



GMHL
GROUPE MAMMALOGIQUE
ET HERPÉTOLOGIQUE
DU LIMOUSIN

Etudes écologiques sur les chiroptères forestiers en Limousin

Stratification verticale de l'activité de chasse Rapport final, période 2014-2020

Rapport d'études écologiques
Septembre 2020



Elaboration du protocole, relevé de terrain, analyse et interprétation des données, rédaction du rapport :

Michel Barataud ; michel.barataud1@orange.fr

Sylvie Giosa ; sylviemariegiosa@gmail.com

Etude réalisée grâce au soutien de la Région Nouvelle Aquitaine et de la DREAL Nouvelle Aquitaine



G.M.H.L.

Association, conforme à la loi de 1901, agréée au titre d'association de protection de l'environnement (article L.252.1 du code rural)

Siège administratif : Pôle Nature Limousin ZA du Moulin Cheyroux 87 700 Aix-sur-Vienne ; Tél. : 05 55 32 43 73 – gmhl@gmhl.asso.fr

Stratification verticale de l'activité de chasse des chiroptères en chênaie-hêtraie limousine.

SOMMAIRE

Introduction	1
Matériel et méthode	3
Résultats et commentaires	6
1) Sites et espèces	6
2) Activité comparée entre sol et canopée	12
a) Redondance des contacts.....	13
b) Densité d'utilisation des strates forestières	14
c) Variabilité stationnelle	16
d) Variabilité saisonnière	20
e) Strates, structures forestières et guildes	22
Remerciements	28
Bibliographie	28
Annexe ; variation saisonnière de l'activité sol vs canopée pour quelques espèces	31

Michel Barataud ; michel.barataud1@orange.fr - **Sylvie Giosa** ; GMHL ; sylviemariegiosa@gmail.com

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

Résumé : Durant les mois de mai à août entre 2014 à 2020, des relevés acoustiques ont été réalisés en simultané entre sol et canopée dans les forêts feuillues limousines, sur 44 sites totalisant 660 h d'écoute. L'activité de chasse des chiroptères est en moyenne plus forte au sol (63 %) qu'en canopée. Les différences entre espèces sont analysées à l'échelle régionale, puis en fonction de la variabilité entre stations et entre saisons, enfin entre structures et écotones forestiers. Pour plusieurs espèces de lisières, les préférences pour la strate haute sont nettes et confirment l'utilisation de la canopée comme une vaste lisière horizontale ; *P. pipistrellus* et *E. serotinus* chassent par contre fréquemment en sous-bois. Les espèces de sous-bois, liées au feuillage, montrent une activité entre strates très influencée par des variables comportementales (type de sonar, mode de chasse), alimentaires (abondance ponctuelle de proies), structurelles (stratification de la végétation, présence d'écotones humides), voire sociale (compétition interspécifique). La plupart ne semble pas liée à une strate exclusive, sauf pour les couples *P. auritus* / *P. austriacus*, et *M. mystacinus* / *M. alcathoe*, pour lesquels une ségrégation de niche écologique est probable. La Grande sauterelle verte semble former des chorus en canopée, phénomène inédit pouvant correspondre à une stratégie anti prédation. Pour l'ensemble des chiroptères étudiés, une plus forte activité a été observée d'une part en mai, expliquée par un effet thermique positif et le développement du feuillage, et d'autre part après mi-juillet, due à la fraîcheur et l'humidité plus prononcées en forêt, tous ces facteurs étant favorables aux espèces proies.

Introduction

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

Les chiroptères présents en Limousin (**Tableau 1**) ont fait l'objet de travaux antérieurs, permettant de cibler leur richesse spécifique et leur abondance d'activité dans plusieurs types de peuplements forestiers (BARATAUD & GIOSA, 2012). Mais la manière dont les espèces de chiroptères utilisent les micro-habitats forestiers, et notamment les strates horizontales, n'a fait l'objet que de quelques études souvent ponctuelles (COLLINS & JONES, 2009 ; GRANDJEAN, 2011 ; RIEGER & NAGEL, 2007). Le Groupe Mammalogique Breton s'est récemment engagé dans une étude de suivi temporel avec écoutes passives au sol et en canopée, mais sans aller jusqu'au niveau spécifique dans l'identification des séquences pour des raisons méthodologiques (DUBOS, 2016). Dans le cadre de son programme d'études acoustiques sur les chiroptères forestiers, le GMHL s'est fixé pour objectif de mieux comprendre comment chaque espèce de chiroptère répartit son activité de chasse entre le sous-bois et la canopée, en fonction de différentes variables biotiques (relations prédateur-proie, structuration du milieu forestier...) ou abiotiques (saison, météo...). Depuis 2014, chaque année, des sites forestiers sont inventoriés, en couplant deux écoutes au détecteur d'ultrasons. Ces écoutes sont simultanées et décalées verticalement : un observateur relève l'activité de chaque espèce depuis le sol, tandis qu'au même moment un autre observateur relève l'activité en canopée grâce à un microphone hissé en hauteur, situé au bout d'un câble relié au détecteur. L'objectif est : d'appréhender les éventuelles différences qualitatives et/ou quantitatives de l'activité de chasse entre ces deux strates, puis d'en tirer des conclusions sur l'écologie des espèces. L'hypothèse de travail est que s'il existe une stratégie différenciée entre les espèces dans leur occupation des différentes strates forestières, la structuration des peuplements (en lien avec le type de gestion sylvicole) pourrait être un élément clé pour les chiroptères et leurs proies.

