kerth *et al.* 2001) et peuvent se contenter d'espaces de petites surfaces autour des gîtes qu'ils utilisent.

Chez *M. nattereri*, les femelles non reproductrices présentent les plus grands domaines vitaux et les plus grands centres d'activité. Les domaines vitaux sélectionnés peuvent atteindre près de 255 ha, ce qui correspond à une surface élevée comparativement aux autres espèces de taille équivalente. Ces individus non reproducteurs montrent un indice de masse corporelle d'autant plus faible que le domaine vital est grand. Ainsi, cette surface élevée semble affecter négativement leur condition corporelle. Cette espèce a la particularité de chasser ses proies exclusivement à l'aide de son écho sonar, alors que *M. bechsteinii* peut chasser à l'oreille les insectes se déplaçant sur les feuilles (Siemers & Swift 2006). Pour trouver ses proies, *M. nattereri* se déplace notamment très lentement dans un espace restreint et très encombré, voire vole sur place, près de la végétation ou au sol pour y glaner ses proies sur les feuilles à l'aide de son uropatagium après les avoir repérées par écholocation quand celles-ci se détachent du substrat, donc au plus proche des obstacles (Arlettaz 1996; Swift & Racey 2002; Meschede & Heller 2003), expliquant les signatures acoustiques si particulières à l'espèce (Melcón *et al.* 2007; Barataud 2012). Les individus sont alors capables de détecter les proies à 5cm sur les feuilles et de les sélectionner selon leur taille (Siemers & Schnitzler 2000). Cette technique de chasse est néanmoins très dispendieuse en énergie (Meschede & Heller 2003). Le risque pour assurer la reproduction peut s'avérer élevé, entraînant une ségrégation entre les individus pour accéder aux habitats favorables, les femelles reproductrices sélectionnant les habitats les plus proches des gîtes, concentrant leur activité alimentaire sur de plus petits domaines vitaux et centres d'activité.

Chez *P. auritus*, les tendances que nous observons sont les mêmes pour les domaines vitaux et pour les centres d'activité, même si la magnitude est plus faible pour les centres d'activité, indiquant une réponse moins importante. Le sexe, l'âge et le statut reproducteur des individus expliquent leur surface, d'autant plus quand toutes ces caractéristiques individuelles sont associées. Le statut reproducteur influence particulièrement la taille du domaine vital, les femelles gestantes couvrant de plus grandes surfaces pour s'alimenter, même si les mesures réalisées pour ces individus sont très proches de celles des femelles allaitantes (les résultats sont néanmoins significatifs). Ce comportement rejoint celui de *Pipistrellus pipistrellus* (Racey *et al.* 1985) et de *Myotis lucifugus* (Henry *et al.* 2002), qui parcourent de plus grandes surfaces en phase de gestation. Ce résultat est renforcé par le fait qu'il n'existe pas d'interaction avec l'indice de masse corporelle, impliquant que quel que soit le statut reproducteur de l'animal, ni sa taille ni son poids n'influencent la surface du domaine vital. *P. auritus* répondrait donc au schéma démontré pour d'autres espèces forestières nord-américaines, notamment *M. lucifugus* et *Eptesicus fuscus*, selon lequel les femelles gestantes ont moins de contraintes et vont plus loin pour s'alimenter, sans revenir dans la nuit comme doivent le faire les femelles allaitantes. Ponctuellement, elles peuvent même gîter isolément dans un arbre à l'écart du groupe (Kurta *et al.* 1989; Kurta *et al.* 1990; Kunz *et al.* 1995). McLean & Speakman (1999) suggéraient une dépense d'énergie supérieure pour les femelles allaitantes de *Plecotus auritus* devant produire du lait en continu, alors que les femelles gestantes et post-allaitantes et les individus non-reproducteurs nécessitent moins d'énergie. Nos mesures des domaines vitaux et des centres d'activité rejoignent ces résultats. Enfin, *P. auritus* a un comportement alimentaire spécialisé à bae de papillons tympanés même s'il capture d'autres proies (Rydell 1989b; Shiel *et al.* 1991; Motte 2011). Les individus les plus contraints (notamment les femelles allaitantes) devraient exploiter les plus petits domaines vitaux, pourtant, ce sont les individus non reproducteurs qui exploitent les plus petites surfaces. Ce comportement suggère qu'il n'y a pas d'entraide entre femelles allaitantes et non-reproductrices, même si ces dernières peuvent visiter les gîtes de reproduction (McLean *et al.* 1997). Cette hypothèse est renforcée par les observations comportementales d'occupation des gîtes et les associations d'individus observées dans les gîtes, qui plaident pour la composition de colonies de reproduction sous forme de petits groupes composés essentiellement d'individus reproducteurs gîtant

ensemble, alors que les femelles non-reproductrices sont isolées en périphérie du domaine vital de la colonie de reproduction (chapitre 2).

5. Conclusion

Nous avons démontré une différence dans la surface des domaines vitaux et des centres d'activité entre les trois espèces que nous avons étudiées. *Myotis bechsteinii* utilise de petites surfaces, qu'il peut défendre face à des compétiteurs. Comme l'ont montré Dawo *et al.* (2013), les femelles gestantes exploitent les plus grands domaines vitaux alors que nous n'avons pas obtenu de réponse significative pour les autres individus, sauf pour les mâles dont les centres d'activité sont les plus petits. Ce sont aussi les femelles gestantes de *Plecotus auritus* qui occupent les plus grands domaines vitaux. Nous émettons donc l'hypothèse que les femelles gestantes peuvent parcourir de grands espaces quelle que soit l'espèce, leurs besoins énergétiques étant plus faibles que les femelles allaitantes, comme cela avait déjà été montré par McLean & Speakman (1999). A partir de l'allaitement, les femelles ont des besoins énergétiques plus élevés et semblent limiter les surfaces de domaine vital et des centres d'activité, avec des stratégies différentes entre les espèces pour les femelles non reproductrices. Si nous n'avons pas eu de réponse significative pour *M. bechsteinii*, il est probable que ces individus aidaient les femelles allaitantes. De même, les femelles non reproductrices de *M. nattereri* semblent assister les femelles allaitantes et exploitent les habitats favorables les plus éloignés, au risque d'affecter leur valeur adaptative (avec une perte de poids), alors que chez *P. auritus*, ces individus semblent plutôt écartés des colonies et utilisent des habitats favorables à proximité de leurs gîtes. Ces résultats nous incitent à proposer des stratégies de conservation différentes selon les espèces. Les colonies de *M. bechsteinii* sont fortement attachées à un territoire qu'il convient de gérer pour maintenir des habitats favorables dans le temps sur l'ensemble du domaine vital utilisé par les individus de la colonie. Considérant que les individus de *M. nattereri* et *P. auritus* peuvent exploiter de grands espaces sur lesquels ils se limitent à de petits centres d'activité, les colonies peuvent probablement se déplacer sur leur domaine vital au gré des itinéraires de gestion mis en œuvre, quitte à effectuer de grands déplacements pour les individus de *M. nattereri* et à exclure des colonies les individus non reproducteurs pour *P. auritus* afin que les individus les plus contraints puissent exploiter les ressources disponibles à proximité de la colonie.

6. Bibliographie

- Amelon S.K., Dalton D.C., Millspaugh J.J. & Wolf S.A. 2009. Radiotelemetry - Techniques and analysis. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats (second edition)* (eds Kunz T.H. & Parsons S.), pp. 57-77. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Angell R.L., Butlin R.K. & Altringham J.D. 2013. Sexual segregation and flexible mating patterns in temperate bats. *PLoS ONE*, 8, e54194. doi:10.1371/journal.pone.0054194.
- Arlettaz R. 1996. Foraging behaviour of the gleaning bat *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Swiss Alps. *Mammalia* 60 (2): 181-186.
- Barataud M., Grandmange F., Duranel A. & Lugon A. 2010. Etude d'une colonie de mise bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 - Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier. *Le Rhinolophe*, 18: 83-112.

- Barataud M. 2012. Ecologie acoustique des Chiroptères d'Europe, Identification des espèces, Étude de leurs habitats et comportements de chasse. Biotope, Mèze & Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Becker N.I., Encarnaç o J.A., Kalko E.K.V. & Tschapka M. 2012. The effects of reproductive state on digestive efficiency in three sympatric bat species of the same guild. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 162: 386–390.
- B rger L., Franconi N., De Michele G., Gantz A., Meschi F., Manica A., Lovari S. & Coulson T. 2006a. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1393–1405.
- B rger L., Franconi N., Ferretti F., Meschi, F. De Michele G., Gantz A. & Coulson T. 2006b. An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *The American naturalist*, 168: 471-485.
- B rger L., Dalziel B.D. & Fryxell J.M. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11: 637–650.
- Brigham M.R. 2007. Bats in forests: What we know and what we need to learn. In *Bats in forests - Conservation and management* (eds Lacki M.J., Hayes J.P. & Kurta A.), pp. 1-15. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Burt W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24: 346-352.
- Calenge C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197: 516-519.
- Dajoz, R. 1998. Les Insectes et La For t. Paris: Lavoisier Tec & Doc.
- Dawo B., Kalko E.K.V. & Dietz M. 2013. Spatial organization reflects the social organization in Bechstein's bats. *Annales of Zoological Fennici*, 50: 356-370.
- Dietz M. & Pir J.B. 2009. Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg: implications for forest management and conservation. *Folia Zoologica*, 58: 327-340.
- Drescher C. & Niederfriniger O. 2003. Landscape use by the Great Mouse Eared Bats (*Myotis myotis*) in South Tirol: Telemetry. *Landschaftsnutzung der Grossen Mausohren (Myotis myotis Borkh., 1797) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Suedtirol: Teil 1: Telemetrie - Methodenentwicklung und -evaluation*. *Gredleriana*, 3: 231-242.
- Eichst dt H. 1997. Ressourcennutzung und Nischengestaltung einer Fledermausgemeinschaft im Nordosten Brandenburgs. *S ugetierkundliche Mittellungen*, 40: 3-171.
- Encarnaç o J.A. & Dietz M. 2006. Estimation of food intake and ingested energy in Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during pregnancy and spermatogenesis. *European Journal of Wildlife Research*, 52: 221-227.
- Encarnaç o J.A., Kierdorf U., Holweg D., Jasnoch U. & Wolters V. 2005. Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats *Myotis daubentonii* during the nursery period. *Mammal Review*, 35: 285–294.
- Entwistle A.C., Racey P.A. & Speakman J.R. 1996. Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 351: 921-931.
- Fieberg J. & B rger L. 2012. Could you please phrase "home range" as a question? *Journal of Mammalogy*, 93: 890-902.
- Goiti U., Aihartzar J.R., Almenar D., Salsamendi E. & Garin I. 2006. Seasonal foraging by *Rhinolophus euryale* (Rhinolophidae) in an Atlantic rural landscape in northern Iberian Peninsula. *Acta Chiropterologica*, 8: 141-155.

- Greenaway F. & Hill D. 2005. Woodland management advice for Bechstein's bat and barbastelle bat, Rep. No. Number 658. English Nature, Peterborough.
- Harris S., Cresswell W.J., Forde P.G., Trehwella W.J., Woollard T. & Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20: 97-123.
- Henry M., Thomas D.W., Vaudry R. & Carrier M. 2002. Foraging distances and home range of pregnant and lactating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy*, 83: 767-774.
- Huck M., Davison J. & Roper T.J. 2008. Comparison of two sampling protocols and four home-range estimators using radio-tracking data from urban badgers *Meles meles*. *Wildlife Biology*, 14: 467-477.
- Kashima K., Ohtsuk H. & Satake A. 2013. Fission-fusion bat behavior as a strategy for balancing the conflicting needs of maximizing information accuracy and minimizing infection risk. *Journal of Theoretical Biology*, 318: 101-109.
- Kelt D.A. & Van Vuren D.H. 2001. The ecology and macroecology of mammalian home range area. *The American naturalist*, 157: 637-645.
- Kenagy G.J. & Hoyt D.F. 1989. Speed and time-energy budget for locomotion in golden-mantled ground squirrels. *Ecology*, 70: 1834-1839.
- Kenward R. 2001. A manual for wildlife radio tagging, 2nd edition, Academic Press, New York.
- Kenward R.E., Clarke R.T., Hodder K.H. & Walls S.S. 2001. Density and linkage estimators of home range: nearest-neighbor clustering defines multinuclear cores. *Ecology*, 82: 1905-1920.
- Kerth G. 2008. Animal sociality: Bat colonies are founded by relatives. *Current Biology*, 18: p3.
- Kerth G. & Dechmann D.K.N. 2009a. Field-based observations and experimental studies of bat behavior. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats (second edition)* (eds Kunz T.H. & Parsons S.): pp. 393-406. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Kerth G. & König B. 1999. Fission, Fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, 136: 1187-1202.
- Kerth G. & Melber M. 2009b. Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biological Conservation*, 142: 270-279.
- Kerth, G. Wagner M. & König B. 2001. Roosting together, foraging apart: information transfert about food in unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioural and Ecological Sociobiology*, 50: 283-291.
- Kie J.G., Matthiopoulos J., Fieberg J., Powell R.A., Cagnacci F., Mitchell M.S., Gaillard J.-M. & Moorcroft P.R. 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 2221-2231.
- Kunz T.H. & Fenton M.B. 2003. Bat ecology, The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Kunz T.H., Whitaker J.O.J. & Wadanoli M.D. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. *Oecologia*, 101: 407-415.
- Kurta A., Bell G.P., Nagy K.A. & Kunz T.H. 1989. Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bat (*Myotis lucifugus*). *Physiological Zoology*, 62: 804-818.
- Kurta A., Kunz T.H. & Nagy K.A. 1990. Energetics and water flux of free-ranging big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during pregnancy and lactation. *Journal of Mammalogy*, 71: 59-65.
- Lacki M.J., Amelon S.K. & Baker M.D. 2007. Foraging ecology of bats in forests. In *Bats in forests - Conservation and management* (eds Lacki M.J., Hayes J.P. & Kurta A.): pp. 83-127. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Laver P.N. & Kelly M.J. 2008. A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management*, 72: 290-298.
- Lundy M.G., Buckley D.J., Boston E.S.M., Scott D.D., Prodöhl P.A., Marnell F., Teeling E. & Montgomery W.I. 2012. Behavioural context of multi-scale species distribution models assessed by radio-tracking. *Basic and Applied Ecology*, 13: 188–195.
- Mace G.M. & Harvey P.H. 1983. Energetic constraints on home-range size. *The American naturalist*, 121: 120-132.
- McLean J.A. & Speakman J.R. 1997. Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat. *Animal Behaviour*, 54, 1193-1204.
- McLean J.A. & Speakman J.R. 2000. Effects of body mass and reproduction on the basal metabolic rate of brown long Eared bats (*Plecotus auritus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 73: 112-121.
- McNab B. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *The American naturalist*, 97: 133-140.
- Melcón M.L., A. Denzinger & Schnitzler H.-U. 2007. Aerial hawking and landing: approach behaviour in Natterer's bats, *Myotis nattereri* (Kuhl 1818). *The Journal of Experimental Biology* 210: 4457–4464.
- Meschede A. & Heller K.-G. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe*, 16: 1-248.
- Mitchell M.S. & Powell R.A. 2004. A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecological Modelling*, 177: 209-232.
- Motte G. 2011. Etude comparée de l'écologie de deux espèces jumelles de Chiroptères (Mammalia : Chiroptera) en Belgique: l'oreillard roux (*Plecotus auritus*) (Linn., 1758) et l'oreillard gris (*Plecotus austriacus*) (Fischer, 1829). Liège (Belgique): Université de Liège.
- Murphy S.E., Greenaway F. & Hill D.A. 2012. Patterns of habitat use by female brown long-eared bats presage negative impacts of woodland conservation management. *Journal of Zoology*, 288: 177-183.
- Napal M., Garin I., Goiti U., Salsamendi E. & Aihartza J. 2010. Habitat selection by *Myotis bechsteinii* in the southwestern Iberian Peninsula. *Annales Zoologici Fennici*, 47: 239-250.
- Neuweiler G. 2000. *The biology of bats*. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Otto M.S., Becker N.I. & Encarnação J.A. 2012. Cool gleaners: Thermoregulation in sympatric bat species. *Mammalian Biology*, 78: 212-215.
- Parsons K.N. & Jones G. 2003. Dispersion and habitat use by *Myotis daubentonii* and *Myotis nattereri* during the swarming season: implications for conservation. *Animal Conservation*, 6: 283-290.
- Patriquin K.J., Leonard M.L., Broders H.G. & Garroway C.J. 2010. Do social networks of female northern long-eared bats vary with reproductive period and age? *Behav Ecol Sociobiol*, 64, 899–913.
- Preatoni D.G., Spada M., Wauters L.A., Tosi G. & Martinoli A. 2011. Habitat use in the female Alpine long-eared bat (*Plecotus macrobullaris*): does breeding make the difference? *Acta Chiropterologica*, 13: 355-364.
- Racey P.A. & Swift S.M. 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 55, 205-215.
- Rutishauser M., Bontadina F., Braunisch V., Ashrafi S. & Arlettaz R. 2012. The challenge posed by newly discovered cryptic species: disentangling the environmental niches of long-eared bats. *Diversity and Distributions*, 1-13. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00904.x

- Rydell J. 1989a. Feeding activity of the northern bat *Eptesicus nilssoni* during pregnancy and lactation. *Oecologia*, 80, 562-565.
- Rydell J. 1989b. Food habits of Northern (*Eptesicus nilssoni*) and Brown Long-Eared (*Plecotus auritus*) bats in Sweden. *Holarctic Ecology* 12: 16–20.
- Shiel C.B., McAney C.M. & Fairley J.S. 1991. Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common Long-Eared Bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *Journal of Zoology* 223: 299–305.
- Shiel C.B., Shiel R.E. & Fairley J.S. 1999. Seasonal changes in the foraging behaviour of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in Ireland as revealed by radio-telemetry. *Journal of Zoology*, 249: 347-358.
- Siemers B.M., Kaipe I. & Schnitzler H.-U. 1999. The use of day roosts and foraging grounds by Natterer's bats (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) from a colony in southern Germany. *Zeitschrift auf Säugetierkunde*, 64: 241-245.
- Siemers B.M. & Schnitzler H.-U. 2000. Natterer's bat (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) hawks for prey close to vegetation using echolocation signals of very broad bandwidth. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 400–412.
- Siemers B.M. & Swift S.M. 2006. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioural and Ecological Sociobiology* 59: 373–380.
- Smith P.G. & Racey P.A. 2008. Natterer's bats prefer foraging in broad-leaved woodlands and river corridors. *Journal of Zoology*, 275: 314-322.
- Speakman J.R., Bullock D.J., Eales L.A. & Racey P.A. 1992. A problem defining temporal pattern in animal behaviour: clustering in the emergence behaviour of bats from maternity roosts. *Animal Behaviour*, 43: 491-500.
- Speakman J.R. & Thomas D.W. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. In *Bat ecology* (eds Kunz T.H. & Fenton M.B.): pp. 430-490. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Steinhauser D. 2002. Investigations on the ecology of the Barbastelle, *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), and the Bechstein's bat, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) in Southern Brandenburg, Germany. *Untersuchungen Zur Oekologie der Mopsfledermaus, Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), und der Bechsteinfledermaus, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) im Sueden des Landes Brandenburg. *Schriftenreihe Fuer Landschaftspflege und Naturschutz* 71: 81–98.
- Swift S.M. & Racey P.A. 2002. Gleaning as a foraging strategy in Natterer's bat *Myotis nattereri*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52 (5): 408–416.
- Swihart R.K., Slade N.A. & Bergstrom B.J. 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology*, 69, 393-399.
- Vincent S., Nemoz M., Aulagnier S. 2011. Activity and foraging habitats of *Miniopterus schreibersii* (Chiroptera, Miniopteridae) in southern France : Implications for its conservation. *Hystrix* 22(1): 57-72.
- Wauters L.A., Preatoni D.G., Molinari A. & Tosi G. 2007. Radio-tracking squirrels: Performance of home range density and linkage estimators with small range and sample size. *Ecological Modelling*, 202, 333-344.
- Willig M.R., Lyons S.K. & Stevens R.D. 2009. Spatial methods for the macroecological study of bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats (second edition)* (eds Kunz T.H. & Parsons S.): pp. 216-245. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Chapitre 8 :

**Quelle est la détectabilité des Chiroptères
étudiés à l'aide de la détection ultrasonore
en forêt ?**

Quelle est la détectabilité des Chiroptères étudiés à l'aide de la détection ultrasonore en forêt ?

Résumé

L'étude des Chiroptères en activité (transit et chasse) s'appuie sur trois techniques principales que sont la capture, la télémétrie et la détection ultrasonore. Cette dernière technique connaît un essor constant depuis plusieurs années, principalement pour des suivis faunistiques ou des études de sélection d'habitats. Toutefois, la détection ultrasonore souffre de plusieurs biais méthodologiques. Ainsi, nous nous sommes interrogés sur la représentativité des inventaires réalisés à partir de cette technique, donc sur la détectabilité des Chiroptères, en particulier pour les espèces forestières. Nous avons donc équipé plusieurs individus de *Myotis bechsteinii* et *Plecotus auritus* avec des émetteurs, puis les avons suivis sur leurs terrains de chasse par radio-localisation. Nous avons profité de localisations précises pour évaluer la probabilité de détection de ces espèces à l'aide de détecteurs d'ultrasons. Nos résultats mettent en avant la très faible détectabilité de ces espèces dites glaneuses malgré leur présence certaine sur le point d'écoute, tout en détectant d'autres espèces. Parallèlement, nous avons analysé plusieurs jeux de données de points d'écoute ultrasonore réalisés selon des méthodologies différentes (périodicité, durée, répétitions), afin d'identifier la réponse des taxons à ces méthodologies. Si la richesse spécifique au point d'écoute ainsi que certains taxons réagissent positivement à un allongement du temps d'écoute et à la multiplication des passages sur chaque point d'écoute, il apparaît qu'approcher la richesse spécifique locale réelle demande un très gros effort d'observation. De plus, certaines espèces nécessitent des précautions méthodologiques, notamment sur la périodicité des points d'observation. D'autres apparaissent aléatoirement lors des points d'écoute. Nous proposons donc des préconisations méthodologiques pour l'utilisation de la détection ultrasonore, en précisant leurs limites pour les suivis faunistiques et les études de sélection d'habitats.

Mots clé : Chiroptera – forêt tempérée – détectabilité – détection ultrasonore – biais méthodologique – protocole – probabilité de détection – suivi faunistique – richesse spécifique – *Myotis bechsteinii* – *Plecotus auritus*.

1. Introduction

La réalisation d'études, d'inventaires ou de suivis visant à identifier les habitats sélectionnés par une espèce, s'appuie en général sur des données de présence/absence. Pourtant, il est souvent difficile d'associer l'absence de données avec l'absence du taxon recherché, comme en témoigne la riche bibliographie (MacKenzie *et al.* 2002, 2003; Brotons *et al.* 2004; Engler *et al.* 2004; Gu & Swihart 2004; Alpizar-Jara *et al.* 2005; Martin *et al.* 2005; Royle *et al.* 2005; Hernandez *et al.* 2006; Pearce & Boyce 2006; Bailey *et al.* 2007; Royle *et al.* 2007; Albert & Thuiller 2008; Lobo 2008). Une lacune de qualité dans un jeu de données de présence-absence peut avoir des conséquences importantes pour la production d'analyses de qualité et donc pour la compréhension de phénomènes écologiques, voire la définition de stratégies de conservation à mettre en œuvre. A chaque méthode sont généralement associés divers biais, dépendants des observateurs, du milieu dans lequel ont lieu les observations, des conditions d'observation (dont la météorologie), de la détectabilité des espèces, des comportements propres à

l'espèce, ou encore de la méthode de modélisation utilisée (Boulinier *et al.* 1998; Nichols *et al.* 2000; Zaniwski *et al.* 2002; Defos du Rau *et al.* 2003; Alpizar-Jara *et al.* 2004; Gu & Swihart 2004; Kéry & Schmid 2004; MacKenzie *et al.* 2004; Pellet & Schmidt 2005; Wintle *et al.* 2005; Dorazio *et al.* 2006; Gooch *et al.* 2006; Amrhein *et al.* 2007; Gonzalo-Turpin *et al.* 2008; Kéry *et al.* 2009; Tanadini & Schmidt 2011). La recherche de la méthode la plus adaptée pour répondre aux questions relatives à la distribution d'un taxon ou aux habitats sélectionnés par ce taxon revêt donc un caractère prioritaire avant le lancement d'une étude rigoureuse, et pour laquelle il est important de tenir compte des divers biais (Tyre *et al.* 2003; Moore *et al.* 2004; MacKenzie 2005; Kéry & Schmidt 2008; Phillips *et al.* 2009; Lobo *et al.* 2010; Rocchini *et al.* 2011; Tanadini & Schmidt 2011).

L'étude des Chiroptères est compliquée par leur activité nocturne et leur faculté de déplacement. La probabilité de les détecter peut être relativement faible, elle a été estimée à 0,239 en cumulant capture et détection ultrasonore (Weller 2008; Kaiser & O'Keefe 2015). Compte tenu des écologies différentes des taxons et de leurs techniques de chasse impliquant pour chaque individu une signature acoustique propre à chaque situation environnementale (Barataud 2012), leur détectabilité va dépendre de l'espèce, de l'habitat et de l'activité, liée à la période et à la météo. Kaiser & O'Keefe (2015) ont par exemple montré que la probabilité de détection de *Myotis sodalis*, espèce nord-américaine forestière et rare, augmentait avec la fermeture du milieu par la végétation forestière et avec l'augmentation des températures moyennes de la nuit. Pourtant, plus le milieu se ferme, moins la portée des signaux émis par les chauves-souris est importante, donc, moins ils sont détectables (Barataud 2012). Étudier des chauves-souris en forêt, où le milieu est encombré par la végétation, peut donc apparaître comme particulièrement compliqué, et l'expérience des observateurs qui les inventorieront avec cette technique peut fortement influencer la qualité des études et des suivis réalisés (Archaux *et al.* 2013).

De nombreux travaux récents visent cependant à inventorier ces taxons, à identifier les habitats les plus favorables aux différentes espèces, voire les facteurs de sélection de ces habitats. La détection ultrasonore, de plus en plus employée aujourd'hui, avec différents types de matériels (Hayes 2000; Gannon & Sherwin 2004; Jones *et al.* 2004; Limpens & McCracken 2004; Duchamp *et al.* 2006; Barataud 2012; Skalak *et al.* 2012; Stahlschmidt & Brühl 2012), présente l'avantage d'inventorier tous les Chiroptères dont la portée des signaux est suffisante pour que les individus soient détectés. Cette méthode peut être mise en œuvre avec un observateur actif (présent sur le site avec son détecteur) ou avec un détecteur seul sur le terrain (écoute passive) (Britzke 2004; Adams *et al.* 2012; Skalak *et al.* 2012; Stahlschmidt & Brühl 2012). Toutefois, certaines espèces sont détectées différemment selon l'habitat, les forêts ouvertes permettant de mieux entendre les Chiroptères que les forêts denses (Patriquin *et al.* 2003; Barataud 2012). Par ailleurs, certaines espèces sont audibles en début de nuit alors que d'autres le sont en fin de nuit, voire nécessitent plusieurs nuits d'écoute sur un même point avant d'être détectées pour les espèces rares (Skalak *et al.* 2012). Les informations récoltées se limitent à un nombre de contacts par espèce sur la zone d'écoute, sans pouvoir affecter un contact à un individu de l'espèce identifiée. Les écoutes peuvent être réalisées sur des transects ou des points fixes (Barataud 2012; Stahlschmidt & Brühl 2012). Cette méthode nécessite alors une évaluation des probabilités de détection pour l'utiliser afin de réaliser des suivis d'espèces ou pour les études de sélection d'habitats (Gorresen *et al.* 2008; Kaiser & O'Keefe 2015). Quoi qu'il en soit, déterminer précisément l'effort nécessaire et la méthode la plus appropriée pour inventorier les Chiroptères voire étudier les facteurs de sélection d'habitat, reste un défi délicat à relever (Hayes 2000; Gannon & Sherwin 2004; Weller 2008).

Nous nous sommes donc intéressés à la probabilité de détecter un animal à partir de la détection ultrasonore, en ayant l'assurance de sa présence (par radio-téléométrie). L'objectif était d'estimer la détectabilité d'un individu alors que sa présence est connue, mais aussi de détecter d'autres espèces, voire d'autres individus de la même espèce (possible exclusion compétitive difficile à montrer avec la radiolocalisation). Considérant l'intérêt de la détection pour inventorier simultanément plusieurs espèces sur un même site, nous nous sommes ensuite interrogés sur les facteurs explicatifs de la détection des différents taxons potentiels sur un site donné. Conjointement, nous espérons fournir les éléments méthodologiques permettant d'apprécier la richesse spécifique sur un site d'observation à l'aide de cette technique.

2. Matériels et méthodes

2.1. Détectabilité des individus

Deux espèces de Chiroptères sont considérées comme très forestières et au comportement glaneur, donc chassant en se déplaçant lentement tout en s'alimentant : *Myotis bechsteinii* et *Plecotus auritus*. Plusieurs individus de ces deux espèces ont été capturés à l'aide de filets japonais en août 2008, puis équipés avec des émetteurs BD2N de 0,43gr (fabriqués par Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada). Ces animaux ont ensuite été suivis par radio-localisation, par la méthode du Homing-In, c'est-à-dire avec un observateur cherchant à se positionner juste sous l'animal. Lorsque l'animal était localisé de façon certaine, un opérateur a réalisé un point d'écoute de 10 minutes pour comptabiliser chaque contact de chaque espèce (dont l'individu suivi) à l'aide d'un détecteur d'ultrasons de type Pettersson D980, permettant d'enregistrer toutes les séquences pour une identification ultérieure sur le logiciel Batsound 3.31. Ainsi, chaque séquence a donné lieu à l'identification précise de l'espèce selon la méthode de Barataud (2012). Nous avons considéré comme seul et unique contact toute séquence de 5 secondes au maximum. Tout contact supérieur à cette durée donnait lieu à la qualification d'un contact par tranche de 5 secondes. De fait, un individu détecté entre 5 et 10 secondes a donné lieu à 2 contacts, puis à 3 contacts entre 10 et 15 secondes, etc. Deux individus passant en même temps (séquences sonores se superposant) étaient comptés comme deux contacts. L'opérateur se trouvait au sol, alors que l'animal chassait au-dessus de lui.

Au total, 25 points d'écoute ont été réalisés en juillet 2008 pour *Myotis bechsteinii*, et 35 points d'écoute pour *Plecotus auritus*.

2.2. Aires d'étude

Les différents points d'écoute ont été réalisés dans la forêt domaniale de Tronçais, dans l'Allier (France). Cette forêt est dominée largement par le chêne sessile (*Quercus petraea*), même s'il est régulièrement accompagné de hêtre (*Fagus sylvatica*). Le sous-étage est en général dominé par le chêne (*Quercus petraea*), le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le houx (*Ilex aquifolium*), plus rarement par le charme (*Carpinus betulus*) ou le noisetier (*Corylus avellana*). Cette forêt, d'une surface de 10 000 ha, est l'une des forêts les plus productives de France. Les stations y sont en effet fertiles et les peuplements forestiers atteignent parfois des hauteurs de plus de 40 m. La gestion pratiquée est de type futaie régulière. Cela implique donc des peuplements équiennes, parfois jeunes et peu hauts, au sous-étage peu fourni dans les jeunes

futaies, et au contraire très fourni dans les vieilles futaies (entre 225 et 250 ans). *Myotis bechsteinii* et *Plecotus auritus* chassent essentiellement dans le feuillage, la portée de leurs signaux ultrasonores lors de la recherche de proies dans le feuillage est faible (10 m pour *Myotis bechsteinii* et 5m pour *Plecotus auritus* (Barataud 2012). La structure des peuplements forestiers implique donc que certains signaux risquent d'être inaccessibles lors d'une écoute ultrasonore si l'animal chasse en hauteur, notamment dans la canopée. Les hauts peuplements de cette forêt peuvent donc proposer une limite à la capacité d'écoute des individus.

2.3. Analyse des données sur la détectabilité

Nous avons calculé la probabilité pour chacune des deux espèces de n'être détectée qu'un nombre limité de fois (en supposant que l'espèce ne soit pas contactée sur chaque point d'écoute), compte-tenu qu'au moins un individu était présent de façon certaine sur le point d'écoute (l'individu équipé d'un émetteur). Cette probabilité p est notée $p(x \leq n)$, où n correspond au nombre de fois où l'espèce devrait être détectée et x le nombre de fois où elle a été réellement contactée.

2.4. Analyse de la réponse des taxons à l'effort d'écoute

Nous avons voulu estimer la réponse de chaque taxon aux différentes composantes de l'effort d'écoute, considérant que la durée totale d'écoute sur un point favorisait la probabilité de détection de nouveaux taxons, mais aussi d'autres facteurs comme l'heure de début de l'écoute, le nombre de passages ou encore les périodes d'observation. Nous avons d'abord voulu tester l'effort nécessaire pour obtenir la richesse spécifique. Nous nous sommes appuyés sur un réseau de 187 points d'écoute mis en place sur des placettes de 50m de diamètre dans plusieurs forêts françaises de plaine : forêts de Bellebranche (Mayenne, 10 points d'écoute), de Bommiers (Indre, 24 points d'écoute), de Chizé (Deux-Sèvres, 21 points d'écoute), de Chœurs (Cher, 3 points d'écoute), d'Ecouves (Orne, 1 point d'écoute), de Fontainebleau (Seine-et-Marne, 29 points d'écoute), d'Orléans (Loiret, 8 points d'écoute), de Rambouillet (Yvelines, 79 points d'écoute) et de Tronçais (Allier, 12 points d'écoute). Ces points d'écoute ont duré 30 minutes et ont été répétés 3 fois (avril-mai, juin-juillet et août-septembre). 37 points d'écoute ont été réalisés en montagne sur des durées de 45 minutes et répétés 2 fois (juin-juillet et août-septembre) en forêts de Combe-d'Ire (Haute-Savoie, 12 points d'écoute), de Gap-Chaudun (Hautes-Alpes, 16 points d'écoute) et de Sauvas (Hautes-Alpes, 9 points d'écoute). Enfin, 21 points d'écoute de 90 minutes ont été réalisés en un seul passage en août alors qu'ils étaient très proches les uns des autres, rassemblés sur un seul hectare (forêt d'Ecouves, Orne). Nous avons donc testé différentes variables explicatives de la richesse spécifique au point d'écoute :

- Le protocole d'écoute (Protocole) : 30, 45 ou 90 minutes,
- la période du passage (Numper : 1 pour avril-mai, 2 pour juin-juillet et 3 pour août-septembre),
- le nombre de répétitions sur le point d'écoute (Nbper) : 1, 2 ou 3,
- la durée après laquelle une nouvelle espèce a été entendue lors du point d'écoute (Minute),
- la durée après laquelle une nouvelle espèce a été entendue tous passages confondus sur le point d'écoute (D).

Ces variables ont été testées pour la richesse spécifique (RS), puis pour chacun des taxons présents dans les listes de nos points d'écoutes, afin de déterminer les facteurs favorisant la détection de chacun d'eux. Pour la richesse spécifique, nous avons testé quatre formes d'expression :

- RS (richesse spécifique) : évolution du nombre d'espèces détectées au fil du temps pour chaque point d'écoute à chaque passage,
- RSc (richesse spécifique cumulée) : nombre total d'espèces pour chaque point d'écoute à chaque passage,
- RST (richesse spécifique totale) : évolution du nombre d'espèces détectées au fil du temps pour chaque point d'écoute entre les différents passages cumulés,
- RSTc (richesse spécifique totale cumulée) : nombre total d'espèces pour chaque point d'écoute tous passages confondus.

Nous avons réalisé des régressions linéaires pour des distributions de Poisson (R software, procédure *glm*, package *MASS*) pour tester l'effet de toutes les variables méthodologiques décrites plus haut sur l'évolution de la richesse spécifique dans le temps lors de chaque point d'écoute (RS) et en cumulant tous les passages sur chaque point d'écoute (RST), puis sur la richesse spécifique à la fin des points d'écoute pour chaque passage (RSc) puis cumulée après tous les passages (RSTc). Un effet aléatoire « forêt » a été intégré à chacun des quatre modèles pour intégrer la variabilité de richesse spécifique possible entre les différentes forêts inventoriées. La significativité de chaque modèle a ensuite été testée individuellement à l'aide de la procédure *ANOVA*. Nous avons ensuite testé la durée nécessaire pour atteindre la richesse spécifique totale en construisant des courbes d'accumulation à partir des relevés portant sur les 21 points d'écoute de 90 minutes réalisés en seulement 3 soirées sur un hectare en forêt d'Ecouves, comme Skalak *et al.* (2012), à l'aide du logiciel EstimateS (procédure *Bootstrap*). Enfin, l'apparition de chaque espèce peut dépendre du nombre de passages sur les points d'écoute (Nbper), de la période de réalisation du point d'écoute (Numper : 1 pour avril-mai, 2 pour juin-juillet et 3 pour août-septembre), du temps écoulé depuis le début de l'écoute (D) ou de l'heure de début du relevé (H). Nous avons donc réalisé des régressions linéaires pour des distributions de Poisson pour tester l'effet de ces différentes variables méthodologiques sur chacun des taxons détectés lors des 224 points d'écoute (procédure *glm*, package *MASS*). Là encore, un effet aléatoire « forêt » a été intégré à chacun des modèles pour intégrer la variabilité de composition du cortège d'espèces entre les différentes forêts inventoriées et la significativité de chaque modèle a été testée à l'aide de la procédure *ANOVA*.

3. Résultats

3.1. Détectabilité des espèces

Sur les 25 points d'écoute réalisés en présence avérée de *Myotis bechsteinii*, l'espèce n'a été contactée que 4 fois, alors que sur 35 points d'écoute dans les mêmes conditions *Plecotus auritus* n'a été contacté que 2 fois (tableau 1). Ces scores sont très faibles. La probabilité pour que *Myotis bechsteinii* ne soit détectée que 4 fois est $p(x \leq 4) = 2,086^{E-07}$. Plus significativement encore, la probabilité pour que *Plecotus auritus* ne soit détectée que 2 fois est $p(x \leq 2) = 8,731^{E-11}$. L'espèce la plus contactée lors de ces écoutes est *Pipistrellus pipistrellus*, présente à 47 points d'écoute sur les 60 au total (pour 595 contacts). L'espèce la plus contactée est ensuite *Myotis nattereri* (n = 10), puis *Myotis mystacinus* (n = 9), *Eptesicus serotinus* (n = 8) ou des *Myotis* non identifiés à l'espèce (n = 8), puis *Pipistrellus kuhlii* et *Myotis myotis* (n = 7 chacun). D'autres taxons sont contactés plus occasionnellement, *Myotis daubentonii*, *Nyctalus sp*, *Myotis emarginatus*, *Rhinolophus ferrumequinum* et *Barbastella barbastellus*. Parmi ces différentes espèces contactées, *M. nattereri* présente la particularité d'être assez fréquent, mais la plupart du temps avec un seul contact (total de 14 contacts).

Tableau 1 : Nombre de contacts de chaque espèce sur chaque point d'écoute réalisé sur un site de Homing-in d'un individu de *Myotis bechsteinii* ou *Plecotus auritus* en forêt de Tronçais (03). 25 points d'écoute ont été réalisés pour *Myotis bechsteinii* (à gauche) et 35 points d'écoute pour *Plecotus auritus* (à droite). Pour chaque espèce, le nombre de contacts total est fourni (a), ainsi que le nombre de points d'écoutes durant lesquels l'espèce a été détectée (b).

Point	<i>P. pipistrellus</i>	<i>P. kuhlii</i>	<i>E. serotinus</i>	<i>Plecotus sp.</i>	<i>B. barbastellus</i>	<i>M. bechsteinii</i>	<i>M. emarginatus</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. myotis</i>	<i>Myotis sp</i>	Nombre total de contacts
1	1							1				2
2					1						4	5
3			1					1				2
4		1										1
5	72							1				73
6	4									1	1	6
7	5											5
8	21											21
9	35		3									38
10		1				97						98
11	3					5	1					9
12	3					1		1	23			28
13	1							1				2
14	1						1		1			3
15	4		1					1		3		9
16	37			3								40
17												0
18	4	3			1							8
19	4											4
20	6	1			1							8
21	7								1			8
22	9	1				5						15
23	8			2				3				13
24	31	3	4								1	39
25	7											7
a	263	8	11	5	3	108	2	9	1	28	6	
b	20	4	6	2	3	4	2	7	1	4	3	

Point	<i>P. pipistrellus</i>	<i>P. kuhlii</i>	<i>E. serotinus</i>	<i>Nyctalus sp.</i>	<i>Plecotus sp.</i>	<i>B. barbastellus</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. myotis</i>	<i>Myotis sp</i>	<i>R. ferrumequinum</i>	Nombre total de contacts
1	5					21							26
2								2					2
3	1								4		4		9
4						2							2
5	1					5		1			3		10
6													0
7											1		1
8			1						1	2			4
9	9								1				10
10	6												6
11	3	2											5
12	6												6
13	26				1								27
14					1								1
15	1								1	1	1		4
16	1											1	2
17	23												23
18	18												18
19	4								2				2
20	3							2					5
21	19								2				21
22	8												8
23	3												3
24	5												5
25	17	4											21
26	11	1								1			13
27	23				6								29
28	3			12								1	16
29	5												5
30	42								1				43
31	72					2							74
32	16												16
33	2												2
34	3		2										5
35										1			1
a	332	7	3	18	2	7	23	5	13	4	10	1	
b	27	3	2	2	2	2	2	3	8	3	5	1	

3.2. Effort d'écoute nécessaire pour apprécier la richesse spécifique

Nos modèles montrent (tableau 2) un effet positif prépondérant de la durée après laquelle une nouvelle espèce a été entendue tous passages confondus sur le point d'écoute (D) sur la richesse spécifique (RS, RSc, RST et RSTc) démontrant que la richesse spécifique est d'autant mieux appréciée que le temps d'écoute est long sur un site. L'évolution de la richesse spécifique dans le temps lors de chaque point d'écoute (RS) et l'évolution de la richesse spécifique cumulée lors de tous les passages sur chaque point d'écoute sont ensuite expliquées positivement par la durée après laquelle une nouvelle espèce a été entendue lors des points d'écoute (Minute). Enfin, le nombre de répétitions (Nbper) explique positivement la richesse spécifique cumulée après tous les passages réalisés sur les points d'écoute RST et l'évolution de cette richesse spécifique au cours de tous les passages cumulés RSTc, alors que la relation de cette variable est négative pour la richesse spécifique à la fin des points d'écoute pour chaque passage RSc. Ce résultat indique que la richesse spécifique est mieux appréhendée en plusieurs passages qu'en un seul passage.