Tableau 1 : liste des espèces de chiroptères présentes en Limousin et contactées durant l'étude, avec leurs statuts écologique et communautaire. (X) = spécialiste forestière partielle.

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

Matériel et méthode

1) Phase de sélection des sites et des stations :

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

Sélection des stations : un à trois points d'écoute sont sélectionnés sur chaque site. Sur chaque point, deux stations (= volume de perception d'un microphone), l'une au sol et l'autre en canopée, sont disposées avec un décalage vertical de 11,5 à 28 mètres (médiane = 20 m) selon la hauteur du peuplement, et un décalage horizontal de quelques mètres pour éviter les doubles contacts (la distance réelle entre les deux micros est ainsi de 16 à 28 m, médiane = 22,5 m). Une variabilité des écotones intra forestiers (sous-bois clairs ou denses, clairières et tunnels sous canopée, trouées) entre stations sur un même site peut s'avérer intéressante, mais c'est le cœur de parcelle sans écotone qui est le plus souvent sélectionné (77,6 % du temps d'écoute) pour cibler les chiroptères spécialistes du sous-bois. Les stations sont éloignées les unes des autres d'au moins 100 mètres.

2) Matériel utilisé :

Les détecteurs utilisés sont des D1000X de Pettersson Elektronik AB (Suède), équipés de l'hétérodyne et de la division de fréquence (couplés pour l'écoute en direct), de l'expansion temporelle x 10 (analyses auditive et informatique ultérieures) et d'une carte mémoire CF intégrée pour les enregistrements. Le microphone en canopée est mis en place grâce à un lance-pierre ou un big-shot selon la hauteur de l'arbre, une olive en plomb de 60 g (lance-pierre) ou de 160 g (big-shot), et une canne avec moulinet de lancer et tresse de 28 100^e mm. Les écoutes en canopée (**Figure 1**) sont réalisées grâce à un câble rallonge de 30 m pour microphone de D1000X. Les deux microphones sont positionnés dans des directions opposées pour limiter la redondance des contacts, tous deux avec un angle moyen de 20° par rapport à l'horizontale. Le profil d'enregistrement comprend les éléments suivants : fréquence d'échantillonnage de 384 kHz ; mémoire tampon de deux secondes ; clôture manuelle de l'enregistrement ; stockage immédiat sur carte CF ; lecture manuelle de la séquence.

L'analyse informatique des sons est réalisée grâce au logiciel BatSound (Pettersson Elektronik AB).

3) Collecte des données acoustiques ; identification des espèces :

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

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

L'identification des taxons est réalisée selon la méthode d'écologie acoustique (BARATAUD, 2020). Les espèces dont l'identification fiable est possible en hétérodyne sont identifiées en direct par l'observateur. Pour les cas d'identification plus complexes, notamment toutes les séquences en fréquence modulée (FM) correspondant majoritairement aux genres *Myotis* et *Plecotus*, les séquences sont enregistrées pour analyse ultérieure ; elles sont toutes identifiées (analyses auditive et informatique) par une même personne (MB) pour éviter un biais « observateur », avant d'être intégrées dans la base de données. Ces séquences sont enregistrées en hautes fréquences (FFT), et couvrent la totalité de leur durée de perception en direct grâce à l'hétérodyne, ceci pour une comptabilité précise du nombre de contacts et pour optimiser l'identification grâce à d'éventuelles variations comportementales. Pour les séquences enregistrées au milieu du feuillage de la canopée, une adaptation de certains critères de la clé d'identification des espèces de *Myotis* a été nécessaire.

En effet, la réverbération des signaux dans le feuillage génère des artefacts comme des faux claquements finaux, un brouillage de l'image sur spectrogramme, etc. ; l'ajustement des critères habituels a été possible grâce aux contacts redondants (comparaison entre deux séquences provenant d'un même individu enregistrées en simultané depuis le sol et depuis la canopée).

4) Quantification de l'activité :

La quantification de l'activité correspond à la méthode de comptabilité dite « précise » ; un contact correspond à l'occurrence de signaux d'un individu d'une espèce de chiroptère (maximum appréciable = 5 individus) captés en hétérodyne, par tranches de cinq secondes. Cette méthode est très sensible pour exprimer des variations de l'activité ; sa sensibilité aux biais de la détection a été corrigée ici au niveau de la collecte (uniformisation du matériel, de la méthode, de l'expérience des deux observateurs) et du traitement des données (validation de l'identification par un seul observateur, utilisation des coefficients de pondération de la disparité d'intensité d'émission entre espèces). Le type d'activité est précisé : chasse (présence de phase de capture ou d'un rythme typique de recherche de proies), transit (rythmes témoignant d'une recherche passive d'obstacles), social (signaux de communication intraspécifique). Les contacts comptabilisés concernent les signaux sonar (chasse ou transit) ; les cris sociaux sans signaux sonar simultanés sont pris en compte uniquement lorsqu'il s'agit d'émissions ponctuelles (cris agonistiques liés à la densité de proies disponibles) ; les émissions continues de cris sociaux (chants de mâles concernant l'activité territoriale et sexuelle) ne sont pas comptabilisées.

Les deux observateurs, assis côte-à-côte au sol, communiquent lors de la réception d'un contact pour noter la présence ou l'absence de redondance (contact provenant d'un même individu, capté simultanément par les deux microphones). Les enregistrements, légendés à la seconde près, permettent de préciser si la redondance est réelle (comparaison des phases rythmiques) et si elle est totale ou partielle (comparaison des durées). Ces contacts redondants sont supprimés lors des calculs de l'activité dans chacune des deux strates. La redondance d'un contact dépend principalement de l'intensité d'émission des signaux (les signaux intenses des Noctules et des Sérotines, audibles à plus de 50 m, sont souvent redondants quel que soit le positionnement de l'individu par rapport aux deux microphones) ; pour les espèces dont le sonar est d'une intensité moyenne à faible (*Barbastella*, *Myotis*, *Pipistrellus*, *Plecotus*), une redondance indique avec une bonne probabilité que le chiroptère se situe dans la strate intermédiaire entre les deux microphones. La redondance est aussi dépendante de la distance entre les deux microphones et de leurs orientations plus ou moins opposées (les microphones utilisés étant directionnels). Mais le degré d'encombrement végétal de la strate intermédiaire entre sol et canopée est également un facteur d'influence ; les stations à sous-bois clair occasionnent une redondance plus forte que celles où les deux microphones sont séparés par un écran de feuillage dense.

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



Tableau 2 : liste des espèces françaises de chiroptères classées par ordre croissant d'intensité d'émissions sonar, avec leur distance de détection (en mètres) et le coefficient de détectabilité qui en découle. Valeurs valables en contexte forestier (d'après BARATAUD, 2020).

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

5) Exploitation des données :

- indices d'activité : ils s'expriment en nombre de contacts (toujours pondérés par le coefficient d'intensité spécifique) par heure ;
- densité d'utilisation des strates forestières : indice d'activité de chaque espèce, au sol et en canopée, à l'échelle de la région (unité d'échantillonnage = ensemble des sites prospectés) ; les contacts redondants sont éliminés du jeu de données pour le calcul de l'activité par strates ;
- variabilité stationnelle : indice d'activité de chaque espèce, au sol et en canopée, calculé à l'échelle de chaque station (cette dernière étant l'unité d'échantillonnage) ; les indices stationnels sont ensuite exploités sous forme de boîtes à moustaches (LE GUEN, 2002) réalisées grâce au logiciel Excel (MicrosoftTM) avec 1^{er} et 3^e quartiles, médiane, minimum et maximum ; les contacts redondants sont éliminés du jeu de données pour le calcul de l'activité par strates.

Résultats et commentaires

1) Sites et espèces :

Les résultats portent sur 660 h 10' d'écoute, réparties sur 44 sites totalisant 242 stations (sol + canopée).

La répartition actuelle des sites inventoriés entre 2014 et 2020 est centrée sur les secteurs les plus boisés dans la région (**Figure 2**) ; un effort particulier a concerné le centre de la Creuse, ce département souffrant d'une carence d'inventaires (base de données du GMHL, non publié).