Tableau 2 : Résultats des modélisations mises en œuvre pour observer l'effet de chaque variable explicative des points d'écoute (protocole, période d'écoute Numper, nombre de répétitions Nbper, durée après laquelle une nouvelle espèce a été entendue lors du point d'écoute Minute, durée après laquelle une nouvelle espèce a été entendue tous passages confondus sur le point d'écoute D) sur la richesse spécifique. La richesse spécifique a été exprimée par RS pour l'évolution de la richesse spécifique dans le temps lors de chaque point d'écoute et par RST pour l'évolution cumulée tous les passages sur chaque point d'écoute, puis par RSc pour la richesse spécifique à la fin des points d'écoute pour chaque passage et enfin par RSTc pour la richesse spécifique cumulée après tous les passages. Pour chaque modèle, nous avons noté la magnitude et la signification des variables (avec les seuils: 0,1% ***, 1% ** et 5% *)

Modèle	Richesse spécifique			
	RS	RST	RSc	RSTc
Protocole				
Numper				
Nbper		T = 0,187***	T = -0,100**	T = 0,182***
Minute	T = 0,021***	T = 0,007***		
D	T = 0,004***	T = 0,012***	T = 0,012***	T = 0,002*

3.3. Durée d'écoute nécessaire pour atteindre la richesse spécifique

Lors des 21 points d'écoute réalisés sur un hectare en forêt d'Ecouvès et de longue durée (90 minutes), la première espèce a été contactée en moyenne après 12 mn sur chaque point d'écoute, la deuxième après 26 mn, la 5^e après 71 mn. En cumulant tous les points d'écoute réalisés en même temps, la 10^e espèce a été contactée après 195 mn. L'effort doit ensuite être considérablement démultiplié pour contacter une nouvelle espèce, d'après nos modélisations : 309 mn pour la 12^e, 560 mn pour la 15^e et 1 900 mn pour la 20^e espèce. En modélisant l'effort nécessaire pour obtenir la richesse spécifique totale possible, le plateau de découverte de nouvelles espèces devrait être atteint un peu avant 1 900 mn

d'écoute (figure 1). La dernière espèce détectable sur ce site a été détectée après 259 minutes d'écoute, soit 4h19.

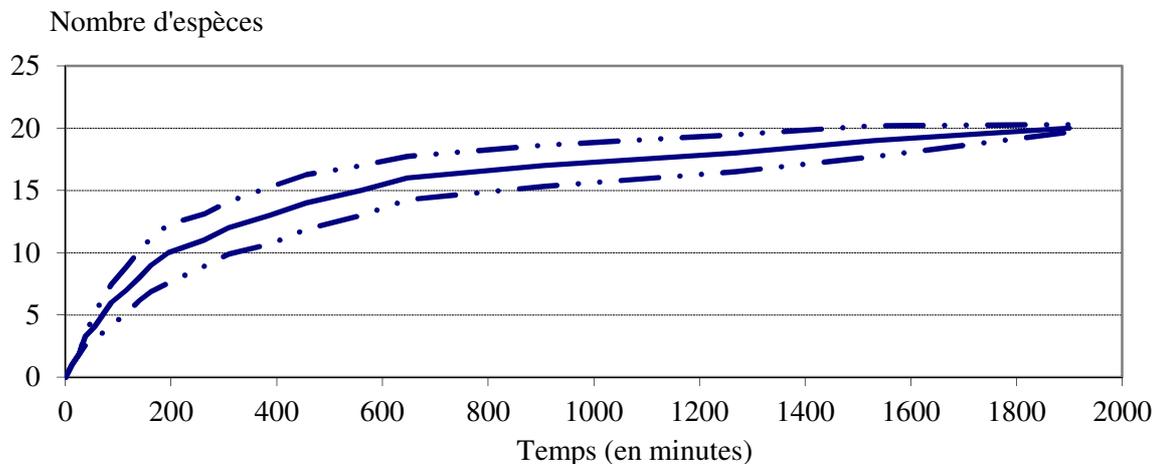


Figure 1 : Evolution de la richesse spécifique en Chiroptères dans le temps (exprimé en minutes) sur un hectare en forêt domaniale d'Ecouves (Orne, France) où 21 points d'écoute de 90 minutes ont été cumulés sur 3 soirées consécutives. La courbe pleine représente la valeur moyenne des estimations par ré-échantillonnage (bootstrapping), alors que les courbes en pointillés représentent les écart-types inférieur et supérieur des estimations. Ce graphique intègre autant les points d'écoute ayant présenté une forte activité que ceux ne montrant aucune présence de Chiroptères.

3.4. Réponses spécifiques à l'effort d'écoute

Les taxons apparaissent différemment lors des points d'écoute :

- *Pipistrellus pipistrellus* ne répond qu'au temps d'écoute depuis le début du point d'écoute ($Y = -0,014D + 0,024$, $p < 0,001$), indiquant qu'elle est détectée très rapidement lors des points d'écoute (valeur de a négative).
- *Eptesicus serotinus* répond négativement au nombre de passages sur un point d'écoute ($Y = -0,740Nbper + 1,795$, $p = 0,016$) et positivement à la période ($Y = 0,5Numper - 4,18$, $p = 0,048$). Peu de passages sont nécessaires pour la détecter (valeur négative de a pour $Nbper$), mais l'effort doit porter sur les passages tardifs en saison (valeur positive de a pour $Numper$).
- *Myotis alcathoe* répond à la période ($Y = 18,92Numper - 61,51$, $p = 0,087$), il est contacté en fin de saison, la valeur très négative de b indiquant que l'espèce est rarement détectée.
- *Myotis brandtii* répond au temps d'écoute depuis le début du point d'écoute ($Y = 0,032D - 6,096$, $p = 0,095$), il est rarement contacté (b assez négatif) et nécessite beaucoup de temps cumulé sur un même point d'écoute avant d'être détectée.
- *Myotis nattereri* répond au temps d'écoute depuis le début du point d'écoute ($Y = 0,029D - 5,64$, $p = 0,075$), sa réponse étant identique à celle de *M. brandtii*.
- *Nyctalus noctula* répond à la période ($Y = -0,662Numper + 2,279$, $p = 0,086$), l'effort doit porter sur les passages précoces en saison.
- *Pipistrellus pygmaeus* répond au nombre de passages sur un point d'écoute ($Y = 1,374Nbper - 7,05$, $p = 0,005$), ce taxon nécessitant plusieurs passages pour être détecté.

- *Plecotus auritus* répond au temps d'écoute depuis le début du point d'écoute ($Y = -0,048D + 3,59$, $p = 0,073$) et à la période ($Y = -1,577\text{Numper} + 2,56$, $p = 0,099$), l'espèce étant plus détectée en début de saison sans nécessiter beaucoup de temps d'écoute.
- *Plecotus austriacus* répond au temps d'écoute depuis le début du point d'écoute ($Y = -0,499D + 2,627$, $p = 0,023$), l'espèce étant détectée rapidement lors des points d'écoute.

Les autres taxons contactés pendant ce programme n'ont montré aucune relation avec ces variables. Ce résultat indique que ces espèces apparaissent aléatoirement lors de l'inventaire, soit lors de chaque point d'écoute, soit au sein de chaque série de relevés, voire que nos données étaient insuffisantes pour détecter une relation avec une variable explicative des écoutes ultrasonores.

4. Discussion

4.1. Détectabilité des espèces

Plusieurs études ont montré la difficulté d'étudier les Chiroptères à l'aide de la détection ultrasonore (Crampton & Barclay 1998; Gannon *et al.* 2003; O'Shea *et al.* 2003; Patriquin & Barclay 2003; Gannon & Sherwin 2004; Jones *et al.* 2004; Limpens & McCracken 2004). Nos résultats confirment que les espèces de type glaneur ne sont que très peu détectables en forêt alors qu'elles sont présentes. Les rares fois où l'espèce recherchée était détectée, le nombre de contacts restait très faible, hormis 97 contacts en 10 minutes pour *Myotis bechsteinii*, c'est-à-dire une détection presque permanente du probable individu suivi par radio-téléométrie. Pour les deux espèces étudiées, ce résultat peut s'expliquer par la portée très faible des signaux ultrasonores émis pour se déplacer dans le feuillage (Barataud 2012), mais aussi parce que ces espèces ont la capacité de chasser leurs proies à l'oreille sans émettre d'ultrasons (Anderson & Racey 1993; Eklof & Jones 2003; Siemers & Swift 2006). Elles deviennent alors inaudibles pour un observateur même à proximité immédiate de l'animal. Toutefois, si nous n'avons pas détecté ces individus (ou pour le moins cette espèce), nous avons détecté d'autres taxons avec un nombre élevé de contacts pour *Pipistrellus pipistrellus*, avec au moins un contact pour *Myotis nattereri*.

Une absence de données de présence ou un nombre très faible de contacts n'induisent pas forcément une absence de l'espèce recherchée ou que cette espèce est rare (MacKenzie 2005; Martin *et al.* 2005; Albert & Thuiller 2008; Rocchini *et al.* 2011), surtout pour des Chiroptères. Pour d'autres taxons, les populations sont souvent mal estimées voire considérées absentes quand la détectabilité des espèces devient très faible (en cas de petites populations) (MacKenzie *et al.* 2002, 2004; MacKenzie & Royle 2005; Royle *et al.* 2005; Dorazio *et al.* 2006; Kéry *et al.* 2009). Intégrer les biais de détection est pourtant une composante essentielle avant toute étude écologique, et nécessite en général des ajustements méthodologiques lors des relevés de terrain (Kéry & Schmid 2004). Dans d'autres cas, les populations peuvent être surestimées, soit parce que l'espèce présente des comportements favorisant sa détectabilité pour un observateur même peu aguerri (Amrhein *et al.* 2007), soit parce que l'écologie de l'espèce l'amène à rendre certains individus plus détectables, comme c'est le cas pour les Chiroptères dits de haut-vol (Barataud 2012). Quoi qu'il en soit, l'estimation de la distribution d'un taxon est généralement sous-estimée par une méthode de suivi basée sur de l'échantillonnage avec une recherche à vue ou

auditive, notamment pour des espèces relativement rares (Defos du Rau *et al.* 2003; Gooch *et al.* 2006; Kéry & Schmidt 2008).

Pour les Chiroptères, la détection ultrasonore sous-estime très certainement la présence des espèces discrètes (Weller 2008), en particulier les espèces forestières qui chassent dans le feuillage (Kaiser & O’Keefe 2015). Nos résultats ont en effet montré que la probabilité de détection de certaines espèces dites glaneuses est très faible, et largement inférieure à la probabilité de détection calculée pour des espèces de Chiroptères dites de lisière en Amérique du Nord (0,239 à 0,532, Weller 2008). Il semble en effet plus facile de détecter des individus quand ils sont en milieu ouvert qu’en milieu fermé. Patriquin *et al.* (2003) suggèrent comme d’autres auteurs avant eux que ce phénomène est lié à des dispositions acoustiques générées par le niveau de fermeture du milieu ou à des conditions météorologiques (comme le taux d’humidité). Nous admettons aussi, comme Barataud (2012), que cette atténuation du signal dépend directement de l’adaptation comportementale de l’individu, qui modifie ses émissions sonar pour lui permettre d’évoluer différemment selon le degré de fermeture du milieu (avec des émissions à longue portée en espace ouvert, et de faible portée quand l’animal chasse dans le feuillage, selon son comportement, soit de transit, soit de chasse donc proche des obstacles). Même si l’opérateur prend soin d’estimer les probabilités de détection de l’espèce (Gorresen *et al.* 2008), il apparaît donc que la détection ultrasonore peut être insuffisante quand il s’agit de mener des suivis d’espèces ou des études de sélection d’habitats, surtout pour certains taxons difficiles à détecter. De plus, nos résultats montrent qu’un animal peut être présent à un point donné sans être détecté, vraisemblablement parce qu’il est en activité en hauteur dans l’arbre. D’autres auteurs ont aussi montré une activité différenciée entre le sol et la canopée, notamment pour certaines espèces comme *M. bechsteinii*, ce qui corrobore notre hypothèse (Rieger & Nagel 2007; Müller *et al.* 2012; Plank *et al.* 2012). Au regard de ces différents éléments, la détection ultrasonore apparaît inutilisable pour l’étude de l’écologie des espèces dites glaneuses à faible portée d’émission, notamment en forêt. Pour ces espèces, nous considérons comme Kaiser & O’Keefe (2015) que les études devraient donc se limiter à des approches de type « *site occupancy* ».

4.2. Paramètres influençant la détection des espèces

Nous avons mis en évidence que plusieurs espèces sont détectées indépendamment de la durée totale du temps d’écoute, de la période ou de l’heure de début du point d’écoute. Il s’agit notamment de *Rhinolophus hipposideros*, *Pipistrellus kuhlii*, *Nyctalus leisleri*, *Barbastella barbastellus*, *Hypsugo savii*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis daubentonii*, *Myotis emarginatus*, *Myotis myotis*, *Myotis mystacinus*, et *Tadarida teniotis*, espèces qui apparaissent de façon aléatoire. Par contre, nous avons mis en évidence que certaines espèces nécessitaient des caractéristiques précises des points d’écoute.

4.2.1. Nombre de points d’écoute

La détection des espèces à faible portée d’émission augmente avec le nombre de points d’écoute, Gorresen *et al.* (2008) considèrent en effet que la probabilité de détecter un taxon recherché sur un site où il est en effet présent devient très élevée au-delà de 15 sites échantillonnés, même pour un observateur restant au sol. D’autres auteurs préconisent aussi d’établir un plan d’échantillonnage à plusieurs points

d'écoute en cas d'inventaire, allant de trois à huit selon les saisons, pour approcher 90% des taxons présents sur un site d'étude (Skalak *et al.* 2012). *M. bechsteinii* et *P. auritus* ont été détectés après plusieurs points d'écoute de 10 minutes (4 points d'écoute sur 25 pour *Myotis bechsteinii*, soit sur 16% des points, et 2 points sur 35 pour *Plecotus auritus*, soit sur 5,71% des points). La contrepartie de ce choix méthodologique est la diminution de la capacité de l'observateur d'associer une activité spécifique à un habitat (l'observateur devant réduire le temps d'écoute à chaque point dans le cas d'un suivi faunistique limité par le temps).

4.2.2. Durée des écoutes

Skalak *et al.* (2012) estiment aussi que 2 à 5 nuits d'écoute sont nécessaires pour approcher la richesse spécifique totale sur un point d'écoute, voire qu'il en faut jusqu'à 45 pour détecter les espèces les plus rares. Nos analyses portant sur un site de petite taille (1ha en forêt d'Ecouvres) plaident aussi pour un temps d'écoute long. C'est après la 259^e minute que la dernière espèce détectable dans cette forêt était observée. Skalak *et al.* (2012) ont montré que la probabilité de détecter une nouvelle espèce sur un point d'écoute dans une nuit était de 25% après 2h30 d'écoute en été, de moins de 20% après 2h en automne, de moins de 5% après 2h en hiver, mais encore de près de 45% après 2h d'écoute au printemps, et encore proche de 25% après 4h d'écoute en été. Nos résultats ainsi que ceux de Skalak *et al.* (2012) impliquent la nécessité de multiplier les points d'écoute, mais aussi de proposer un compromis entre la durée (qui doit rester longue, entre 30mn et une heure) et le nombre de points d'écoute.

Dans notre étude, seuls *Pipistrellus pipistrellus*, *Plecotus auritus*, *P. austriacu*, *Myotis brandtii* et *M. nattereri* répondent positivement à la durée totale des points d'écoute. Les probabilités de rencontrer ces espèces sont d'autant plus élevées que le temps d'écoute est élevé sur un même point, indépendamment du nombre de passages, de la période, de l'heure du relevé ou de la durée de chaque passage. Pour les quatre espèces glaneuses (genres *Myotis* et *Plecotus*), leur régime alimentaire composé d'insectes dépendant du feuillage implique que ces espèces soient peu détectables (Barataud 2012; Müller *et al.* 2012). Ils ont néanmoins besoin de se déplacer après un certain temps de chasse pour aller d'un terrain de chasse à un autre. C'est lors de ces déplacements qu'ils peuvent plus souvent être détectés par un observateur, qui doit rester en place longtemps. Enfin, *P. pipistrellus* est très commune et nécessite simplement de la patience à chaque point d'écoute pour être détectée.

4.2.3. Répétition des relevés et saisonnalité des écoutes

Il convient de respecter une méthodologie intégrant tous les biais liés à la détection ultrasonore pour pouvoir analyser proprement les données et les interpréter au regard des connaissances sur l'écologie des espèces (Gannon & Sherwin 2004; Barataud 2012). En plus de multiplier les sites d'observation, il est essentiel de répéter les relevés et de couvrir le maximum de périodes d'activité des animaux pour optimiser leur rencontre, comme nous l'avons démontré avec l'ensemble des points d'écoute que nous avons réalisés, même si l'analyse des données demande alors plus de précautions (Gorresen *et al.* 2008; Skalak *et al.* 2012). Tyre *et al.* (2003) considèrent que les biais de détection (toutes espèces confondues) peuvent être fortement réduits sur un site échantillonné à partir de trois passages (étalés dans le temps), en augmentant le nombre de points d'observation quand le taux d'erreur d'estimation de la présence $\leq 50\%$, alors qu'il est plutôt préférable d'augmenter le nombre de visites sur un site quand ce taux

d'erreur est >50%. Dans notre cas, la probabilité de détection des espèces étant très faible, augmenter le nombre de passages nous a permis de contacter certaines espèces dont l'apparition dans les relevés n'était pas égale dans le temps. Nous avons en effet montré que les points d'écoute devaient se répartir dans l'année, certains tôt en saison pour mieux détecter *Plecotus auritus* et *Nyctalus noctula*, ou tardivement dans l'année pour beaucoup d'autres taxons.

Nous avons montré que *Plecotus auritus* était très difficilement détectable, notamment parce qu'il émet des signaux de très faible portée (Barataud 2012) et parce qu'il est capable de chasser à l'oreille sans émettre d'ultrasons (Eklof & Jones 2003). Son régime alimentaire est particulièrement composé de papillons tympanés et d'insectes qu'il glane sur les feuilles (Rydell 1989; Shiel *et al.* 1991; Swift 1998). Or, ces proies dépendent de la présence de feuilles sur les arbres pour se développer. Au printemps, le feuillage des arbres se développe plus ou moins tardivement selon les essences forestières, rendant les ressources alimentaires nécessaires aux insectes défoliateurs très limitées alors qu'ils constituent les proies de ce Chiroptère. Ainsi, nous émettons l'hypothèse que les individus de *P. auritus* sont contraints de se déplacer constamment pour trouver des proies disponibles, imposant à l'animal d'émettre plus régulièrement des signaux de portée élevée (plus de 10m) (Barataud 2012). Ces déplacements auraient alors deux conséquences, augmentant la détectabilité de l'espèce : les individus émettraient plus de signaux et se déplaceraient plus, favorisant les contacts avec l'observateur. Pour *N. noctula*, nous rejoignons l'hypothèse de Patriquin *et al.* (2003) qui suggéraient une influence pouvant être négative de la couverture par le feuillage et de l'humidité pour certaines espèces. *N. noctula* est une espèce de haut vol pouvant chasser sur les lisières internes, à condition que les milieux soient très ouverts. Le débourrement des arbres pourrait ainsi empêcher l'espèce de continuer à chasser dans la forêt à partir de l'été, la rendant moins accessible aux observateurs en forêt.

A l'opposé, certaines espèces sont détectées plutôt en fin de saison, notamment *M. alcaethoe*. Les écoutes réalisées tardivement dans l'année profitent probablement d'un nombre d'individus plus important avec la présence des jeunes de l'année alors volants (Kaifer & O'Keefe 2015). Les probabilités de rencontre avec les individus d'une espèce, même difficile à détecter, en seraient donc augmentées. Pour *E. serotinus*, il est probable que ce résultat soit plus lié à la biologie de l'espèce. La plupart des proies collectées par cette espèce en début de saison correspondent plutôt à des insectes de milieux ouverts ou de lisières forestières (Beck 1995). Cette espèce ne se reporterait donc en forêt qu'en fin de saison pour profiter d'autres proies. L'écologie de *P. pygmaeus* est encore peu connue, mais l'étude de son régime alimentaire (Bartonička *et al.* 2008) incite à considérer les arguments développés plus haut pour *E. serotinus* comme recevables pour cette espèce, avec une exploitation d'habitats extra-forestiers au printemps pour occuper la forêt à partir d'août.

4.3. Doit-on opposer la télémétrie à la détection ultrasonore ?

La télémétrie apporte des informations précises sur les sites sélectionnés par un seul individu d'une espèce. Elle semble rester la plus fiable pour définir les facteurs de sélection d'habitat. Celuch & Zahn (2008) considèrent en effet que la télémétrie fournit plus justement la localisation d'un individu, et présente de fait une meilleure image de la façon dont l'animal utilise le paysage et les différents habitats dans le temps. Néanmoins, cette méthode présente divers biais rarement pris en compte, notamment chez les Mammifères (Harris *et al.* 1990; chapitre 6), et plus particulièrement chez les Chiroptères, comme la difficulté de suivre un individu de manière égale dans le temps (difficulté de progression en

terrain encombré la nuit). Il existe aussi des incertitudes de localisation pour les triangulations rendant difficile l'affectation d'un habitat précis à ces localisations, ou encore l'impossibilité pour un observateur de définir l'activité de l'animal suivi alors que la détection ultrasonore peut révéler cette activité au point d'écoute (repos, transit ou recherche active de nourriture). Enfin le comportement de l'individu intervient fortement, puisque ce dernier organise ses activités et opère des choix ponctuels en fonction des contraintes extérieures qui bouleversent le lien direct entre temps passé et rentabilité directe ou indirecte dans l'exploitation des ressources offertes par les habitats qu'il exploite (Barataud 2012). De fait, si la télémétrie permet d'apporter des informations précises sur tous les sites sélectionnés, en révélant les divers paysages utilisés (d'une manière ou d'une autre), ce que la détection ultrasonore ne peut pas fournir au niveau individuel, il peut être difficile d'en inférer les facteurs de sélection individuelle d'habitats sans intégrer le comportement de l'animal suivi, ce qui est peut mis en œuvre dans ce genre d'analyse (chapitres 5 et 6). L'interprétation des données nécessite alors la plus grande prudence. Quand une étude vise à inventorier la communauté de Chiroptères occupant un espace, la détection ultrasonore est incontournable car capable de révéler une liste importante d'espèces, même si le nombre de contacts ou de points d'écoute reste faible. C'est l'effort d'échantillonnage qu'il convient de calibrer à sa juste mesure en cas d'inventaire.

5. Recommandations méthodologiques pour l'utilisation de la détection ultrasonore

La multitude d'articles utilisant la détection ultrasonore sans précautions méthodologiques nous incite à considérer qu'il est nécessaire de respecter certaines règles pour en limiter les biais, qui rendent l'interprétation des résultats peu convaincantes (Gannon & Sherwin 2004). En effet, il apparaît que des données issues de détection ultrasonore peuvent s'interpréter de différentes façons, avec des résultats difficilement compréhensibles, notamment parce que la façon de les récolter (dans l'espace et le temps) n'est pas précisée dans la plupart des cas (Hayes 2000; Sherwin *et al.* 2000).