La pression d'écoute est très variable d'un site à l'autre, ce qui a priori n'a pas été considéré comme un biais, car l'objectif n'était pas de comparer les sites entre eux, mais de déduire de l'ensemble des relevés des tendances globales. Sept sites cumulent un temps d'écoute important (**Tableau 3**) grâce à leur intégration dans le programme de suivi temporel des chiroptères forestiers réalisé entre 2014 et 2016 (BARATAUD *et al.*, 2017). Les indices d'activité par site, toutes espèces confondues, montrent une absence de tendance entre le temps d'écoute (toujours supérieur ou égal à quatre heures) et le niveau d'activité de chasse.

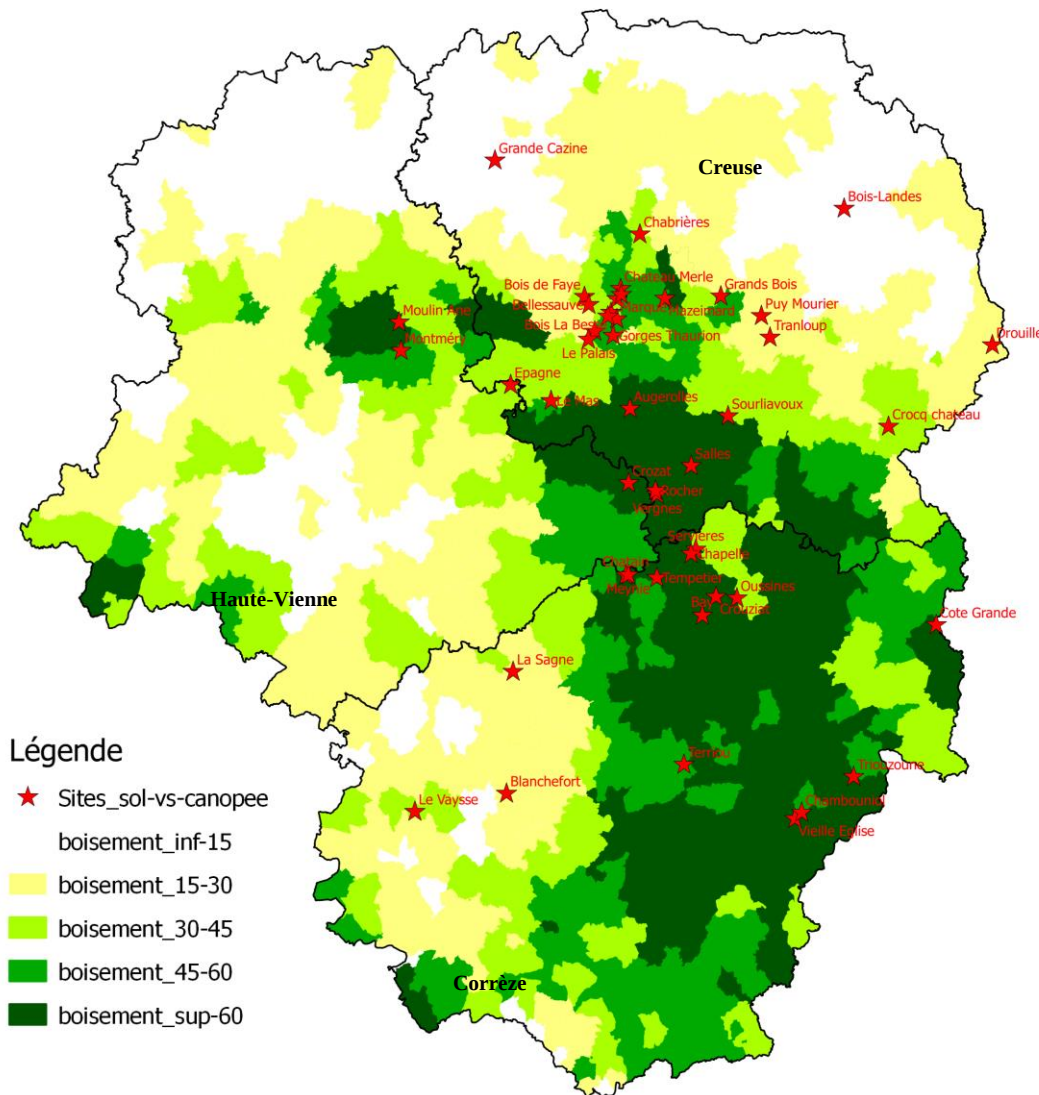


Figure 2 : répartition des sites d'étude en Limousin, sur fond de taux de boisement selon un découpage communal.