5.1. L'écoute passive

Il est tout d'abord indispensable de choisir son détecteur en fonction des potentialités qu'il couvre. Stahlschmidt & Brühl (2012) ont par exemple comparé différents détecteurs et considèrent que les détecteurs automatiques sont plus performants qu'un observateur seul réalisant lui-même le point d'écoute, et soumis à la fatigue ou à des caractéristiques physiologiques pouvant induire une incapacité à détecter tous les types de signaux (problèmes d'audition notamment). Parmi les systèmes d'enregistrement automatique, le ecoObs-batcorder semble le plus performant (Adams *et al.* 2012; Stahlschmidt & Brühl 2012). Néanmoins, ce résultat s'appuie sur un réglage de certains matériels n'optimisant pas leur performance, notamment le « *Trigger Level* » (pour le SM2bat en particulier). Il en découle une grande difficulté à pouvoir réellement comparer ces matériels, et de nouveaux tests doivent encore être réalisés. De plus, cette méthode automatique nécessite l'utilisation de nombreux appareils pour estimer convenablement l'activité sur un secteur donné. Leur coût global peut alors s'avérer être une contrainte très forte pour la réalisation de suivis sur plusieurs sites en simultané (pour limiter les effets liés aux changements de conditions climatiques). Enfin, ces auteurs considèrent que ce type d'appareil (avec une détection puis une identification automatique) rend cette méthode abordable à tout observateur, et qu'elle ne prend que très peu de temps, affirmation faisant abstraction du temps

nécessaire au dépouillement informatique de chaque séquence pour aller jusqu'à une identification spécifique. Si ces techniques apportent néanmoins des informations précieuses, nous considérons que l'expérience de terrain (et la culture bibliographique associée) conditionne la pertinence de l'interprétation de données brutes par un observateur manuel ou un manipulateur automatique, et que de nombreux biais sont trop souvent omis lors de l'interprétation de données issues de détection ultrasonore. De fait, cette méthode automatique ne peut donc pas entièrement remplacer des observateurs mobiles pouvant changer de points d'écoute au cours de la nuit, optimisant alors les chances de rencontrer un maximum d'espèces dans une zone d'étude. Ceci est d'autant plus vrai que la probabilité de détecter de nouvelles espèces à un point d'écoute est fortement réduite après 2h au même site (Skalak *et al.* 2012), et qu'il semble nécessaire de multiplier les sites d'écoute puis d'y passer plusieurs fois pour optimiser les probabilités de détecter tous les taxons utilisant un espace donné (Tyre *et al.* 2003).

Un observateur présent sur le terrain peut dans certains cas mieux s'approprier les résultats de ses études, en appréciant mieux sur le terrain les comportements des animaux en fonction des conditions d'observation. Nous avons aussi montré qu'il était possible de détecter l'ensemble des taxons potentiels sur un site donné à l'aide de détecteurs manuels, ce qui plaide aussi pour leur utilisation. Cette détection « active » permet enfin de gagner du temps dans les analyses des séquences sonores par une identification *in situ* de certaines espèces via le mode hétérodyne, puis via l'expansion de temps (avec analyse informatique pour les cas tendancieux), la plupart des détecteurs actuellement utilisés proposant avantageusement les deux modes (Barataud 2012).

5.2. L'écoute active

Pour un observateur mobile, nos résultats montrent que le meilleur compromis pour identifier la richesse spécifique à un point d'écoute est d'abord d'allonger la durée, puis de démarrer le plus tôt possible l'écoute (à partir de la tombée de la nuit), à plusieurs périodes du cycle biologique (si possible au moins deux répétitions voire trois). La difficulté réside dans le compromis nécessaire entre des points d'écoute longs (mais coûteux en temps) et la réalisation de nombreux points d'écoute la même nuit, puis la répétition de ces points d'écoute à des périodes différentes, du printemps (pour détecter des espèces comme *N. noctula* et *P. auritus*) à la fin de l'été (pour contacter *E. serotinus*, *M. alcatheae* et *P. pygmaeus*).

Pour les suivis chiroptérologiques basés sur la détection ultrasonore, nous conseillons donc de réaliser des points d'écoute, préférables aux transects pour favoriser la standardisation des données à récolter (Stahlschmidt & Brühl 2012), puis d'augmenter le nombre de points d'écoute sur un site d'étude ainsi que le nombre de passages s'il s'agit de détecter et d'évaluer l'activité de groupes d'espèces à l'échelle d'un territoire, comme un massif forestier (quitte à avoir des temps d'écoute assez courts, de dix minutes par exemple). Dans le cas de suivis réalisés sur des surfaces réduites et pour lesquels l'observateur veut s'intéresser à la richesse locale (au point d'écoute, permettant alors d'approcher des questions de sélection d'habitat, avec toute la rigueur analytique qui s'impose), les points d'écoute doivent être allongés (entre 30 minutes et 1 heure) avec au moins deux observateurs ou deux détecteurs sur le même point d'écoute. Un test méthodologique a en effet démontré qu'il était nécessaire de disposer deux détecteurs d'ultrasons différents à un même point d'écoute pour limiter les imprécisions (40 à 60% de différence entre deux détecteurs disposés à 5m l'un de l'autre) et augmenter la détectabilité de chaque

espèce de Chiroptère (Duchamp *et al.* 2006). Les points d'écoute doivent être répétés au moins 3 fois, si possible espacés dans le temps (à des saisons différentes entre le printemps et la fin de l'été) et en changeant l'ordre de passage des points d'écoute, considérant que l'activité peut changer au fil de la saison, voire de la nuit (Hayes 2000; Rieger & Nagel 2007; Barataud 2012; Skalak *et al.* 2012). Un point d'écoute au sol peut être complété par une écoute simultanée en hauteur (en forêt), afin d'optimiser les chances d'entendre les animaux chassant dans la canopée (Hayes 2000; Rieger & Nagel 2007). L'utilisation de détecteurs automatiques peut alors présenter un intérêt majeur, avec la mise en place d'un micro déporté en hauteur.

Il est possible d'optimiser les chances de rencontre avec des Chiroptères insectivores, en attirant les insectes à l'aide de lampes émettant des ultra-violets (Adams *et al.* 2005). Toutefois, il convient de rester prudent dans l'interprétation de ces données, car le comportement des animaux se trouverait alors très fortement perturbé. Cette possibilité est donc réservée uniquement à des programmes d'inventaires, et doit être proscrite pour des suivis faunistiques ou des études de sélection d'habitats. L'analyse de toutes ces données nécessite de différencier les groupes d'espèces, entre celles qui émettent leur signaux sur de longues distances donc facilement détectables, et celles à portée très limitée du signal (quelques mètres seulement) (Hayes 2000; Barataud 2012).

6. Conclusion

Certains auteurs considèrent que l'effort d'échantillonnage devient très important et trop onéreux quand la probabilité de détection est inférieure à 0,15 (Bailey *et al.* 2007; Pellet & Schmidt 2005), voire 0,25 quand il s'agit de Chiroptères (Weller 2008). Nos résultats montrent une très faible détectabilité des Chiroptères glaneurs malgré leur présence certaine avec la détection ultrasonore. Pourtant, parce qu'elle n'est pas intrusive pour les animaux et qu'elle permet la détection de l'ensemble des espèces composant la communauté de Chiroptères, cette méthode de terrain est probablement la première méthode utilisable en forêt, et la plus performante pour apporter des listes d'espèces pour des inventaires, voire des niveaux d'activité spécifique dans le cas de suivis d'espèces ou de communautés. La détection ultrasonore est donc inévitable pour l'étude des chauves-souris en forêt, mais nécessite d'appliquer alors diverses préconisations pour éviter les biais pouvant affecter les résultats.

7. Bibliographie

- Adams AM, Jantzen MK, Hamilton RM, Fenton MB. 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6):992-998.
- Adams MD, Law BS, French KO. 2005. Effect of lights on activity levels of forest bats: increasing the efficiency of surveys and species identification. *Wildlife Research* 32:173-182.
- Albert CH, Thuiller W. 2008. Favourability functions versus probability of presence: advantages and misuses. *Ecography* 31:417-422.
- Alpizar-Jara R, Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, Pollock KH, Rosenberry CS. 2004. The relationship between species detection probability and local extinction probability. *Oecologia* 141(4):652-660.

- Alpizar-Jara R, Pollock KH, Haines DE. 2005. Mark-recapture estimators for dual frame population size of prominent nesting structures: the effect of uncertain detection probability. *Environmental and Ecological Statistics* 12(2):155-168.
- Amrhein V, Kunc HP, Schmidt R, Naguib M. 2007. Temporal patterns of territory settlement and detectability in mated and unmated nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 149(2):237-244.
- Anderson M.E., Racey P.A. 1993. Discrimination between fluttering and non-fluttering moths by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* 46(6):1151-1155.
- Archaux F., Tillon L., Fauvel B., Martin H. 2013. Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: Importance of mature and regeneration stands. *Le Rhinolophe* 19: 47-58.
- Bailey LL, Hines JE, Nichols JD, Mackenzie DI. 2007. Sampling design trade-offs in occupancy studies with imperfect detection: examples and software. *Ecological Applications* 17(1):281-290.
- Bailey LL, Simons TR, Pollock Kh. 2004. Estimating site occupancy and species detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications* 14(3):692-702.
- Barataud M. 2012. *Ecologie acoustique des Chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse*. Biotope, Mèze & Muséum national d'histoire naturelle, Paris. 344 p.
- Bartonička T., Rehak Z. & Andreas M. 2008. Diet composition and foraging activity of *Pipistrellus pygmaeus* in a floodplain forest. *Biologia* 63 (2): 1-7.
- Beck A. 1995. Fecal analyses of European bat species. *Myotis* 32-33:109-119.
- Boulinier T, Nichols JD, Sauer JR, Hines JE, Pollock KH. 1998. Estimating species richness: The importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79(3):1018-1028.
- Britzke ER. 2004. Designing monitoring programs using frequency-division bat detectors: active versus passive sampling. In: Brigham RM, Kalko EKV, Jones G, Parsons S, Limpens HJGA (eds); Austin, Texas. *Bat Conservation International*. p 79-83.
- Brotons L, Thuiller W, Araujo MB, Hirzel AH. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27:437-448.
- Celuch M, Zahn A. 2008. Foraging habitats preferences of bats: new question in interpretation of bat detector data. *Vespertilio* 12:3-9.
- Crampton LH, Barclay RMR. 1998. Selection of roosting and foraging habitat by bats in different-aged aspen mixedwood stands. *Conservation Biology* 12(6):1347-1358.
- Defos du Rau P, Barbraud C, Mondain-Monval J-Y. 2003. Estimating breeding population size of the red-crested pochard (*Netta rufina*) in the Camargue (southern France) taking into account detection probability: Implications for conservation. *Animal Conservation* 6(4):379-385.
- Dorazio RM, Royle JA, Söderström B, Glimskär A. 2006. Estimating species richness and accumulation by modeling species occurrence and detectability. *Ecology* 87(4):842-854.
- Duchamp JE, Yates M, Muzika R-M, Swihart RK. 2006. Estimating probabilities of detection for bat echolocation calls: an application of the double-observer method. *Wildlife Society Bulletin* 34(2):408-412.
- Eklof J., Jones G. 2003. Use of vision in prey detection by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* 66 (5): 949-953.
- Engler R, Guisan A, Rechsteiner L. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41:263-274.
- Epstein JH, Newman SH. 2011. The use of telemetry to understand bat movement and ecology. In: Newman SH, Field H, Epstein J, de Jong C (eds). *Investigating the role of bats in emerging zoonoses*. Rome.

- Gannon WL, Sherwin RE. 2004. Are acoustic detectors a 'silver bullet' for assessing habitat use by bats? In: Brigham RM, Kalko EKV, Jones G, Parsons S, Limpens HJGA (eds); Austin, Texas. Bat Conservation International.
- Gannon WL, Sherwin RE, Haymond S. 2003. On the importance of articulating assumptions when conducting acoustic studies of habitat use by bats. *Wildlife Society Bulletin* 31(1):45-61.
- Gonzalo-Turpin H, Sirami C, Brotons L, Gonzalo L, Martin J-L. 2008. Teasing out biological effects and sampling artifacts when using occupancy rate in monitoring programs. *Journal of Field Ornithology* 79(2):159-169.
- Gooch MM, Heupel AM, Price SJ, Dorcas ME. 2006. The effects of survey protocol on detection probabilities and site occupancy estimates of summer breeding anurans. *Applied Herpetology* 3(2):129-142.
- Gorresen PM, Miles AC, Todd CM, Bonaccorso FJ, Weller TJ. 2008. Assessing bat detectability and occupancy with multiple automated echolocation detectors. *Journal of Mammalogy* 89(1):11-17.
- Gu W, Swihart RK. 2004. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation* 116:195-203.
- Harris S, Cresswell WJ, Forde PG, Trehwella WJ, Woollard T, Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20(2/3):97-123.
- Hayes JP. 2000. Assumptions and practical considerations in the design and interpretation of echolocation-monitoring studies. *Acta Chiropterologica* 2(2):225-236.
- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773-785.
- Jiménez-Valverde A, Lobo JM, Hortal J. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity Distrib* 14:885-890.
- Jones G, Vaughan N, Russo D, Wickramasinghe LP, Harris S. 2004. Designing bat activity surveys using time expansion and direct sampling of ultrasound. In: Brigham RM, Kalko EKV, Jones G, Parsons S, Limpens HJGA (eds); Austin, Texas. Bat Conservation International. p 83-89.
- Kaiser ZDE, O'Keefe JM. 2015. Factors affecting acoustic detection and site occupancy of Indiana bats near a known maternity colony. *Journal of Mammalogy* 96(2):344-360.
- Kéry M, Dorazio RM, Soldaat L, van Strien A, Zuiderwijk A, Royle JA. 2009. Trend estimation in populations with imperfect detection. *Journal of Applied Ecology* 46:1163-1172.
- Kéry M, Schmid H. 2004. Monitoring programs need to take into account imperfect species detectability. *Basic and Applied Ecology* 5(1):65-73.
- Kéry M, Schmidt BR. 2008. Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecology* 9(2):207-216.
- Kunz TH, Thomas DW, Richards GC, Tidemann CR, Pierson ED, Racey PA. 1996. Observational techniques for bats. *Measuring and monitoring biological diversity, standard methods for Mammals*. Smithsonian Institution Press ed. Washington and London. p 105-114.
- Limpens HJGA, McCracken GF. 2004. Choosing a bat detector: Theoretical and practical aspects. In: Brigham RM, Kalko EKV, Jones G, Parsons S, Limpens HJGA (eds); Austin, Texas. Bat Conservation International. p 28-37.
- Lobo JM. 2008. More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics* 5:14-19.

- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Hortal J. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33:103-114.
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R. 2007. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 7p. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Mackenzie DI. 2005. Was it there? Dealing with imperfect detection for species presence/absence data. *Aust N Z J Stat* 47(1):65–74.
- Mackenzie DI, Bailey LL. 2004. Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 9(3):300–318.
- Mackenzie DI, Bailey LL, Nichols JD. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology* 73:546–555.
- Mackenzie DI, Nichols JD, Hines JE, Knutson MG, Franklin AB. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84(8):2200–2207.
- Mackenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83(8):2248–2255.
- Mackenzie DI, Nichols JD, Seamans ME, Gutiérrez RJ. 2009. Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection. *Ecology* 90(3):823–835.
- Mackenzie DI, Royle JA. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42:1105–1114.
- Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR, Kuhnert PM, Field SA, Low-Choy SJ, Tyre AJ, Possingham HP. 2005. Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters* 8:1235–1246.
- Moore JE, Scheiman DM, Swihart RK. 2004. Field comparison of removal and modified double-observer modeling for estimating detectability and abundance of birds. *Auk* 121(3):865-876.
- Müller J., Mehr M., Bässler C., Fenton M.B., Hothorn T., Pretzsch H., Klemmt H.-J., Brandl R. 2012. Aggregative response in bats: Prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169: 673–684.
- Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, Fallon FW, Fallon JE, Heglund PJ. 2000. A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *The Auk* 117(2):393–408.
- O'Shea TJ, Bogan MA, Ellison LE. 2003. Monitoring trends in bats populations of the United States and territories: status of the science and recommendations for the future. *Wildlife Society Bulletin* 31(1):16-29.
- Patriquin KJ, Barclay RMR. 2003. Foraging by bats in cleared, thinned and unharvested boreal forest. *Journal of Applied Ecology* 40:646-657.
- Patriquin KJ, Hogberg LK, Chruszcz BJ, Barclay RMR. 2003. The influence of habitat structure on the ability to detect ultrasound using bat detectors. *Wildlife Society Bulletin* 31(2):475-481.
- Pearce JL, Boyce MS. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43:405-412.
- Pellet J, Schmidt BR. 2005. Monitoring distributions using call surveys: estimating site occupancy, detection probabilities and inferring absence. *Biological Conservation* 123:27-35.
- Phillips SJ, Dudik M, Elith J, Graham CH, Lehmann A, Leathwick J, Ferrier S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19(1):181–197.
- Plank, M., Fiedler K., Reiter G. 2012. Use of forest strata by bats in temperate forests. *Journal of Zoology* 286: 154–162.

- Rieger I, Nagel P. 2007. Vertical stratification of bat activity in a deciduous forest. In: Unterseher M, Morawetz W, Klotz S, Arndt E (eds). The canopy of a temperate floodplain forest - Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane. The Leipzig Canopy Crane Project ed. Leipzig (Germany): Universität Leipzig. p 141-149.
- Rocchini D, Hortal J, Lengyel S, Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Ricotta C, Bacaro G, Chiarucci A. 2011. Accounting for uncertainty when mapping species distributions: The need for maps of ignorance. *Progress in Physical Geography* 35(2):211-226.
- Royle JA, Kéry M, Gautier R, Schmid H. 2007. Hierarchical spatial models of abundance and occurrence from imperfect survey data. *Ecological Monographs* 77(3):465-481.
- Royle JA, Nichols JD, Kery M. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos* 110(2):353-359.
- Rydell, J. 1989. Food habits of northern (*Eptesicus nilssonii*) and brown long-eared (*Plecotus auritus*) bats in Sweden. *Holarctic Ecology* 12: 16–20.
- Sherwin RE, Gannon WL, Haymond S. 2000. The efficacy of acoustic techniques to infer differential use of habitat by bats. *Acta Chiropterologica* 2(2):145-153.
- Shiel CB, McAney CM, Fairley JS. 1991. Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *Journal of Zoology* 223:299-305.
- Siemers, B.M., Swift S.M. 2006. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioural and Ecological Sociobiology* 59: 373–380.
- Skalak SL, Sherwin RE, Brigham RM. 2012. Sampling period, size and duration influence measures of bat species richness from acoustic surveys. *Methods in Ecology and Evolution* 3:490–502.
- Stahlschmidt P, Brühl CA. 2012. Bats as bioindicators – the need of a standardized method for acoustic bat activity surveys. *Methods in Ecology and Evolution* 3:503–508.
- Swift, SM. 1998. Long-eared bats. T & AD Poyser Ltd. London: Poyser Natural History.
- Tanadini LG, Schmidt BR. 2011. Population size influences amphibian detection probability: Implications for biodiversity monitoring programs. *PLoS ONE* 6(12):1-7.
- Tyre AJ, Tenhumberg B, Field SA, Niejalke D, Parris K, Possingham HP. 2003. Improving precision and reducing bias in biological surveys: Estimating false-negative error rates. *Ecological Applications* 13(6):1790–1801.
- Weller TJ. 2008. Using occupancy estimation to assess the effectiveness of a regional multiple-species conservation plan: Bats in the Pacific Northwest. *Biological Conservation* 141:2279-2289.
- Wenger SJ, Freeman MC. 2008. Estimating species occurrence, abundance, and detection probability using zero-inflated distributions. *Ecology* 89(10):2953-2959.
- Wintle BA, Kavanagh RR, McCarthy MA, Burgman MA. 2005. Estimating and dealing with detectability in occupancy surveys for forest owls and arboreal marsupials. *Journal of Wildlife Management* 69(3):905-917.
- Wintle BA, McCarthy MA, Parris KM, Burgman MA. 2004. Precision and bias of methods for estimating point survey detection probabilities. *Ecological Applications* 14(3):703-712.
- Zaniewski AE, Lehmann A, McC. Overton J. 2002. Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling* 157:261-280.

Discussion générale

« En définitive, notre société se définira non seulement par ce que nous créons, mais aussi par ce que nous refusons de détruire. »

John C. Sawhill (1936-2000), dans Edward O. Wilson, *L'avenir de la vie*, 2003

« J'espère avoir justifié la conviction, partagée par de nombreuses personnes réfléchies et issues de milieux divers, que l'on peut résoudre le problème. Les ressources adéquates existent. Ceux qui les contrôlent ont de nombreuses raisons d'atteindre cet objectif, ne serait-ce que pour leur propre sécurité. Toutefois, le succès ou l'échec viendra en définitive d'une décision éthique, sur laquelle ceux qui vivent aujourd'hui seront qualifiés et jugés par toutes les générations à venir. Je suis convaincu que la sagesse l'emportera. Une civilisation capable de concevoir Dieu et de partir coloniser l'espace trouvera sûrement le moyen de sauver l'intégrité de cette planète et la vie magnifique qu'elle abrite. »

Edward O. Wilson, *L'avenir de la vie*, 2003

Discussion générale

1. Introduction

Au début de la thèse, mes questions portaient essentiellement sur trois grands axes : quels étaient les facteurs de sélection des gîtes et des habitats de chasse et comment proposer des mesures favorables aux Chiroptères dans la gestion forestière, en particulier pour les espèces forestières. Assez vite, différentes questions ont dû être abordées. Tout d'abord, apprécier la sélection d'habitat nécessite d'avoir une idée très claire de la surface sur laquelle s'exerce les pressions environnementales pour l'espèce étudiée. Si la bibliographie est riche en développements récents d'approches fonctionnelles et structurelles autour du domaine vital, elle concerne surtout des espèces à grands rayons d'action et capables de supporter des technologies modernes comme les récepteurs GPS à longue durée de fonctionnement. Rien de comparable aux techniques utilisables pour les Chiroptères, limitées à la télémétrie avec des petits émetteurs VHF de très faible durée de fonctionnement ! A mon grand étonnement d'ailleurs, aucune publication ne s'est interrogée sur la manière de considérer le domaine vital de chauves-souris pour les études de sélection d'habitat. Ainsi, la lecture des publications sur la sélection d'habitat pour ces espèces m'a laissé souvent perplexe quant à la pertinence des résultats, même s'ils sont éclairants. Il m'a donc fallu me pencher sur ce sujet (ce qui m'a demandé plus d'un an pour « construire » une démarche d'analyse et une méthode pertinente utilisable et reproductible tant sur le domaine vital que sur une méthode d'analyse de la sélection d'habitat pour les terrains de chasse. C'est probablement l'un des plus grands apports de cette thèse.

En lien avec ce travail, il paraissait évident que le domaine vital s'explique par le comportement propre à l'espèce, par les pressions environnementales (gîtes disponibles et terrains de chasse favorables parmi un ensemble de ressources disponibles), mais aussi par le statut des individus. Pour m'éclairer dans la compréhension des phénomènes écologiques en présence, j'ai donc aussi voulu observer ce lien : le domaine vital en fonction du statut des individus.

Cette thèse apporte de nouvelles connaissances sur les habitats sélectionnés (gîtes et terrains de chasse) par les Chiroptères en forêt. Si les travaux sont principalement limités à trois espèces, néanmoins très forestières, ils présentent l'avantage d'aller assez loin sur la description des facteurs de sélection, notamment en fonction du statut des individus. Ainsi, les résultats apportent des éléments concrets pour la gestion, en particulier pour les gîtes (quels arbres et quelle distribution), mais aussi pour les habitats de chasse, tant sur le bois mort pour l'ensemble de la communauté de Chiroptères que sur les habitats sélectionnés à l'échelle du domaine vital par les trois espèces principalement étudiées. Une approche individuelle et populationnelle, et l'étude de colonies différentes, ont montré qu'il est délicat de tirer des généralités, et qu'il était essentiel de comprendre le fonctionnement local de populations pour guider au mieux le gestionnaire dans ses actions de conservation.

D'ailleurs, autour de cette thèse, j'ai développé différents outils qui contribuent à partager ces connaissances, rapports d'étude (Tillon 2008; Tillon *et al.* 2012, 2013), publications de vulgarisation (Tillon 2007, 2012; Tillon *et al.* 2010, 2014) et stages professionnels, mais aussi opérations de gestion concrètes, dont les grands principes seront exposés à la fin de cette discussion générale.

Trois questions étaient centrales à cette thèse : (1) Quels sont les gîtes sylvestres utilisés par les Chiroptères et comment les occupent-ils ? (2) Quels sont les terrains de chasse sélectionnés ? (3) Quels sont les liens entre les terrains de chasse et les gîtes permettant d'expliquer l'utilisation de l'espace forestier par ces animaux ?

Afin de répondre à ces questions, il était nécessaire d'identifier préalablement la façon de développer la démarche d'analyse statistique adéquate. L'une des techniques les plus utilisées pour étudier les Chiroptères en forêt est la détection ultrasonore, car elle permet d'accéder à l'ensemble de la communauté. Pourtant, plusieurs études ont montré des biais méthodologiques importants. Nous avons donc voulu étudier la détectabilité d'espèces très forestières à partir de cette technique, puis observer l'évolution de la richesse spécifique et de l'apparition de chaque taxon dans le temps. La détection ultrasonore présente néanmoins des limites méthodologiques qui ne permettent pas un suivi spécifique voire individuel, et qui impliquent l'utilisation d'une autre technique pour les études de sélection d'habitat : la radio-localisation. Les études utilisant la télémétrie sont nombreuses. Pourtant, la façon d'analyser les données de localisation pour identifier le domaine vital des individus puis pour comprendre les effets des pressions environnementales sur ces individus restait peu documentée (Amelon *et al.* 2009). Face aux incertitudes inhérentes aux problèmes méthodologiques liés à ces deux techniques, des tests méthodologiques préalables ont permis d'éclairer la façon de répondre aux trois questions centrales de la thèse. Ces apports méthodologiques ont fait l'objet de chapitres dédiés.

2. Apports méthodologiques

2.1. Quelle est la détectabilité des espèces de Chiroptères par la détection ultrasonore ?

Dans le chapitre 8, nous nous sommes intéressés à la détectabilité des Chiroptères forestiers à partir de la détection ultrasonore. Cette technique a profité d'un accès plus abordable ces dernières années, contribuant au développement des suivis faunistiques et des études de sélection d'habitats (Hayes 2000; Gannon & Sherwin 2004; Jones *et al.* 2004; Kunz & Parsons 2009; Barataud 2012). Compte-tenu des biais méthodologiques qui l'affectent, il nous a semblé indispensable d'évaluer la représentativité des inventaires réalisés à partir de cette technique, afin de construire le dispositif d'observation le plus adéquat pour étudier le lien entre la communauté de Chiroptères forestiers et des variables d'habitat comme le bois mort. Nous avons fonctionné en deux temps, d'abord en équipant plusieurs individus de *Myotis bechsteinii* et *Plecotus auritus* avec des émetteurs pour les suivre sur leurs terrains de chasse par radio-localisation et évaluer les probabilités de détection de ces espèces à l'aide de détecteurs d'ultrasons. Parallèlement, nous avons analysé plusieurs jeux de données issus de points d'écoute ultrasonore réalisés sur différents sites en France, afin d'identifier la réponse de l'ensemble des taxons aux paramètres descriptifs des points d'écoute (périodicité, durée, répétitions). Nous avons pu montrer que les espèces glaneuses avaient une très faible détectabilité malgré leur présence certaine sur le point d'écoute, pouvant expliquer leur faible présence dans les études traitant de l'écologie de ces espèces en activité de chasse en forêt (Müller *et al.* 2012; Plank *et al.* 2012). Par contre, d'autres espèces ont été entendues. Si un allongement du temps d'écoute favorise la richesse spécifique au point d'écoute et les probabilités de détection des espèces comme d'autres auteurs le suggéraient (Gorresen *et al.* 2008; Kaiser & O'Keefe 2015), il apparaît qu'approcher la richesse spécifique locale réelle demande un très gros effort d'observation, comme Skalak *et al.* (2012) l'avaient noté, même si ces auteurs ont précisé que la découverte de nouvelles espèces était réduite après 2 heures d'écoute à un même point. De plus,

certaines espèces nécessitent des précautions méthodologiques très strictes (notamment sur la périodicité des points d'écoute). D'autres enfin apparaissent aléatoirement lors des points d'écoute.

A partir de nos résultats, nous avons donc pu proposer des préconisations méthodologiques pour l'utilisation de la détection ultrasonore. Pour les écoutes actives, il convient de réaliser des points d'écoute longs d'au moins 30 minutes pour chaque passage, à différentes périodes (avant ou au moment du débourrement de la végétation, lors des mises bas et du début de l'allaitement des jeunes, et quand les jeunes sont émancipés), à deux opérateurs. Ces écoutes actives présentent le grand avantage de permettre la multiplication des points d'écoute dans une même nuit. Néanmoins, il peut être nécessaire de réaliser des points d'écoute longs sur certains sites riches en espèces. Les écoutes passives semblent alors les plus adaptées avec l'utilisation d'enregistreurs automatiques et permettent de déployer un micro en hauteur dans la canopée relativement facilement, favorisant la détection des espèces peu entendues depuis le sol (Hayes 2000; Rieger & Nagel 2007). Cette technique nécessite néanmoins la réalisation de tests permettant d'améliorer la performance des outils existants actuellement. L'utilisation de pondérations peut être nécessaire pour tenir compte de la faible détectabilité de certains taxons (Barataud 2012). Si elle permet de dresser des listes d'espèces sur un même site sans pour autant déranger les animaux, la détection ultrasonore est très limitée pour les études de sélection d'habitat et certains suivis faunistiques (chapitre 8).

2.2. Comment définir et représenter le domaine vital de Chiroptères forestiers ?

Le domaine vital d'un animal est difficile à caractériser et nécessite une grande prudence pour être interprété car il est lié à la méthode utilisée pour collecter les données de localisation, aux biais d'autocorrélation temporelle et spatiale, à la méthode d'analyse des données et au comportement propre aux individus de l'espèce étudiée. A ce titre, les Chiroptères forestiers présentent des particularités comportementales qui complexifient les possibilités d'étudier leur utilisation de l'espace. Nous nous sommes intéressés à quatre espèces de Vespertilionidés européens qui exploitent la forêt, dont trois sont glaneuses forestières (*Myotis bechsteinii*, *M. nattereri* and *Plecotus auritus*) et une autre est connue pour chasser en lisière (*Pipistrellus pipistrellus*). Nous avons comparé les domaines vitaux de plusieurs individus de ces espèces (respectivement 44, 17, 63 et 8 individus) en utilisant différentes méthodes paramétriques et probabilistes de représentation du domaine vital. Nos résultats ont montré un effet important des phénomènes d'autocorrélation temporelle et spatiale sur la façon de représenter et de calculer la taille d'un domaine vital de chauve-souris. Au regard de la montée en puissance des études télémétriques sur les chauves-souris et de la difficulté de sélectionner une méthode permettant d'aborder leur domaine vital, ces nouveaux apports méthodologiques nous ont permis de proposer une manière d'approcher le domaine vital de ces espèces. Il apparaît que les méthodes probabilistes (le Kernel en particulier) sont les plus appropriées pour intégrer le comportement des animaux lors d'analyses de domaines vitaux et pour tenir compte des erreurs possibles d'identification précise des localisations de l'animal, notamment sur les limites. Toutefois, l'utilisation du Kernel nécessite l'application d'une procédure que nous avons proposée (chapitre 6) afin de standardiser les mesures de domaines vitaux pour des Chiroptères forestiers.

2.3. Comment réaliser des analyses de sélection d'habitats forestiers à partir de données télémétriques ?

Dans le chapitre 4, nous avons dû tester différentes manières de représenter l'espace disponible aux individus pour réaliser des analyses de sélection d'habitat pertinentes à partir de données issues de télémétrie. Parmi les différentes méthodes d'analyse de données, la K-select de Calenge *et al.* (2005) est particulièrement adaptée pour les études de sélection d'habitats de deuxième et de troisième ordre avec une précision individuelle, ce que nous voulions mettre en œuvre. Compte-tenu des différents biais méthodologiques créant des incertitudes sur la qualité des données utilisables pour les études de sélection d'habitat par les Chiroptères (en particulier par la télémétrie), nous avons testé différentes méthodes de représentation du domaine vital pour trois Chiroptères forestiers (*Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*) afin d'appliquer la K-select avec un maximum de significativité. Ainsi, nous avons comparé des méthodes par polygones convexes (le Polygone Convexe Minimum, le Polygone Incrémenté par Grappes pour 50 et 95% de la distribution, et le Polygone Convexe Minimum avec une zone tampon intégrant les incertitudes de localisation sur les bordures du domaine vital) avec des méthodes probabilistes (le Kernel pour 50 et 95% de la distribution avec les facteurs de lissage h_{ref} et h_{moy}). Nos analyses ont révélé que le Polygone Convexe Minimum avec une zone tampon proposait les relations les plus significatives entre les individus et les variables descriptives de leur environnement, devant les autres méthodes. Ainsi, les études de sélection d'habitat utilisant la K-select (et probablement par les autres méthodes aussi) doivent s'appuyer sur le Polygone Convexe Minimum avec une zone tampon pour définir le domaine vital des individus avec h_{moy} comme facteur de lissage pour le calcul de la zone tampon. Cet apport méthodologique est particulièrement précieux, car l'absence de cadrage ne permet pas actuellement de comparer les résultats des différentes études. De plus, nos tests ont montré une grande incertitude dans les résultats pouvant avoir été obtenus jusqu'à maintenant sur les Chiroptères. Nous espérons ainsi que ce travail éclairera les biologistes de la conservation.

3. Les gîtes sylvestres utilisés par les Chiroptères

Démarrer cette thèse par un chapitre 1 consacré aux gîtes était logique, en considérant qu'il faisait suite à l'étude sur les Chiroptères dans les arbres réalisée entre 2001 et 2005. Les Chiroptères forestiers utilisent des réseaux d'arbres à cavités pour gîter en colonie, comme cela a été montré pour *Eptesicus fuscus*, *Lasionycteris noctivagans*, *Myotis evotis*, *Myotis volans* et *Myotis californicus* en Amérique du Nord (Vonhof & Barclay 1996; Barclay & Brigham 2001; Willis & Brigham 2004), pour *Mystacina tuberculata* et *Chalinolobus tuberculatus* en Nouvelle-Zélande (Sedgeley 2003), pour *Myotis bechsteinii* et *Barbastella barbastellus* en Europe (Kerth 2008a; Hillen *et al.* 2010). Les femelles en période de reproduction changent en effet fréquemment de gîtes. Des colonies de reproduction d'*Antrozous pallidus* (Lewis 1996), de *Myotis bechsteinii* (Kerth & König 1999; Kerth 2008b) et d'*E. fuscus* (Willis & Brigham 2004) pourraient utiliser plus de 100 cavités différentes en une seule année. Une colonie d'au moins 58 individus de *C. tuberculatus* équipés par télémétrie a exploité jusqu'à 371 gîtes différents au cours d'un cycle annuel (O'Donnell & Sedgeley 1999, 2006; Sedgeley & O'Donnell 1999). Ainsi, les colonies de Chiroptères qui utilisent les arbres pour gîter (1) nécessitent une grande quantité de gîtes disponibles, (2) parmi les cavités disponibles, elles pourraient avoir besoin de certains gîtes particuliers pour répondre aux besoins individuels selon leur statut et (3) y développent des interactions sociales complexes. (4) Tous ces éléments doivent être considérés par le gestionnaire forestier.

En contexte de forêt exploitée, la disponibilité de cette ressource peut devenir un facteur limitant. Un nombre insuffisant de gîtes favorables pourrait affecter négativement la survie et l'état général des individus comme cela a été montré chez *C. tuberculatus* (O'Donnell & Sedgely 2006). S'il est couramment admis que le changement de gîte est une stratégie pour limiter le risque de prédation et de parasitisme, il est possible que d'autres causes soient impliquées, de sorte que les chauves-souris recherchent des gîtes particuliers à différents moments de leur cycle de reproduction, les individus non reproducteurs étant peu exigeants contrairement aux reproducteurs comme cela a été montré pour *Chalinolobus tuberculatus* (Borkin & Parsons 2011), *Myotis daubentonii* (Encarnaçao *et al.* 2005; Lučan & Radil 2010), *Myotis septentrionalis* (Garroway & Broders 2008) et *Mystacina tuberculata* (Sedgely 2006). Les colonies de reproduction semblent plus sélectives selon les phases de reproduction, entre les périodes de gestation, de mise bas et d'allaitement (pouvant nécessiter selon l'espèce des retours fréquents au gîte de la part des femelles), comme cela a été montré chez *Eptesicus fuscus* (Willis *et al.* 2006) et *C. tuberculatus* (Borkin & Parsons 2011). Les gîtes sont par exemple plus hauts dans les arbres et avec une entrée plus grande en période de gestation qu'après l'arrivée des juvéniles chez *M. daubentonii* (Lučan & Radil 2010), alors qu'ils sont plus hauts pour les femelles allaitantes chez *M. septentrionalis* (Garroway & Broders 2008). Nous avons donc voulu étudier les facteurs de sélection des gîtes selon le statut des individus pour les trois espèces de chauves-souris typiquement forestières que sont *M. bechsteinii*, *M. nattereri* et *P. auritus*. Afin d'éclairer la lecture de nos résultats, nous avons étudié en parallèle le comportement des colonies dans l'utilisation de ces gîtes : nombre de gîtes et fréquence de changement de gîtes, comportement social de fission-fusion.

Nos résultats montrent que les trois espèces changent de gîtes tous les jours à tous les quatre jours, limitant les risques de prédation et de parasitisme tout en favorisant les échanges sociaux nécessaires à ces espèces (Kerth & König 1999; Kerth 2008; Kashima *et al.* 2013). De plus, comme Lewis (1996), Kerth & König (1999), Willis & Brigham (2004) et O'Donnell & Sedgely (2006) l'ont montré pour d'autres espèces, *M. bechsteinii*, *M. nattereri* et *P. auritus* exploitent un réseau de gîtes normalement constitué de plus de 100 cavités qui peuvent être réutilisées régulièrement. Compte tenu de ces résultats, il semble préférable de tenir compte du comportement des individus et de leur statut reproducteur pour expliquer la sélection des gîtes. Des différences existent entre les trois espèces. Les femelles gestantes de *M. bechsteinii* sélectionnent des gîtes limitant le risque de prédation, notamment des trous de pic très hauts dans les arbres avec des couloirs d'entrée très profonds, alors que les femelles allaitantes favorisent plutôt les cavités propices aux échanges sociaux et au maintien des conditions thermiques favorables, en particulier des trous de pics de grand volume dégagés de végétation à la sortie. Deux comportements caractérisent cette espèce dans l'utilisation de ses gîtes : très peu de gîtes sont partagés avec d'autres espèces et les groupes sont composés de femelles reproductrices et non reproductrices. La structure des colonies ne change pas dans le temps, ainsi, si le statut reproducteur des individus influence la typologie des gîtes sélectionnés, il n'affecte pas le comportement de fission-fusion. *M. nattereri* applique un schéma assez proche de *M. bechsteinii*, si ce n'est qu'il paraît moins exigeant sur le type de gîte et qu'il peut partager ses gîtes avec d'autres espèces, notamment alors qu'il est présent dans la cavité. Les femelles allaitantes opèrent une stratégie d'évitement de certains types d'arbres, de gîtes et de contextes de peuplements forestiers, au profit de gîtes dont l'environnement est fortement encombré par la végétation pour faciliter l'émergence à l'abri des prédateurs, comme Swift (1997) et Siemers *et al.* (1999) l'avaient noté. Les gîtes sélectionnés sont plus petits que ceux de *M. bechsteinii*, imposant aux colonies de composer des petits groupes d'individus et de changer quotidiennement de gîtes même en période d'allaitement. Ces petits groupes se réunissent néanmoins quelques fois dans des cavités plus grandes pour favoriser les échanges entre les individus. Ces différents résultats suggèrent une

compétition entre les deux espèces en faveur de *M. bechsteinii*, dont les exigences thermiques notamment dans les gîtes sont plus élevées (Otto *et al.* 2013) et dont le comportement territorial est très marqué, le rendant peu tolérant face aux compétiteurs potentiels (Dawo *et al.* 2013). Ainsi, les colonies de *M. nattereri* se verraient repoussées vers des habitats peut-être moins favorables pour les gîtes dans les forêts où *M. bechsteinii* serait présent, lui imposant d'adapter sa sélectivité des gîtes (vers des gîtes plus petits alors que les liens sociaux sont pourtant élevés et que les colonies peuvent être composées de plus de 120 femelles notamment dans les bâtiments, Fiedler *et al.* 2004) et ses comportements sociaux, avec des changements de gîtes quotidiens. Les femelles reproductrices de *P. auritus* présentent très peu de sélectivité de leurs gîtes. Nous avons montré que les femelles gestantes étaient moins contraintes que les femelles allaitantes, ce que confirment Otto *et al.* (2013) à propos des besoins énergétiques de l'espèce en comparaison des deux précédentes. Les femelles gestantes peuvent se réunir en groupes d'effectifs plus importants que pendant l'allaitement. Si un comportement marqué de fission-fusion est observé pour ces individus, le changement de sélectivité des gîtes à partir de la mise bas s'exerce en direction des cavités hautes dans les arbres dans le feuillage pour favoriser une sortie discrète comme le nécessitent de nombreuses espèces arboricoles (Thomas & Jacobs 2013). De plus, les femelles allaitantes pratiquent peu la fission, les groupes sont plutôt stables mais d'effectifs réduits. Les femelles non reproductrices sélectionnent des gîtes répondant au modèle de gîtes sélectionnés par les femelles reproductrices. Quelle que soit l'espèce, les mâles présentent peu de sélectivité pour leurs gîtes.

Nos résultats plaident pour un comportement de fission-fusion généralisable à la plupart des espèces forestières de Chiroptères, accompagnée de l'utilisation indispensable d'un vaste réseau d'arbres-gîtes.

4. Les terrains de chasse des Chiroptères forestiers

4.1. Quels rôles le bois mort en forêt joue-t-il pour les Chiroptères ?

Mesurer le bois mort en forêt est extrêmement long et fastidieux (Paillet *et al.* 2015). Avant de considérer la sélection des habitats de chasse, il m'a paru indispensable de mesurer le rôle du bois mort pour les Chiroptères, déjà parce que cet élément structurant de toute une biodiversité forestière pouvait intervenir sur l'ensemble de la communauté de Chiroptères, mais aussi parce que le plan d'échantillonnage choisi pour décrire les habitats de chasse était particulièrement sophistiqué et important (plus de 20 variables décrites via des sous-variables sur une grille composée de placettes de 50x50m de plusieurs milliers d'hectares). L'intégrer comme l'une des variables explicatives de la sélection d'habitat méritait bien un test préalable.