Tableau 3 : informations sur les sites inventoriés. Sur chaque site le nombre de stations d'écoute (sol + canopée) est indiqué ; le temps d'écoute est segmenté en tranches de cinq minutes ; les contacts pondérés (contact brut x coefficient d'intensité) corrigent la disparité d'intensité d'émission entre espèces et comportements acoustiques ; l'activité pondérée (toutes espèces) est calculée en nombre de contacts par heure.

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

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

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

Les 25 espèces contactées l'ont été de façon plus ou moins anecdotique sur l'ensemble des sites (Tableau 5). Certaines se rencontrent surtout dans l'est ou le sud de la Corrèze (*H. savii*, *M. schreibersii*, *R. euryale*, *R. ferrumequinum*, *V. murinus*) ; d'autres sont rares et/ou peut-être non sédentaires dans la région (*P. nathusii*, *P. pygmaeus*). *M. daubentonii* est peu fréquent en forêt : son habitat de chasse spécialisé est la surface des eaux calmes.

La richesse spécifique moyenne par site est de 10 espèces ; elle dépend principalement du temps d'écoute consacré à un site (Figure 3), mais aussi de son contexte global (taille et qualité du massif forestier). Le site de Vieille Eglise à St-Pantaléon-de-Lapleau (19) cumule à la fois le vaste contexte des Gorges de la Dordogne essentiellement boisée en feuillus, une forte naturalité (peuplement ancien non perturbé depuis plus d'un siècle) et une protection forte et durable (propriété du CEN Limousin, mise en réserve forestière) ; il accueille 23 espèces en chasse sur les 26 que compte le Limousin, et chaque soirée de 6 heures d'écoute révèle 16 à 18 espèces donnant 600 à 1500 contacts, ce qui constitue un record. Le deuxième site le plus riche, avec 20 espèces, est celui de Grands Bois (Chamberaud ; 23), qui est aussi un boisement ancien non perturbé depuis au moins 120 ans.

Tableau 5 : indices pondérés de l'activité de chasse (nombre de contacts/heure) par espèces et par sites, recueillis durant les 660 heures 10 minutes d'écoute entre 2014 et 2020. Les valeurs en gras sont les activités les plus fortes relevées pour l'espèce et/ou pour le site.