Quelques espèces (individus isolés, groupes, voire colonies de reproduction) gîtent dans les arbres morts et les chandelles (Meschede & Heller 2003; Pénicaud 2006). Une activité ultrasonore élevée à proximité d'arbres morts debout peut traduire une utilisation des gîtes par ces quelques espèces (principalement des genres *Barbastella* et *Pipistrellus*). Compte tenu de leur régime alimentaire strictement insectivore, se pose la question de l'intérêt du bois mort pour la production de proies potentielles. Nous avons donc réalisé des points d'écoute ultrasonore en respectant les préconisations méthodologiques issues du chapitre 8, dans différentes forêts feuillues de plaine et stratifiées selon un gradient allant de 0 à 373m³ de bois mort à l'hectare. Nos résultats ont montré une relation positive entre le volume de bois mort et la richesse spécifique de Chiroptères. Nous avons pu mettre en évidence un seuil de 25 m³/ha de bois mort debout pour maximiser la richesse spécifique en Chiroptères tout en favorisant particulièrement

les espèces qui dépendent du bois mort. Certaines espèces présentaient un lien positif avec le bois mort, soit au sol, soit debout. Ce lien s'explique soit par les proies qui peuvent s'y développer (cas de *Myotis emarginatus*), soit par la structure forestière générée par la mort d'un arbre restant debout ou tombant au sol, créant une clairière forestière favorable aux espèces de lisière (*Pipistrellus pipistrellus*, *Nyctalus leisleri* et *Eptesicus serotinus*). D'autres espèces réagissaient négativement à la présence de bois mort, parce qu'un arbre venant de mourir ne propose plus le feuillage nécessaire au développement des insectes (Diptères et Lépidoptères phytophages) qui constituent la majeure partie de leurs proies. Contrairement à notre hypothèse de départ, la plupart des Chiroptères forestiers glaneurs répondaient plus à l'encombrement par le feuillage puis à la surface terrière des bois vivants qu'au bois mort présent. Considérant que plusieurs des espèces recensées pourtant considérées comme forestières (*Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri*, *Plecotus auritus*, *Barbastella barbastellus*) ne présentaient pas de relation avec le bois mort (soit parce que notre échantillonnage ne permettait pas de détecter ces espèces, soit parce qu'il n'existe réellement pas de lien entre le bois mort et ces espèces, ce que nous ne pouvons affirmer ici, les occurrences de ces espèces étant faibles), ce résultat impliquait de mener de nouvelles études permettant d'affiner le lien entre les variables structurant les habitats disponibles et les chauves-souris. Ainsi, nous nous sommes concentrés sur les facteurs de sélection d'habitats des trois espèces forestières glaneuses principalement étudiées dans cette thèse, en intégrant une description du bois mort pour confirmer un lien ou non entre ces espèces et le bois mort, élément structurant des forêts.

4.2. Quels sont les facteurs de sélection des habitats de chasse forestiers des Chiroptères ?

Nous avons voulu comprendre comment s'opérait la sélection d'habitats de chasse pour les trois espèces que nous avons étudiées pour les gîtes, *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*, à la fois en nous intéressant aux éléments constitutifs des habitats (en composition et structure) et en étudiant la réponse individuelle pour chaque espèce. Nos résultats montrent que les femelles gestantes présentent la plus forte sélectivité en accaparant les habitats les plus favorables chez *M. bechsteinii*, suivies par les femelles allaitantes et les juvéniles (femelles puis mâles), alors que ce sont les femelles allaitantes qui sont les plus sélectives chez *P. auritus*, devant les femelles gestantes, les juvéniles, les mâles adultes et enfin les femelles non reproductrices. Pour les trois espèces, la sélection s'opère à l'échelle individuelle. Le diamètre maximal sur les placettes d'inventaire, le nombre de tiges, la diversité de la structure du peuplement, la présence de cavités utilisables en cas de mauvais temps pendant l'activité de chasse (trous de pics ou fentes selon l'espèce), l'encombrement total par la végétation et la part que représente la canopée dans cette végétation sont les principales variables sélectionnées par les trois espèces, même s'il existe des nuances entre elles dans la sélection. *M. bechsteinii* semble inféodé aux chênes alors que *M. nattereri* préfère les bouleaux et les habitats forestiers humides et que *P. auritus* semble indifférent à l'essence, même si les résineux sont évités. La sélection très forte pour certaines colonies isolées parmi des jeunes forêts de *M. bechsteinii* suggère un impact de la gestion forestière sur cette espèce quand la surface des habitats favorables est trop réduite sur le domaine vital de la colonie. Enfin, nos résultats mettent en avant un risque de compétition entre les deux espèces de *Myotis*, renforçant nos hypothèses de compétition observée entre les deux espèces pour l'accès aux gîtes.

5. L'utilisation de l'espace par les Chiroptères forestiers : liens entre les gîtes et les terrains de chasse

Pour un Chiroptère, les gîtes et les habitats de chasse sont organisés dans son domaine vital, c'est-à-dire que la structure du domaine vital (en forme et en surface) explique et est influencée par la distribution des habitats favorables. Ainsi, la compréhension des liens entre les gîtes et les terrains de chasse pour un individu implique d'étudier préalablement la relation entre cet individu et son domaine vital. Nous nous sommes donc intéressés aux facteurs descriptifs du statut des individus qui pouvaient expliquer la surface de leur domaine vital. Les besoins énergétiques des Chiroptères changent en effet considérablement avec le temps. La gestation nécessite un surcroît d'énergie, la période de l'allaitement semble la plus contraignante, alors que les individus non reproducteurs apparaissent peu contraints (Encarnaç o *et al.* 2005; Angell *et al.* 2013; Otto *et al.* 2013). Nous avons voulu montrer combien la condition corporelle et le statut reproducteur influençaient le domaine vital individuel, comme Henry *et al.* (2002) l'ont montré pour *Myotis lucifugus* en Amérique du Nord. Ces résultats sont à explorer en intégrant aussi les gîtes et les terrains de chasse.

En travaillant sur les mêmes trois espèces, nous avons montré que la surface du domaine vital dépend de caractéristiques propres aux individus différentes selon l'espèce. *Myotis bechsteinii* exploite les plus petits domaines vitaux, suivi de *Plecotus auritus*, alors que *Myotis nattereri* utilise les plus grands domaines. Les femelles gestantes des trois espèces exploitent de grands domaines, alors que l'allaitement impose aux individus de sélectionner des sites à proximité des gîtes, donc les femelles occupent alors de plus petits domaines vitaux. Les mâles de ces espèces exploitent de petits domaines vitaux.

En considérant la possible compétition entre *M. bechsteinii* et *M. nattereri* pour les gîtes et les terrains de chasse, la surface des domaines vitaux de ce dernier pourrait notamment s'expliquer par la nécessité pour les individus de couvrir de plus grands espaces pour accéder aux gîtes et aux terrains de chasse dont il a besoin, d'autant plus si les gîtes potentiellement les plus favorables sont occupés par *M. bechsteinii* dont le comportement territorial est très fort (Dawo *et al.* 2013). Cette hypothèse est renforcée par nos résultats mettant en avant l'influence du statut des individus pour expliquer la surface du domaine vital. En effet, les femelles non reproductrices aident les femelles allaitantes chez *M. bechsteinii* et *M. nattereri*. Chez *M. bechsteinii*, les femelles non reproductrices utilisent des territoires de surfaces identiques aux femelles allaitantes, mais sélectionnent des habitats de chasse moins favorables que les femelles reproductrices pour laisser un avantage énergétique aux femelles qui doivent produire du lait pour leur jeune. Chez *M. nattereri*, les femelles non reproductrices utilisent des plus grands domaines que les femelles reproductrices, pouvant affecter leur condition corporelle, mais il ne semble pas y avoir de différence dans la sélection des habitats de chasse. Si aucun changement n'est observable dans la taille des individus non reproducteurs, la surface de leurs domaines vitaux et leur état apparent chez *M. bechsteinii*, il en est tout autre chez *M. nattereri*. L'ensemble de ces résultats plaide pour une compétition possiblement élevée entre les deux espèces dans les zones de sympatrie, à l'avantage de *M. bechsteinii*, contrairement à ce que Siemers & Swift (2006) avaient considéré à partir de leurs analyses acoustiques. Ainsi, ces deux espèces suivraient un schéma assez proche, en pratiquant la fission-fusion avec des changements de gîtes réguliers, en composant des groupes d'individus relativement fidèles même s'ils se recomposent différemment chaque jour, les femelles non reproductrices aidant les femelles allaitantes. Les différences observées tiendraient alors de la

compétition entre les deux espèces. Notre observation de chasse en groupe observée pour quatre individus de *M. nattereri* autour d'un bouquet de bouleaux constituerait un avantage comportemental et énergétique pour l'accès à sa nourriture, démontrant par ailleurs la solidarité des individus d'une même colonie et apportant la preuve de la non compétition intra-spécifique pour l'espèce. Il est probable que les colonies de cette espèce aient un fonctionnement quelque peu différent de ceux observés dans notre étude dans les forêts où *M. bechsteinii* serait absent.

Chez *P. auritus*, nous avons observé peu de différences entre les femelles reproductrices et les non reproductrices dans l'utilisation des gîtes et des habitats de chasse, même si la sélectivité des habitats de chasse est moins forte pour les femelles non reproductrices. Par ailleurs, si les femelles gestantes couvrent les plus grands domaines vitaux, les femelles non reproductrices exploitent les plus petits, vraisemblablement autour des gîtes. En compilant nos résultats, il semble que les femelles composent des colonies pouvant être importantes au printemps, pratiquant la fission-fusion en sélectionnant des gîtes de grand volume (en particulier des trous de pic). Les individus n'étant pas territoriaux, ils peuvent alors couvrir de grands domaines et se réfugier occasionnellement dans un gîte éloigné du barycentre de la colonie en cas de conditions environnementales devenues mauvaises soudainement (changement de météo dans la nuit), le retour ne s'effectuant que la nuit suivante. En période de mise bas, leur comportement change et les colonies se disloquent en groupes de plus faibles effectifs, très stables dans le temps. Les femelles allaitantes se concentrent sur des domaines limités, dans lesquels les individus changent de gîtes toujours aussi régulièrement, mais sans opérer de fission des groupes (ou occasionnellement), les gîtes étant de petite taille hauts dans les arbres pour limiter la prédation. Ces individus exercent une plus forte sélection sur leurs habitats de chasse que les femelles gestantes et sélectionnent de petits domaines vitaux dans des habitats favorables (forêts feuillues matures fortement stratifiées). Il arrive que des femelles non reproductrices puissent accompagner les femelles allaitantes dans les gîtes, mais cela reste rare, elles sont souvent marginalisées dans d'autres espaces où les habitats apparaissent moins favorables même si elles exploitent de petites surfaces pour chasser, comme les femelles allaitantes. Il n'est pas possible à partir de nos données d'évaluer si la sélection très forte des gîtes de faible volume pour les femelles allaitantes et non reproductrices explique la taille des groupes, ou si les effectifs réduits de ces groupes influencent le type de cavité sélectionnée. Toujours est-il que le comportement de sélection change, sans affecter pour autant la surface des domaines vitaux ni l'état des individus.

Ces différents résultats permettent de proposer des stratégies spécifiques de gestion conservatoire de ces espèces à l'échelle des forêts en situation de forêts exploitées pour la production de bois.

6. Apports pour la gestion – des préconisations à l'accompagnement sur le terrain

Nous avons pour objectif majeur d'apporter des connaissances sur l'écologie forestière des Chiroptères afin d'apporter des recommandations au gestionnaire. Les résultats présentés plus haut aboutissent naturellement à différentes préconisations qui vont être développées ici. Préalablement, un résultat inattendu a été obtenu dans cette étude.

Une de nos hypothèses de départ était que les chauves-souris pouvaient sélectionner des habitats pour chasser à condition qu'elles aient la possibilité de trouver des cavités pouvant servir de refuge en cas de mauvais temps soudain. Nous avons donc décrit les habitats selon un maillage de 50x50m, notamment

en comptant les trous de pic et les fissures utilisables par des colonies de chauves-souris. Les résultats de ces dénombrements nous ont surpris. Les deux forêts étudiées gérées par traitement régulier présentaient des jeunes peuplements feuillus, des vieux peuplements, mais aussi des peuplements résineux potentiellement moins attractifs. Malgré l'objectif de production, la densité de cavités potentiellement utilisables variait de 1,2 gîtes potentiels à l'hectare pour le site le moins riche en cavités à 1,6 gîtes potentiels à l'hectare pour le site le plus riche. En se concentrant sur l'un de ces sites, nos simulations sur le nombre de gîtes nécessaires pour les colonies ont fourni le nombre de 276 cavités. Nos dénombrements ont permis de recenser 756 trous de pics et 1 006 fentes (figure 1), de quoi subvenir aux besoins des espèces ! Pour résumer, nous avons montré que les cavités n'étaient pas forcément un facteur limitant, à partir du moment où le paysage forestier comporte une certaine proportion de futaie, et dans la mesure où les forestiers sélectionnent certains de ces arbres pour les maintenir sur le long terme. Sans avoir réalisé des mesures spécifiques (ce n'était pas l'objet de cette thèse), il apparaît qu'une proportion de 33% de la surface au moins en futaie²³ par canton forestier (de 800 à 1 000 ha, correspondant au domaine vital approximatif d'une colonie de *Myotis bechsteinii*) suffit à produire suffisamment de cavités. Cette proportion correspond aux préconisations habituelles des manuels d'aménagement, avec la conservation des équilibres des classes d'âge des peuplements forestiers. Ainsi, dans la plupart des forêts, le gestionnaire est en mesure de maintenir « théoriquement » suffisamment de cavités utilisables à moindre effort.

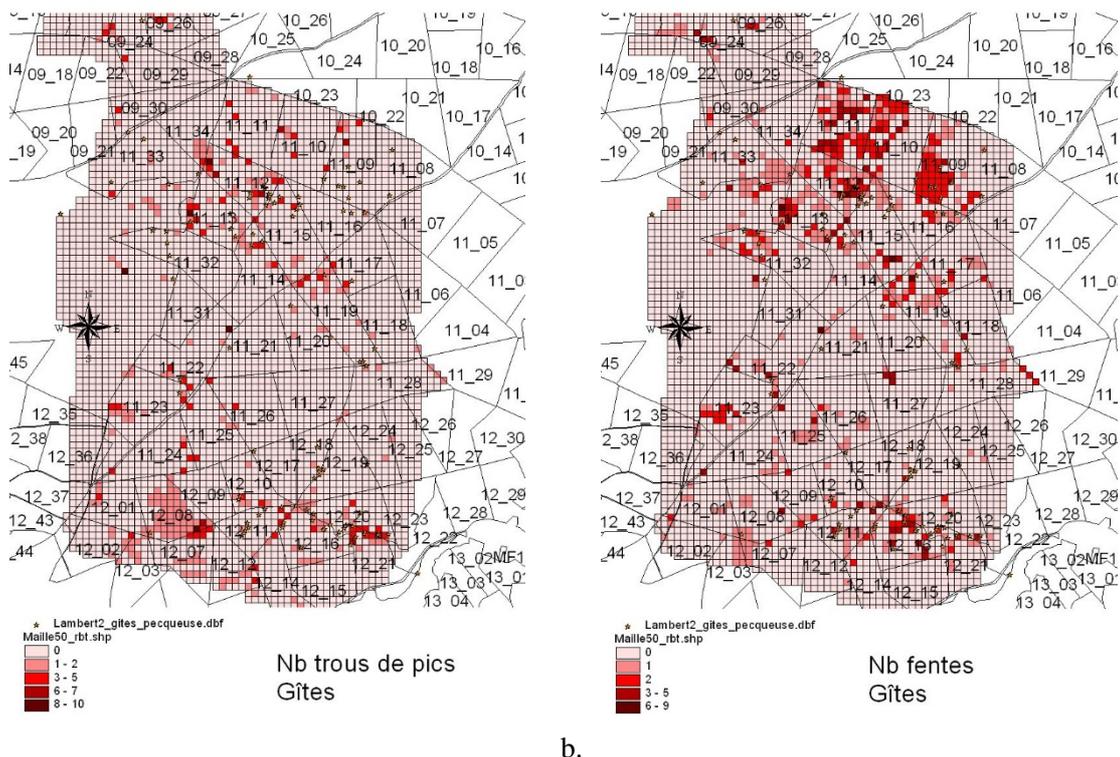


Figure 1 : Distribution des cavités utilisables par les chauves-souris sur le site de Pecqueuse (forêt de Rambouillet) : a. trous de pic, b. fentes. Le maillage de 50x50m est superposé au parcellaire forestier (le numéro des parcelles est indiqué). Les cavités disponibles sont inégalement réparties, mais des blocs de trous de pics et de fentes correspondent aux peuplements forestiers feuillus de jeune futaie à vieille futaie.

²³ Les futaies sont donc nécessaires, nous estimons comme favorables les jeunes futaies à partir de 120 ans minimum, puis les futaies et les vieilles futaies.

Néanmoins, ce résultat repose sur la mise en œuvre d'une gestion particulière des chênaies de plaine, parfois considérée dogmatique, car correspondant à un unique modèle de sylviculture : la futaie régulière. Dans la zone considérée, elle fait l'objet d'un guide, celui de la chênaie atlantique, compris peut-être trop souvent comme une norme d'application obligatoire, et non un « guide » sensé fournir des outils pouvant être utilisés au profit d'une gestion forestière favorisant la production de chênes, mais à adapter selon chaque situation locale ! Ce modèle de gestion engendre des peuplements forestiers pouvant proposer des habitats favorables aux espèces forestières comme nous avons pu le démontrer pour les gîtes (voir au-dessus), mais la question se pose de la pérennité temporelle et spatiale des micro-habitats nécessaires aux espèces. De plus, une structure de peuplement favorable à la biodiversité, de surcroît aux Chiroptères, issue d'un traitement régulier ou irrégulier, ne préjuge en rien de la façon d'obtenir cette structure : sur quel pas de temps intervenir ? Avec quel régime sylvicole ? Quelle rotation ? Quel prélèvement possible ? En corrolaire, quels impacts sur la biodiversité ? Autant de questions nécessitant quelques éléments de réponse.

6.1. Impacts de la gestion forestière sur les Chiroptères : des préconisations pour la forêt

Comme nous l'avons décrit, les domaines vitaux des animaux sont structurés par les gîtes et les terrains de chasse. Instaurer une stratégie de gestion conservatoire pour ces espèces nécessite donc de comprendre d'abord la structuration des domaines vitaux. Les résultats que nous avons obtenus sur les relations entre leur surface et les individus selon leur statut nous incitent à proposer des stratégies de conservation différentes selon les espèces : *M. nattereri* et *P. auritus* peuvent probablement déplacer les colonies de reproduction d'un espace géré à un autre en fonction des itinéraires de gestion mis en œuvre (il suffit que ces espaces proposent toujours des habitats favorables), alors que les colonies de *M. bechsteinii* sont fortement attachées à un territoire qu'ils défendent particulièrement (Dawo *et al.* 2013). Ainsi, en considérant un massif forestier, il est probable que les deux premières espèces s'adaptent aux changements opérés sur le domaine vital des colonies en se déplaçant d'un canton forestier (entre 800 et 1 000 ha) à un autre²⁴. Par contre, il est aussi probable que les colonies de *M. bechsteinii* requièrent une gestion des peuplements forestiers à l'échelle du canton pour maintenir des habitats favorables dans le temps sur l'ensemble du domaine utilisé par les individus de la colonie. De fait, ce devrait donc être l'espèce prioritaire au moment de définir les enjeux et les propositions de gestion forestière²⁵.

Au sein des domaines vitaux, les gîtes jouent un rôle prépondérant en termes de conservation. Les stratégies de sélection des gîtes par les Chiroptères arboricoles répondent à un schéma en deux temps : une sélection spécifique de certains types de gîtes parmi les cavités disponibles puis une sélection saisonnière liée au statut des individus. Même si l'arbre gîte recherché par les trois espèces étudiées est typiquement un arbre vivant, avec des gîtes comme des trous de pic ou des fissures étroites, les trois espèces adoptent des critères de sélection différents. De fait, la pression exercée par la gestion peut affecter diversement les espèces et les colonies au cours de l'année (Lacki *et al.* 2007). *Myotis bechsteinii* nécessite des forêts de chênes avec au moins six trous de pic agrégés sur des petites surfaces

²⁴ Cette hypothèse fait abstraction de la possibilité que cette autre espace soit déjà occupé par une colonie, le site étant favorable à ces espèces.

²⁵ Les colonies de *M. bechsteinii* sont très territoriales et elles n'ont probablement pas de possibilité de report de leur domaine vital vers un autre territoire en cas de dégradation de leur habitat. Ainsi, le maintien de l'espèce doit se raisonner à l'échelle du domaine vital de chaque colonie, c'est-à-dire sur environ 800 à 1 000 ha (données issues du chapitre traitant du domaine vital des Chiroptères forestiers).

(d'un quart d'hectare), notamment pour les femelles allaitantes. Certains de ces trous de pic doivent être à plus de 19m de haut pour accueillir les femelles en gestation. Les arbres gîtes sont grands et de gros diamètre. Ces conditions sont réunies dans les peuplements forestiers âgés, voire sur-matures, présentant quelques arbres morts debout d'au moins 30cm de diamètre. Ils peuvent ainsi offrir des gîtes utilisés par les femelles allaitantes et des femelles non reproductrices dans des gîtes satellites autour de la colonie de reproduction, qui peuvent assister les femelles reproductrices au cours de la saison tout en profitant des échanges sociaux indispensables à l'espèce. Un tel contexte sylvicole consiste soit en réserve forestière sur des surfaces pouvant être limitées (du quart d'hectare à l'hectare), soit en futaie irrégulière ou jardinée si des îlots de vieux bois ont été maintenus, soit en futaie régulière en fin de cycle de production (avant mise en régénération).

En contexte de futaie régulière et irrégulière, il devient alors essentiel de dédier des bouquets de quelques d'arbres ou îlots en libre évolution²⁶ pour maintenir l'espèce, donc sous forme d'îlot de sénescence plutôt que de vieillissement (à évaluer au cas par cas, selon la forêt et sa gestion). Plusieurs bouquets sont nécessaires dans le domaine vital d'une colonie de *M. bechsteinii* pour l'accueillir durablement. Parce que *M. nattereri* et *P. auritus* peuvent composer des groupes plus petits et parce que ces espèces semblent moins territoriales et moins contraintes par leurs gîtes, elles peuvent s'adapter aux conditions proposées par le milieu forestier. **Il convient donc de maintenir des arbres avec des trous de pic, mais aussi des arbres avec des fissures, qu'il s'agisse de traitements réguliers comme irréguliers.** Ces deux espèces sont favorisées par la présence de végétation au niveau et à proximité du gîte, favorisant l'émergence à l'abri de prédateurs éventuels. De fait, une gestion sylvicole favorisant le sous-bois tout en maintenant des arbres de gros diamètre doit leur convenir, **à condition de garantir le maintien sur le long terme de leurs arbres gîtes, en bouquets ou isolés**, voire des peuplements diversifiés favorisant l'expression de cavités favorables, notamment les fissures étroites dans les peuplements de bouleaux pour *M. nattereri*.

Nous avons montré que les colonies de reproduction exploitaient des réseaux d'arbres gîtes, dont le nombre total est difficile à déterminer, mais qui peut être conséquent (plusieurs dizaines à plusieurs centaines selon les colonies). Contrairement à un préjugé naturaliste, cette ressource est présente en forêt à partir du stade de la futaie (les jeunes futaies en voient déjà apparaître en nombre). Pour des forêts dont l'équilibre des classes d'âge est respecté (et qui peuvent vieillir suffisamment), il est probable que les gîtes ne constituent pas un facteur limitant pour les Chiroptères. Dans les autres cas, certaines précautions sont nécessaires. Ainsi, le schéma théorique de gestion proposé dans l'introduction générale (paragraphe 1.4.2. Quelles mesures pour la biodiversité saproxylique dans les forêts publiques ?) pourrait convenir pour les gîtes, à condition de bien favoriser les îlots de sénescence et de maintenir des arbres morts debout de gros diamètre avec des arbres à cavités en bouquets de quelques arbres, relayés par des arbres à cavités dispersés en forêt. Les grandes unités de gestion traitées en réserve forestière ne peuvent que favoriser le cantonnement de colonies de reproduction, mais ses espaces généralement réduits (de 50 à 100 ou 200ha dans la plupart des cas) sont insuffisants pour assurer seuls le maintien des colonies de reproduction de ces espèces. Enfin, comme d'autres auteurs (Schmidt *et al.* 2013), nous n'avons pas décelé d'enjeux de conservation particuliers pour les arbres gîtes des mâles.

²⁶ Parmi les critères explicatifs de la sélection d'un arbre par des Chiroptères, la présence d'un gros arbre mort à proximité immédiate du gîte est significative (à cause du comportement de nidification des pics qui forent les loges réutilisées par les chauves-souris).

Concernant les habitats de chasse, là encore deux filtres de perception sont nécessaires.

A propos du bois mort, nous avons obtenu un seuil de 25m³/ha de bois mort debout pour commencer à favoriser la richesse spécifique des chiroptères. En considérant par exemple une forêt de chênes d'un hectare avec des arbres de qualité moyenne, soit des arbres de 35m de haut et un coefficient de décroissance de 0,8 avec des troncs exploitables pour le bois d'industrie de 15m de haut, ce volume de bois mort debout correspond néanmoins à 9,25 arbres de 35cm de diamètre (dbh), 4,5 arbres de 50cm (dbh) ou 2,3 arbres de 70cm (dbh). En imaginant que tous les troncs soient prélevés par l'exploitation forestière, il est au moins possible de maintenir les houppiers non démembrés lors des coupes pour alimenter le compartiment bois mort au sol, mais sans pour autant arriver à compenser le bois mort debout. Il est néanmoins plus difficile de promouvoir un volume de bois mort au sol, puisque nous n'avons obtenu un seuil que pour le genre *Pipistrellus*, de plus de 110 m³/ha. En parcelles exploitées pour le bois, cette valeur reste très élevée et peut représenter des difficultés de mise en œuvre pour le gestionnaire. Nous préconisons donc de tendre autant que possible vers ces valeurs en forêt exploitée, en maintenant autant de bois mort debout (pouvant aussi apporter quelques gîtes utilisables) que de bois mort au sol. Dans les deux cas, cette mesure devrait favoriser la production de proies potentielles (issues du bois mort ou de la végétation au sol favorisée par l'augmentation de la lumière) et la création de structures forestières favorables aux espèces de lisière. Par contre, il apparaît évident que le gestionnaire ne pourra pas raisonnablement mettre en place une gestion permettant de favoriser cette valeur partout en forêt. Soyons pragmatique ! De plus, il est peut-être préférable pour ce compartiment bois mort de dédier quelques espaces forestiers sur lesquels il sera concentré sans qu'il impose une contrainte pour la gestion, notamment au moment des exploitations forestières. Les îlots de sénescence, tant en traitement régulier qu'irrégulier, peuvent alors contribuer, s'ils sont bien répartis, à favoriser ce bois mort et, par canton forestier (donc à l'échelle d'une colonie de reproduction d'espèce forestière), à contribuer à la richesse spécifique en Chiroptères. Profiter des tempêtes pour maintenir des îlots forestiers sans exploitation apparaît aussi être une mesure essentielle pour participer à la conservation de ces espèces. Enfin, si ces mesures visent à favoriser la richesse spécifique et certaines espèces dépendant du bois, la gestion forestière doit aussi considérer la nécessité de maximiser la stratification de la végétation pour favoriser les espèces glaneuses. Comme le proposait la synthèse des connaissances sur les relations entre les chauves-souris et la forêt en Amérique du Nord (Lacki *et al.* 2007), une gestion forestière avec un traitement irrégulier pourrait ainsi parfaitement convenir à l'ensemble des Chiroptères vivant en forêt, à l'échelle d'un massif tout entier (car proposant une forêt stratifiée donc riche en feuillage sur l'ensemble des surfaces forestières), à condition d'y maintenir du bois mort debout et au sol (et sans oublier la maintien d'arbres à cavités qu'on accepte de laisser vieillir, voire qu'on accepte de laisser en place coûte que coûte).

Nos résultats sur les habitats de chasse ont par ailleurs montré que chaque individu opérait une sélection des habitats en fonction de son statut. Les trois espèces ne réagissent pas de la même manière, même si les individus reproducteurs montrent généralement une sélection plus forte que les non reproducteurs, plaidant pour des stratégies de gestion adaptées à chaque espèce et à chaque site selon son environnement paysager et forestier. Nous avons par ailleurs renforcé l'hypothèse selon laquelle les espèces glaneuses sont peu dépendantes du bois mort, au profit de la stratification de la végétation et de la présence d'une forte canopée. Néanmoins, dans le cas de la gestion des forêts françaises, seules les exploitations rajeunissant de grandes surfaces de forêt ont un impact négatif sur les chauves-souris. Les trois espèces que nous avons étudiées ont en effet montré très peu de réaction aux traces récentes d'exploitation forestière au cœur des parcelles de vieux peuplements forestiers. Ainsi, en futaie

régulière, la phase de mise en régénération présente le risque le plus fort pour ces espèces, par l'abaissement préalable de la stratification par la végétation (lors du relevé de couvert) puis par la suppression des stades arborés.

6.2. Les grands principes de gestion

Certains grands principes prévalent pour la gestion conservatoire des forêts prenant en compte les chauves-souris, particulièrement en traitement régulier.

1. Les stratégies visant au maintien de quelques vieux peuplements (surtout chez les feuillus), sous forme d'îlots de vieux bois, contribuent à proposer des zones refuges pour les espèces saproxyliques, notamment les Chiroptères. Les surfaces de ces îlots doivent néanmoins être suffisamment conséquentes pour qu'ils soient opérationnels pour ces espèces : 3ha semblent une surface adéquate pour proposer des peuplements où les gîtes (trous de pics et fissures sur des arbres vivants) seront en nombre suffisant. Ces îlots doivent favoriser le maintien de bois mort, particulièrement des arbres debout, nos résultats ayant montré un intérêt des arbres morts debout à proximité immédiate des gîtes (dans des arbres vivants) ainsi qu'une augmentation de la richesse spécifique en Chiroptères à partir du seuil de 25m³/ha de bois mort debout. Ainsi, les îlots de sénescence apparaissent bien plus favorables que les îlots de vieillissement où les exploitations sont autorisées. Cette mesure doit se raisonner particulièrement au moment de la planification, donc de l'aménagement forestier ou du plan de gestion.
2. Le maintien d'un maillage de vieux arbres au sein des parcelles de production, laissés en place pour la biodiversité arboricole, contribue à compléter le dispositif par îlots de vieux bois. C'est au moment de la réflexion sur l'état d'assiette à proposer et lors des martelages que cette mesure prend forme. Techniquement, nous préconisons pour le maintien de ces arbres de s'appuyer sur les gros arbres morts debout qui jouent un rôle pour l'ensemble de la biodiversité saproxylique (qu'il ne faut pas oublier), mais aussi tant pour la richesse spécifique en Chiroptères que pour la sélection des gîtes sur les arbres vivants. A partir de ces arbres, il devient plus facile de découvrir des arbres vivants à cavités qui sont très probablement sélectionnés comme gîtes. Ainsi, ces arbres peuvent d'ailleurs être maintenus en petits bouquets si ce dispositif facilite la gestion.
3. La mise en place d'une réflexion à l'échelle de l'aménagement forestier, voire plus largement des massifs, est indispensable. Il convient d'intégrer les connections nécessaires aux espèces qui dépendent des vieux stades ou des structures arborées pour chasser, mais aussi particulièrement pour se déplacer (les utilisant comme « guides sonores »), quitte à proposer des corridors dans lesquels sont prélevés des gros bois, mais gérés afin de maintenir un état stratifié du peuplement forestier, sur une largeur à définir (selon les forêts et les contraintes locales de gestion).
4. Le bois mort constitue un habitat à part, qui contribue à favoriser la richesse spécifique des Chiroptères. Néanmoins, il n'est pas le seul élément important pour les habitats de chasse des

chauves-souris en forêt. Nous avons même montré que la végétation intervenait plus pour expliquer la présence des espèces très forestières en particulier les espèces glaneuses (qui chassent sur les feuilles des arbres) que le bois mort. Ainsi, les unités de gestion proposant une forte stratification végétale sont les plus attractives pour ces espèces. En futaie régulière, certains stades peuvent donc bloquer la dispersion des espèces, voire limiter leurs capacités alimentaires.

5. Enfin, et c'est probablement le plus important, maintenir une bonne répartition des classes d'âge dans les peuplements (sur des cantons de 800 à 1 000 ha, correspondant à la surface régulièrement observée pour le domaine vital de colonies de reproduction de chauves-souris forestières), pour offrir la possibilité aux espèces de « migrer » d'une parcelle à l'autre au fur et à mesure des régénérations. Rappelons néanmoins que ce sont les cavités qui peuvent principalement faire défaut aux chauves-souris en forêt, et que leur apparition dépend du vieillissement des arbres (Otto 1998; Regnery *et al.* 2013; Larrieu *et al.* 2014). Ainsi, même si les mises en régénération affectent leur nombre sur l'unité de gestion considérée, un bon équilibre des classes d'âge à l'échelle d'une forêt avec un âge d'exploitabilité permettant l'apparition de cavités (à partir de la jeune futaie) doit permettre au gestionnaire d'assurer un roulement suffisant des gîtes possibles pour ces espèces. Notre expérience (non publiée) montre qu'il est nécessaire d'avoir un minimum de 30% de la surface des cantons forestiers (de l'ordre de 800 à 1 000 ha) consacrée au moins à la futaie (et plus) pour proposer des habitats favorables en quantité suffisante pour une colonie de reproduction de Chiroptères forestiers. Il est indispensable de considérer cette mesure à l'échelle du canton forestier. En effet, notamment pour des espèces très territoriales comme *Myotis bechsteinii*, seule une colonie pourra profiter d'une telle mesure si tous ces peuplements sont agrégés dans un même canton forestier. Les autres risquent alors d'être mises en difficulté (et de s'éteindre progressivement sans possibilité de report vers un autre site).

Même sans toutes les connaissances acquises sur les populations de Chiroptères comme nous avons pu en acquérir en forêts de Rambouillet et de Tronçais, il est probable que le respect de ces grands principes réponde aux besoins de conservation de ces espèces dans les forêts de plaine atlantique. Elle devrait aussi convenir à d'autres espèces, voire à la plupart des espèces saproxyliques, comme le dire d'expert de collègues travaillant sur d'autres groupes taxonomiques nous l'a confirmé. Encore faut-il maintenant mettre en place le dispositif de suivi permettant de s'en assurer.

6.3. Stratégies de gestion directement issues de la thèse : exemple de la forêt de Rambouillet

Les grands principes énoncés ci-dessus ont été appliqués scrupuleusement lors de la révision de l'aménagement de la forêt de Rambouillet. Cette révision a été réalisée en 2014-2015, pour une application jusqu'à la fin de l'aménagement et pour les suivants. Ainsi, à partir de toutes les données acquises sur cette forêt, nous avons construit une carte des enjeux « Chiroptères », mettant en avant les sites principaux pour les espèces de lisière et de haut vol (genres *Pipistrellus*, *Barbastella*, *Eptesicus* et *Nyctalus*) et pour les espèces glaneuses (genres *Plecotus* et *Myotis*), ainsi que les corridors avérés et potentiels et les barrières à la dispersion (figure 2). A partir de cette carte globale de la forêt domaniale

(et tenant compte des forêts privées enserrant la partie domaniale), nous avons pu établir une stratégie de gestion devant assurer le maintien des populations sur le long terme, tout en assurant un prélèvement moyen de la ressource bois correspondant aux objectifs initiaux pour cette forêt. La figure 3 illustre la méthodologie employée sur un des secteurs de la forêt, sur lequel nous avons particulièrement travaillé (secteur de Pecqueuse). Ce travail a été mené avec l'aménagiste de la forêt de Rambouillet, ainsi que l'Unité territoriale de Rambouillet (le responsable et les agents de terrain) pour favoriser l'appropriation des décisions d'aménagement par les personnes qui le mettront en œuvre, le tout, en accord avec la structure hiérarchique en place. Nous espérons que cette démonstration²⁷ suffira à impulser une dynamique plus générale.

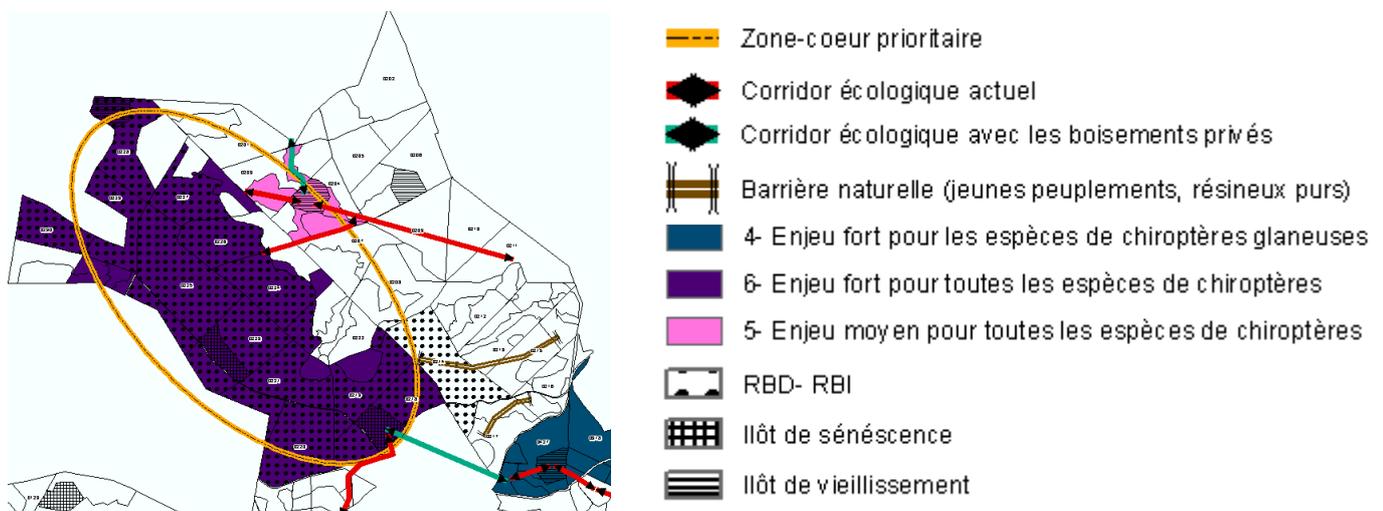
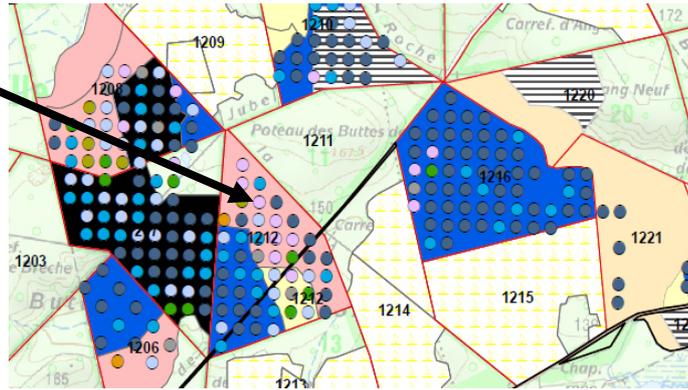


Figure 2 : Exemple de réalisation de la carte des enjeux « Chiroptères » en forêt de Rambouillet, mettant en évidence les sites à enjeux, les corridors et les barrières à la dispersion.

²⁷ Le présent travail fait l'objet d'un article en cours de publication dans la revue technique de l'ONF « Rendez-Vous Techniques », afin de le faire connaître à la communauté gestionnaire (Parrot & Tillon *in prep.*).

Parcelle 12.16 homogène en vieux chênes de gros diamètres

Parcelle 12.12 en chênes de diamètres hétérogènes



- Futaie de chêne régulière Gros bois - Très gros bois sur autres stations
- Régénération ouverte à terminer
- Futaie de chêne de diamètres hétérogènes sur station acidiphile à fougère

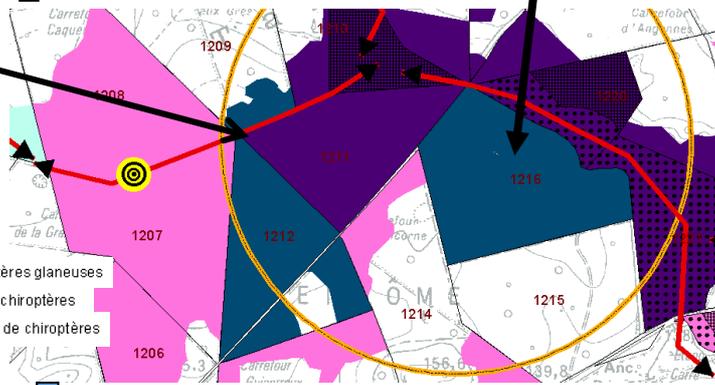
Secteur à fort enjeu chauve-souris

Parcelle 12.16 nombreux gîtes

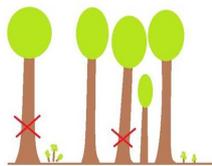
Secteur feuillu isolé, corridors vers l'ouest et vers la vallée de la Guesles et une Réserve

Peuplements résineux

- Zone-coeur prioritaire
- Corridor écologique actuel
- ◎ Point de jonction essentiel aux corridors
- 4- Enjeu fort pour les espèces de chiroptères glaneuses
- 6- Enjeu fort pour toutes les espèces de chiroptères
- 5- Enjeu moyen pour toutes les espèces de chiroptères
- RBD- RBI
- Ilôt de sénescence
- Ilôt de vieillissement



Jeunes peuplements



Corridor écologique unique feuillu en futaie « irrégulière »

Carrefour au bord de l'étang en futaie « irrégulière » pour raison paysagère

Parcelle 12.12 présentant des chênes aux diamètres hétérogènes : futaie « irrégulière »

- Futaie irrégulière pour raison sylvicole
- Futaie irrégulière pour raison paysagère
- Futaie irrégulière pour raison écologique
- Entité ouverte en régénération à terminer
- Entité à ouvrir en régénération naturelle
- Ilôt de sénescence

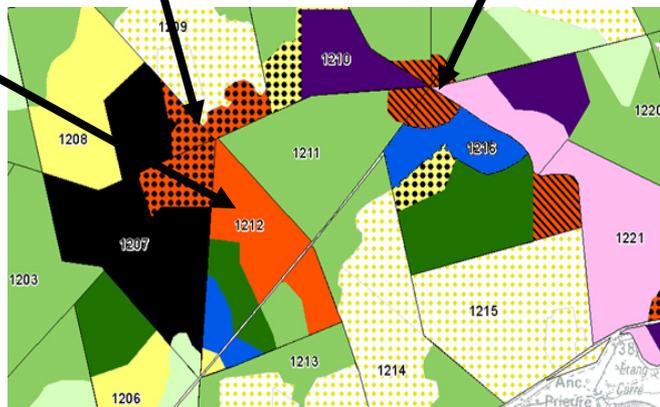


Figure 3 : Exemple de stratégie mise en œuvre sur l'un des sites particulièrement étudié en forêt de Rambouillet (Pecqueuse), sur lesquels des parcelles ont montré une forte richesse, mais aussi un risque pour le maintien d'habitats favorables. Des îlots de sénescence ont été mis en place, ainsi qu'un traitement irrégulier sur certaines unités de gestion pour proposer des corridors utilisables par les chauves-souris.

6.4. Expertise scientifique directement issue de la thèse : exemple de la forêt de Tronçais

Les études que nous avons menées en forêt de Tronçais ont été complétées par quelques expertises visant à mieux connaître le fonctionnement de certaines populations et de comprendre quelques interactions complémentaires entre la forêt et les chauves-souris. Rappelons que la forêt de Tronçais propose une richesse particulière pour sa ressource en bois, équivalente à un revenu très élevé pour le gestionnaire forestier certaines années. Il est donc indispensable de s'assurer que la stratégie de conservation proposée sera en mesure d'atteindre l'objectif de préservation. Comme nous avons pu le montrer, certains sites présentent des contraintes fortes pour les chauves-souris et certaines colonies montrent des signes de faiblesse, avec parfois des indices de reproduction assez faibles (cas des sites de Saloup et de Vernigeole). Tous ces travaux ont donné lieu à une synthèse des connaissances avec l'association Chauve-Souris Auvergne (Tillon *et al.* 2012). Parallèlement, des études ont été menées sur les insectes de la forêt ainsi que sur les oiseaux forestiers. Nous avons donc conduit ensemble, avec le gestionnaire local, une réflexion stratégique²⁸ pour la prise en compte de la biodiversité sur cette forêt ô combien prestigieuse.