Dép.	Communes	Sites	<i>B. barbastellus</i>	<i>E. serotinus</i>	<i>H. savii</i>	<i>M. alcathoe</i>	<i>M. bechsteinii</i>	<i>M. brandtii</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. emarginatus</i>	<i>M. myotis</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. schreibersii</i>	<i>N. lasiopterus</i>	<i>N. leisleri</i>	<i>N. noctula</i>	<i>P. auritus</i>	<i>P. austriacus</i>	<i>P. kuhlii</i>	<i>P. nathusii</i>	<i>P. pipistrellus</i>	<i>P. pygmaeus</i>	<i>R. euryale</i>	<i>R. ferrumequinum</i>	<i>R. hipposideros</i>	<i>V. murinus</i>	Total espèces
19	Lacelle	Puy de La Meynie	2,66	0,36			0,31				0,64	2,03	0,97					5,78		0,06		25,13						9
19	Lagraulière	Forêt de Blanchefort	8,50	1,88					1,88	0,63	6,80							12,50	1,58			13,00						8
19	Meilhards	La Sagne	6,80	1,05								1,88						7,50		1,50		0,75						6
19	PérOLS-sur-Vézère	Montagne de Bay	0,57	0,70						0,52		2,92	1,03		0,43			10,83		2,67		23,17						9
19	St-Etienne-aux-Clos	La Côte Grande	0,57	0,42								0,83	1,03		0,03	0,05						4,17				0,83	0,25	9
19	St-Merd-les-Oussines	Crouziat	1,42	0,28				8,75			1,13	16,67							1,25	0,17		7,50						8
19	St-Merd-les-Oussines	Oussines ; Grand Bois		6,09			0,83				0,57											5,83						4
19	St-Pantaléon-de-Lapleau	Moulin de Chambouniol		0,83		1,88					0,43									1,50		25,25						5
19	St-Pantaléon-de-Lapleau	Vieille Eglise	5,58	5,21	0,30	0,93	2,55	0,16	0,93	1,47	3,14	0,10	1,55		0,62	1,65		0,42	0,99	0,83	0,12	73,40	0,08	0,06	0,13	0,45	0,16	23
19	Sérandon	Barrage Triouzoune	4,08	0,84		0,50			0,50	1,24	10,88					0,18		1,00				18,40				5,00		10
19	Tarnac	Bois de Tempêtier	2,76	0,26		1,88					0,74		2,71		0,10			7,42		0,25		15,94	0,06		0,31			11
19	Tarnac	La Chapelle	10,73	1,04		3,59	2,81	0,16		1,36	1,06							0,31		1,19		17,25				13,75		11
19	Vignols	Le Vaysse	68,85	3,53						4,65	0,43			0,50				1,25				3,25						7
19	Vitrac-sur-Montane	Terriou	2,27	0,83							0,85		1,55					0,83		1,33		3,17						7
23	Blessac	Tranloup	2,10	1,53		10,11	1,40	0,26	0,22	0,76	0,18	3,20	0,64		0,29	0,64	0,15	5,11	2,70	11,60	0,18	38,57	0,01			0,22	0,01	21
23	Chamberaud	Les Grands Bois	1,14	11,92		2,37	6,22	1,97	1,12	0,85	0,96	3,62	2,65		0,36	0,01	0,18	5,07	0,07	2,53	0,03	31,24				3,49	0,03	20
23	Crocq	bois du château	1,13	23,65		0,83		1,25			4,80	1,67	7,75		3,08					10,33		90,50						10
23	Dontreix	Forêt de Drouille	2,43	1,42		6,79	5,36	1,79			1,70		3,54			0,09	0,36	1,43		1,43		22,71				6,43		13
23	Faux-la-Montagne	bois des Vergnes	5,31	0,10			3,44					2,50			1,14			8,44	0,31			23,13						8
23	Gentioux	bois des Salles	4,14	0,10		0,16	3,75	1,88	0,16		0,85	0,47	0,19		0,15			1,25		0,13	0,19	5,88						14
23	Guéret	Chabrières	0,38	11,24			4,44								0,16			1,11		40,44		19,56						7
23	Janaillat	Bellessauve	0,43	0,21							4,68									1,00		9,75						5
23	Janaillat	Bois de Faye		1,38						0,52	0,28	1,25								0,67		1,67				0,83		7
23	Janaillat	Bois La Besse	13,22	1,11			1,11		2,22				0,69									12,89				1,11		7
23	Lussat	Bois des Landes	18,70	0,97		1,25	45,42					12,08	1,03				0,08	0,83		0,50		20,83						10
23	Maisonnisses	Mazeimard	13,37	0,42		0,17	8,33	0,92	0,67		1,64	1,75	0,41		0,03	0,87		1,17		1,17		40,70						14
23	Noth	Grande Cazine	7,93			0,42	40,42			2,58	2,27	2,50	11,37			0,10	9,40	4,17		5,33		131,17						12
23	Royère-de-Vassivière	bois du Rocher	0,43			0,31	2,81				0,21		1,94					1,25		0,38		5,00						8

Dép.	Communes	Sites	<i>B. barbastellus</i>	<i>E. serotinus</i>	<i>H. savii</i>	<i>M. alcathoe</i>	<i>M. bechsteinii</i>	<i>M. brandtii</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. emarginatus</i>	<i>M. myotis</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. schreibersii</i>	<i>N. lasiopterus</i>	<i>N. leisleri</i>	<i>N. noctula</i>	<i>P. auritus</i>	<i>P. austriacus</i>	<i>P. kuhlii</i>	<i>P. nathusii</i>	<i>P. pipistrellus</i>	<i>P. pygmaeus</i>	<i>R. euryale</i>	<i>R. ferrumequinum</i>	<i>R. hipposideros</i>	<i>V. murinus</i>	Total espèces
23	St-Médard-la-Rochette	Puy Mourier		0,83				18,50			0,68					0,12		5,00	1,25	0,80		3,40						8
23	St-Pardoux-Morterolles	Augerolles	0,57	2,22		2,08	97,50			1,03	1,70	22,92	6,72							1,83		151,83				0,83		11
23	St-Priest-Palus	Le Mas	8,50	0,76		0,42	7,92	1,67					23,51							0,08		144,75				0,42		9
23	Sardent	Chapelle St-Pardoux	38,72	4,15			3,33				3,78							1,81		0,22		289,44				2,22		8
23	Sardent	Château Merle	4,76				5,00									12,96		1,00		2,80		20,20						6
23	Sardent	Maisonniaud	4,98	13,52		0,15	7,72	0,70			3,59	0,60	0,56		0,05	0,02		2,39	1,12	1,28		91,42	0,18			21,63		16
23	Sardent	Marque		1,38			0,83				2,27	0,83	1,55					2,50				6,83				1,67		8
23	Thauron	Combeauvert		1,66		4,17		32,92	0,42		1,70		5,17					5,21		1,50		3,67						9
23	Thauron	Le Palais	2,34	4,15		0,31		2,50			1,06		0,39						3,44	46,38		61,13				0,63		10
23	Thauron	pont Gorges Thaurion	0,62	1,28		8,41		5,68	0,45		0,15									0,91		114,91						8
23	Thauron	Les Tartasses		1,94		7,08	0,42				1,13	138,33	0,52									126,33						7
23	Vallière	Sourliavoux	4,01	1,94		1,43	0,30	2,38	0,36	2,36	1,38	2,80	6,50		0,29	0,04		6,04		0,36	0,12	32,40				0,24		17
87	Ambazac	Montméry	61,20				0,50				4,54	0,50					2,02	1,00		1,20		15,40			1,50	6,00		10
87	Beaumont-du-Lac	bois de Crozat	3,61	0,31							0,57		2,33			0,04		0,94		0,06		15,06						8
87	St-Sylvestre	Moulin de l'Ane	5,95	1,25		1,25		6,25			1,70									0,25		7,75				1,25		8
87	Sauviat-sur-Vige	Forêt d'Epagne	1,05	0,34		34,94	25,18	10,00	2,92	0,22	0,12	6,25	0,96				0,01	1,19		1,26		97,00				2,02		15
	Total sites	44	37	40	1	24	25	18	12	13	35	22	26	1	13	13	7	30	9	35	5	44	4	1	3	19	4	25
	Moyenne indice activité pondérée		8,70	2,83	0,30	3,81	11,12	5,43	0,99	1,40	1,96	10,26	3,36	0,50	0,52	1,29	1,74	3,49	1,41	4,11	0,12	42,53	0,08	0,06	0,65	3,63	0,11	10,02
	Ecart-type indice activité pondérée		15,37	4,64		7,21	21,52	8,30	0,89	1,20	2,23	29,18	4,95		0,83	3,54	3,45	3,29	1,07	10,16	0,06	57,26	0,07		0,74	5,47	0,11	4,22