7. Perspectives – axes de recherche

Les résultats obtenus sont nombreux, pourtant, certains sujets restent encore insuffisamment approfondis.

- Les modèles spécifiques que nous avons mis en évidence se retrouvent-ils chez toutes les espèces ? Cette question est importante, car les préconisations de gestion que nous avons proposées s'appuient sur les connaissances acquises essentiellement pour *M. bechsteinii*, *M. nattereri* et *P. auritus*. L'écologie des autres espèces peut être assez différente. Néanmoins, les résultats sur les gîtes conforte l'étude que j'avais menée sur l'ensemble du cortège d'espèces exploitant les gîtes arboricoles (Tillon 2005; Tillon & Aulagnier 2014; Tillon *et al.* 2015). De plus, les résultats obtenus sur le bois mort ont été obtenus pour l'ensemble de la communauté des chauves-souris. Il est ainsi possible d'espérer que les préconisations soient applicables pour la plupart des espèces.
- Les préconisations ont abouti à des stratégies de gestion conservatoire, en particulier pour la forêt de Rambouillet. Si les mesures proposées fonctionnent, cela impliquerait une possible extrapolation à la plupart des autres forêts feuillues de plaine gérées par traitement régulier. Ce résultat est donc crucial pour le déploiement de stratégies de gestion conservatoire alliant la production de bois ET la conservation de la biodiversité (à travers le filtre des Chiroptères). Il me semble ainsi indispensable de mettre en place un dispositif d'observation visant à mesurer la réponse des espèces à cette stratégie.

²⁸ Cette réflexion stratégique ne peut être présentée ici, les enjeux économiques de cette forêt (qui représente certaines années jusqu'à 10% de tout le revenu bois de l'ONF) imposant la confidentialité des mesures proposées.

- Comment peuvent réagir des colonies de certaines espèces très territoriales comme *M. bechsteinii* quand elles se retrouvent isolées sur des unités de gestion avec des habitats favorables, mais trop petites pour assurer le maintien de la colonie ? Dans notre étude, la colonie du site de Saloup se trouve aujourd'hui isolée dans un vieux peuplement de chêne de 25ha entre un étang forestier, des cultures céréalières voire de maïs, des jeunes peuplements résineux et des fourrés et gaulis de chênes depuis que des exploitations forestières ont prélevé les derniers arbres de futaie depuis 2000. Cette colonie a montré pendant notre étude un faible taux de reproduction (environ 35% des femelles seulement sont reproductrices contre près de 80 à 90% pour les autres colonies de l'espèce la même année) ainsi que des comportements alimentaires ne correspondant pas à la norme de l'espèce (les territoires de chasse se chevauchant quasiment intégralement, avec des individus chassant à proximité immédiate les uns des autres). L'avenir de cette colonie semble compromis. Plusieurs hypothèses sont possibles : disparition de la colonie, réduction de la colonie à un nombre plus restreint d'individus par arrêt de la reproduction et élimination des individus les moins performants avant que le nouveau groupe ne se stabilise avec des effectifs réduits (mais existe-t-il un effectif minimal pour viabiliser une colonie de reproduction de cette espèce ?), dispersion de la colonie vers d'autres sites occupés par d'autres colonies, avec un risque de compétition, déménagement de la colonie vers des sites non occupés (en existe-t-il ?). De plus, cette colonie du site de Saloup ne correspondrait-elle pas déjà à un groupe d'individus peu performants repoussés d'une colonie vers un site moins attractif ? Autant de questions nécessitant un programme spécifique, les réponses pouvant indiquer au gestionnaire les limites de résilience pour une telle espèce dans un contexte de forêt exploitée. Une autre question en découle : quelle stratégie de gestion adopter pour cette colonie ?
- Pour ces espèces qui nécessitent un guide acoustique permanent, voire qui se dispersent à travers le feuillage pour aller d'un site favorable à un autre, quelle est la perméabilité d'une unité de gestion dont les habitats ont été fortement modifiés (mise en régénération, plantation de résineux notamment) ? Comment les individus, les colonies, font-ils pour réinvestir l'ensemble de leur domaine vital ? Sur ce point, les outils de trajectographie développés récemment (Ghose *et al.* 2006; Holderied *et al.* 2008) pourraient apporter des réponses très intéressantes pour le gestionnaire, lui permettant de comprendre quel est le meilleur dispositif à mettre en place parmi les arbres à maintenir pour la biodiversité en phase de régénération.

D'autres questions se posent, nombreuses, sur le lien entre la disponibilité en cavités et l'utilisation des gîtes (notamment sur le cycle annuel d'une colonie) voire leur partage entre les différentes espèces exploitant une forêt, sur la comparaison de différents modes de gestion (entre l'exploitation et la non exploitation, entre les traitements réguliers et irréguliers), sur l'impact de certaines pratiques de gestion (le développement du bois énergie, le rajeunissement des âges d'exploitabilité) ou du changement global pour ces espèces en forêt, sur l'efficacité de la trame verte proposée par le Grenelle de l'Environnement, sur la réponse des espèces aux différents contextes bio-climatiques (on soupçonne un fonctionnement très différent des populations entre la plaine, la montagne et la zone méditerranéenne), sur leurs services écosystémiques, ou encore sur les communautés de Chiroptères qui exploitent les différentes grandes catégories d'habitats forestiers. Tous ces sujets méritent d'être abordés pour apporter la réponse la plus pertinente possible au gestionnaire forestier de manière globale mais applicable localement.

8. Conclusion

Ce travail a été long et fastidieux. Il avait un objectif majeur : apporter des réponses au questionnaire pour concilier au mieux gestion forestière avec un enjeu fort de production et préservation de la biodiversité à travers le groupe des Chiroptères. A la lecture de cette thèse, j'espère avoir démontré que c'était possible, qu'il ne fallait pas considérer les chauves-souris, la biodiversité, comme une contrainte comme elles ont malheureusement trop fait l'objet, mais qu'elles n'étaient qu'un des enjeux de la gestion forestière, voire un atout pour le forestier s'il sait les utiliser. Aujourd'hui, c'est ce message que je souhaite décliner.

Autour de tout ce travail, de nombreux naturalistes et forestiers ont été amenés à participer et échanger autour des thèmes abordés, tant sur la connaissance de l'écologie des espèces que sur leur prise en compte dans la gestion. Parmi eux, les membres du Réseau Mammifères de l'ONF que j'anime, qui compte près de 45 membres, ont à la fois participé aux investigations de terrain, mais aussi à la restitution des résultats, de différentes manières. Ils ont ainsi pu approcher toutes les étapes de la réflexion méthodologique ainsi que les éléments propres à la gestion forestière conservatoire. Répartis sur tout le territoire national, ils assurent maintenant depuis plusieurs années la distribution de ces connaissances au plus près du terrain. Ils sont probablement le meilleur gage de l'intégration des chauves-souris dans toutes les étapes de la gestion. Je leur confie donc tout particulièrement ces précieux résultats !

Gageons maintenant que la puissance publique saura s'en emparer à juste titre. Je crois que cela est possible. C'est même peut-être déjà en cours...

9. Bibliographie

- Angell R.L., Butlin R.K., Altringham J.D. 2013. Sexual segregation and flexible mating patterns in temperate bats. *PLoS ONE* 8 (1): e54194. doi:10.1371/journal.pone.0054194.
- Archaux F., Tillon L., Fauvel B., Martin H. 2013. Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: Importance of mature and regeneration stands. *Le Rhinolophe* 19: 47–58.
- Barataud M. 2012. *Ecologie acoustique des Chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse*. Biotope, Mèze & Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Borkin K.M., Parsons S. 2011. Sex-specific roost selection by bats in clearfell harvested plantation forest: Improved knowledge advises management. *Acta Chiropterologica* 13 (2): 373–383.
- Bouny G., Tillon L. 2014. Étude de la sélection des habitats forestiers par le Murin de Bechstein en forêt domaniale de Grésigne (81, Tarn, France). *Le Vespère* 4: 287–296.
- Calenge C., Dufour A.B., Maillard D. 2005. K-select analysis: A new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling* 186: 143–153.
- Dawo B., Kalko E.K.V., Dietz M. 2013. Spatial organization reflects the social organization in Bechstein's bats. *Annales of Zoological Fennici* 50: 356–370.
- Dietz C., von Helversen O., Nill D. 2009. *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord - Biologie, caractéristiques, protection*. Delachaux & Niestlé. Les Encyclopédies du Naturaliste. Paris.

- Encarnaç o J.A., Kierdorf U., Holweg D., Jasnoch U., Wolters V. 2005. Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats *Myotis daubentonii* during the nursery period. *Mammal Review* 35 (3&4): 285–294.
- Fiedler W., Illi A., Alder-Eggli H. 2004. Raumnutzung, Aktivit t und Jagdhabitatwahl von Fransenflederm usen (*Myotis nattereri*) im Hegau (S dwestdeutschland) und angrenzendem Schweizer Gebiet. *Nyctalus* 9: 215-235.
- Gannon WL, Sherwin RE. 2004. Are acoustic detectors a 'silver bullet' for assessing habitat use by bats? In: Brigham RM, Kalko EKV, Jones G, Parsons S, Limpens HJGA (eds); Austin, Texas. *Bat Conservation International*.
- Garroway C.J., Broders H.G. 2008. Day roost characteristics of northern Long-Eared bats (*Myotis septentrionalis*) in relation to female reproductive status. *Ecoscience* 15 (1): 89–93.
- Ghose K., Horiuchi T.K., Krishnaprasad P.S., Moss C.F. 2006. Echolocating bats use a nearly time-optimal strategy to intercept prey. *PLoS Biol* 4 (5): e108. doi:10.1371/journal.pbio.0040108.
- Hayes JP. 2000. Assumptions and practical considerations in the design and interpretation of echolocation-monitoring studies. *Acta Chiropterologica* 2(2): 225-236.
- Henry M., Thomas D.W., Vaudry R., Carrier M. 2002. Foraging distances and home range of pregnant and lactating Little Brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 83 (3): 767–774.
- Holderied M.W., Baker C.J., Vespe M., Jones G. 2008. Understanding signal design during the pursuit of aerial insects by echolocating bats: Tools and applications. *Integrative and Comparative Biology* 48 (1): 74–84.
- Jones G, Vaughan N, Russo D, Wickramasinghe LP, Harris S. 2004. Designing bat activity surveys using time expansion and direct sampling of ultrasound. In: Brigham RM, Kalko EKV, Jones G, Parsons S, Limpens HJGA (eds); Austin, Texas. *Bat Conservation International*. p 83-89.
- Kashima K., Ohtsuk H., Satake A. 2013. Fission-fusion bat behavior as a strategy for balancing the conflicting needs of maximizing information accuracy and minimizing infection risk. *Journal of Theoretical Biology* 318: 101–109.
- Kerth G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *Bioscience* 58 (8): 737–746.
- Kerth G., K nig B. 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour* 136: 1187–1202.
- Kunz T.H., Parsons S. 2009. *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (second edition). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Lacki M.J., Hayes J.P., Kurta A. 2007. *Bats in Forests - Conservation and Management*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Larrieu L., Cabanettes A., Gonin P., Lachat T., Paillet Y., Winter S., Bouget C., Deconchat M. 2014. Deadwood and tree microhabitat dynamics in unharvested temperate mountain mixed forests: A life-cycle approach to biodiversity monitoring. *Forest Ecology and Management* 334: 163–173.
- Le Reste G., Tillon L. 2012. *Expertise des Chiropt res - For t domaniale de Berc  (72), ann e 2011*. ONF, Paris.
- Lewis S.E. 1996. Low roost-site fidelity in pallid bats: Associated factors and effect on group stability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 335–344.
- Lu an R.K., Radil J. 2010. Variability of foraging and roosting activities in adult females of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in different seasons. *Biologia* 65 (6): 1072–1080.
- Meschede A., Heller K.-G. 2003. *Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier*. *Le Rhinolophe* 16: 1–248.

- Müller J., Mehr M., Bässler C., Fenton M.B., Hothorn T., Pretzsch H., Klemmt H.-J., Brandl R. 2012. Aggregative response in bats: Prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169: 673–684.
- O'Donnell C.F.J., Sedgely J.A. 2006. Causes and consequences of tree-cavity roosting in a temperate bat, *Chalinolobus tuberculatus*, from New Zealand. In *Functional and Evolutionary Ecology of Bats*, edited by Zubaid A., McCracken G. F., Kunz T.H., 308–328. Oxford University Press.
- Otto H.-J. 1998. *Ecologie Forestière*. Institut pour le Développement Forestier.
- Otto M.S., Becker N.I., Encarnação J.A. 2013. Cool gleaners: Thermoregulation in sympatric bat species. *Mammalian Biology* 78: 212–215.
- Paillet Y., Pernot C., Boulanger V., Debaive N., Fuhr M., Gilg O., Gosselin F. 2015. Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. *Forest Ecology and Management* 346: 51–64.
- Pénicaud P. 2006. Enquête nationale sur les arbres-gîtes à chauves-souris arboricoles. *Mammifères Sauvages* 52: 16–18.
- Plank M., Fiedler K., Reiter G. 2012. Use of forest strata by bats in temperate forests. *Journal of Zoology* 286: 154–162.
- Regnery B., Paillet Y., Couvet D., Kerbirou C. 2013. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in mediterranean oak forests? *Forest Ecology and Management* 295: 118–125.
- Schmidt C., Frank T., Bellstedt T. 2013. Auf der Suche nach der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) in Sachsen. Erst Ergebnisse zu Quartier- und Raumnutzung. In *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii*, Dietz M. Zarbock GmbH & Co, 247–255. Frankfurt.
- Sedgely J.A. 2006. Roost site selection by Lesser Short-Tailed bats (*Mystacinus tuberculata*) in mixed podocarp-hardwood forest, Whenua Hou/Codfish Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 33: 97–111.
- Siemers B.M., Kaipe I., Schnitzler H.-U. 1999. The use of day roosts and foraging grounds by Natterer's bats (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) from a colony in southern Germany. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64: 241–245.
- Siemers B.M., Swift S.M. 2006. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioural and Ecological Sociobiology* 59: 373–380.
- Skalak S.L., Sherwin R.E., Brigham R.M. 2012. Sampling period, size and duration influence measures of bat species richness from acoustic surveys. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 490–502.
- Swift S.M. 1997. Roosting and foraging behaviour of Natterer's bats (*Myotis nattereri*) close to the northern border of their distribution. *Journal of Zoology* 242: 375–384.
- Thomas A.J., Jacobs D.S. 2013. Factors influencing the emergence times of sympatric insectivorous bat species. *Acta Chiropterologica* 15 (1): 121–132.
- Tillon L., Tapiero A. 2011. Les Chiroptères et la forêt : De la connaissance à l'action ! Etat des lieux de leur prise en compte dans la gestion. *Le Courrier de la Nature* 261: 4p.
- Tillon L. 2005. Gîtes sylvestres à Chiroptères en forêt domaniale de Rambouillet (78) : Caractérisation dans un objectif de gestion conservatoire. Montpellier: Ecole Pratique des Hautes Etudes (Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés).
- Tillon L., Aulagnier S. 2014. Tree cavities used as bat roosts in a European temperate lowland sub-Atlantic forest. *Acta Chiropterologica* 16 (2): 359–368.
- Tillon L., Bresso K., Aulagnier S. 2015. Tree selection by roosting bats in a European temperate lowland sub-Atlantic forest. *Mammalia* in press: 9p.

- Tillon L., Darnis T., Lebihan C., Giosa P., Grignon R. 2012. Rapport d'expertise portant sur les Chiroptères dans un objectif de gestion conservatoire, forêt domaniale de Tronçais (03), résultats. ONF & CSA.
- Willis C.K.R., Brigham R.M. 2004. Roost switching, roost sharing and social cohesion: Forest-dwelling big brown bats, *Eptesicus fuscus*, conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour* 68 (3): 495–505.
- Willis C.K.R., Voss C.M., Brigham R.M. 2006. Roost selection by forest-living female big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Journal of Mammalogy* 87 (2): 345–350.

Utilisation des gîtes et des terrains de chasse par les Chiroptères forestiers, propositions de gestion conservatoire

Résumé.

Production de bois et autres ressources (gibier, champignons,...), conservation de la biodiversité et gestion des paysages, la forêt a suscité de riches débats depuis quelques années, le Grenelle de l'Environnement ayant révélé des intérêts parfois contradictoires. Si le gestionnaire forestier tente de développer autant que possible une gestion multifonctionnelle de ses forêts, il reste dépendant des connaissances fragmentaires sur les interactions dans les écosystèmes forestiers. La politique actuelle, qui vise à concilier la production de bois et la préservation des espèces, repose plus sur des expériences de terrain que sur des études étayées scientifiquement.

Les Chiroptères comptent des espèces candidates pour étudier l'influence de la gestion forestière sur la biodiversité : le jour, elles occupent des gîtes arboricoles et, la nuit, elles exploitent des habitats forestiers pour chasser leurs proies, qui dépendent elles-mêmes de micro-habitats forestiers. Pour aider le gestionnaire à mettre en œuvre une stratégie de gestion conservatoire, nous avons étudié l'utilisation des ressources de la forêt par trois espèces : *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* et *Plecotus auritus*.

La radio-localisation a permis d'identifier des réseaux d'arbres-gîte dont l'occupation varie selon les espèces, leur statut reproducteur et l'implication dans le comportement de fission-fusion des colonies de parturition. Les différentes utilisations des gîtes impliquent une stratégie de gestion propre à chaque espèce, voire à chaque colonie de reproduction. Procurant a priori de potentiels gîtes et proies, le bois mort debout favorise la richesse spécifique des Chiroptères forestiers à partir de 25 m³ à l'hectare, mais une stratification de la végétation pourrait être un objectif de gestion, la réponse des espèces était essentiellement liée à la structure forestière des trouées induites par le bois mort.

Ce travail a ensuite nécessité de s'intéresser aux méthodes permettant de comprendre l'utilisation de l'espace par chaque individu (domaine vital) et la façon dont chacun d'eux fréquente ses terrains de chasse (sélection de l'habitat). Compte tenu des limites technologiques, le Kernel semble actuellement la meilleure méthode de représentation et de calcul de surface du domaine vital alors que la K-select a livré des résultats significatifs pour mettre en évidence des facteurs de sélection d'habitat. Les surfaces des domaines vitaux et des centres d'activité varient selon les espèces, *Myotis bechsteinii* associe de petites surfaces à un comportement territorial, surtout en période d'allaitement. *M. nattereri* et *Plecotus auritus* peuvent exploiter de grands espaces sur lesquels ils se limitent à de petits centres d'activité. Les colonies de ces dernières pourront plus facilement se déplacer dans leur domaine vital au gré des itinéraires de gestion mis en œuvre. Les caractéristiques des habitats forestiers utilisés comme terrains de chasse varient selon les espèces, voire le sexe, l'âge et le statut reproducteur des individus, mais toutes trois montrent une forte sélectivité pour les peuplements forestiers présentant un fort encombrement végétal, des gros arbres et une forte structuration du peuplement.

Cinq principes de gestion dans un contexte fort de production de bois sont développés en conclusion des résultats avec deux exemples de stratégies de gestion destinées au maintien des Chiroptères.

Mots-clés.

Chiroptères ; *Myotis bechsteinii* ; *Myotis nattereri* ; *Plecotus auritus* ; forêt ; domaine vital ; détectabilité des Chiroptères ; sélection individuelle de l'habitat ; arbre-gîte ; comportement de fission-fusion ; bois mort ; gestion forestière conservatoire.

Use of roosts and foraging habitats by forest bats, conservation management proposals

Abstract.

The forest is the center of many interests that fuel the debates of our society. These debates are particularly exacerbated since the french « Grenelle de l'Environnement » in 2008. Among the various expectations, forest produce wood that is the subject of attentions, both by an increased demand for certain types of trees and by the naturalist world which sees in it one of last refuges for biodiversity in our modified landscapes. Thus, if the forest manager is trying to develop a management that is as much multifunctional as possible, it remains dependent on fragmented knowledge on the link between biodiversity and the forest ecosystem. Despite the establishment of a conservation policy that seeks to balance timber production and species preservation, the way to conduct such a policy is based on concrete field experiences yet scientifically unsubstantiated.

Bats are good candidate species to study the response of biodiversity to forest management: they select networks of tree-roosts in which they form breeding colonies composed of several dozen individuals and they exploit forest habitats to hunt their prey, prey which themselves depend on forest microhabitats. However, their study is recent in forest and provides very vague management guidelines. To help managers implement a conservation management strategy, we thus studied the behavior of forest usage by three species of gleaning bats, *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri* and *Plecotus auritus*. This work required to focus on the methods available to understand the use of space by each individual (home range) and how each individual selects its hunting habitats. We showed that each species had a unique response to available habitats and that the status of individuals (sex, age and reproductive status) intervenes in explaining the selection of tree roosts and hunting grounds. Both compartments are constrained by the availability of suitable habitat, helping to explain the structuring of habitat selection factors and the shape and surface of individual home ranges. Furthermore, the way networks of tree-roost are used partly explains the types of roosts selected. These different results means that it is necessary to lay down specific management strategies for each species, even each breeding colony. Finally, we studied the role of deadwood to explain the presence of bats in forests. We have shown that species richness increased from standing deadwood of 25m³ per hectare, while the response of species to deadwood was mainly restricted to forest habitat structure produced by the gaps resulting from the deadwood patch, favoring particularly edge-foraging species. Some species do however clearly benefit from insects emerging from deadwood.

Five recommendations are proposed for the conservation of these species in a context of strong wood production.

Keywords.

Bats; *Myotis bechsteinii*; *Myotis nattereri*; *Plecotus auritus*; forest; home range; detectability of bats; Individual habitat selection; tree-roost; behavior of fission-fusion; deadwood; conservatory forest management.