P. pipistrellus, contactée sur la totalité des 44 sites, avec une moyenne de 51,3 contacts pondérés par heure (**Tableau 4**), est ubiquiste et dominante en activité de chasse comme cela a été noté dans tous nos inventaires forestiers précédents en Limousin (BARATAUD & GIOSA, 2009a, 2009b, 2009c, 2009d, 2010). Le niveau d'activité en forêt d'*E. serotinus* est suffisamment élevé pour en faire aussi une espèce ubiquiste, qui n'hésite pas à chasser pendant plusieurs heures dans des sous-bois parfois denses (taillis, futaie irrégulière très structurée), comme nous l'avons constaté sur plusieurs sites (Grand Bois, Blanchefort, Crocq, Maisonniaux...).

M. bechsteinii est le plus actif des spécialistes forestiers (6 c/h), suivi de près par *B. barbastellus* (5,2 c/h) et *M. alcathoe* (4,3 c/h). Ces espèces sont considérées comme des spécialistes des forêts anciennes (FÜHRMANN *et al.*, 2002 ; KERTH *et al.*, 2001, 2002 ; LUČAN *et al.*, 2009 ; LÜTTMAN *et al.*, 2003 ; MESCHÉDE & KELLER, 2003 ; SCHOFIELD & MORRIS, 2000 ; WOLZ, 1992, 1993a, 1993b), aussi leur présence sur plus de la moitié des sites, avec un bon niveau d'activité, montre la qualité écologique de la plupart des boisements inventoriés, ces derniers ayant été sélectionnés dans le but d'optimiser la richesse spécifique de nos relevés.

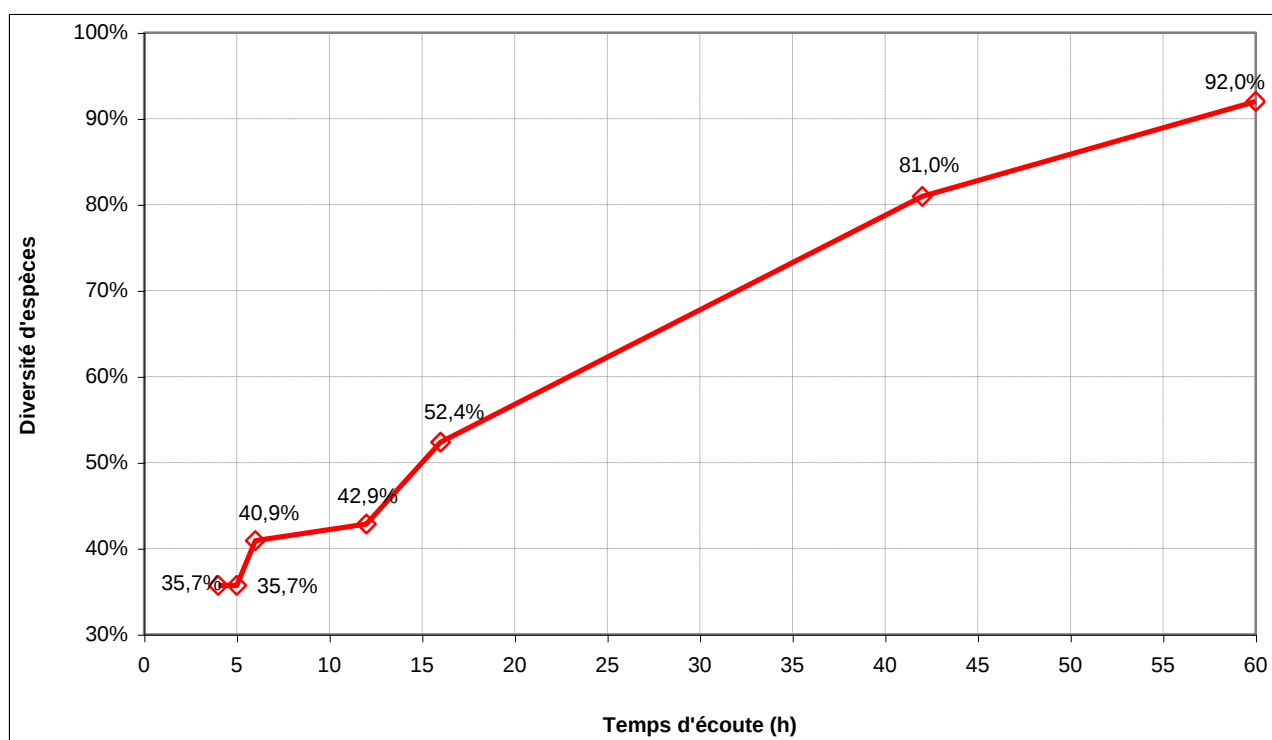


Figure 3 : évolution de la richesse en espèces de nos relevés acoustiques sol + canopée, en fonction du temps d'écoute cumulé par site (min. = 4 h ; max. = 60 h).

2) Activité comparée entre sol et canopée :

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

L'analyse des préférences spécifiques par strate demande au préalable l'élimination, au sein du jeu de données, des contacts redondants (captés simultanément par les deux microphones).

a. Redondance des contacts :

Le taux de redondance (proportion des contacts qui ont un doublon, puisque captés par les deux microphones) moyen sur l'ensemble de la période d'étude, toutes espèces confondues, est de 5,2 % (Tableau 6).

Tableau 6 : pour chaque espèce contactée : nombre de contacts pondérés ; nombre de contacts acoustiques en doublon, et taux de redondance. Les espèces sont classées par ordre décroissant des taux de redondance. Les couleurs différencient quatre catégories selon l'importance de cette redondance.

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

On constate de fortes variations d'une espèce à l'autre. De manière logique, les espèces à forte intensité d'émission (Noctules et Sérotines) sont les plus fréquemment captées simultanément par les deux microphones. Dans le cas des Noctules, les signaux intenses émis lors de leur comportement de chasse en haut vol (50 m ou plus au-dessus de la canopée) peuvent parfois aussi être captés depuis le sol. Les signaux de la Sérotine commune sont moins intenses que ceux des Noctules, et la redondance observée s'explique par son mode de chasse assez fréquent en sous-bois peu dense ou juste au-dessus de la canopée. Une tendance plus ou moins forte à utiliser la strate intermédiaire (en chasse permanente ou lors de fréquents transits verticaux entre sol et canopée) explique la

redondance pour les autres espèces, malgré leur intensité moyenne à faible. L'Oreillard gris émet plus souvent que l'Oreillard roux des signaux d'intensité moyenne, ce qui l'expose à une plus forte redondance.

b. Densité d'utilisation des strates forestières :

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

Tableau 7 : pour chaque espèce ayant fourni des résultats quantitativement suffisants entre 2014 et 2020, sont donnés les pourcentages de contacts captés exclusivement au sol ou en canopée ; le rapport entre les deux est présenté (un rapport de 1,8 signifie que l'activité au sol est 1,8 fois plus élevée que celle en canopée). Les couleurs de cellules indiquent une utilisation à plus de 65 % d'une strate : vert pour la canopée, brun pour le sol.

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

Les densités d'utilisation des deux strates forestières sont présentées dans le **Tableau 7** et la **Figure 4**, pour les espèces dont les contacts sont quantitativement suffisants.

Cette présentation des résultats permet de proposer trois groupes d'espèces selon leur comportement par rapport à une strate particulière en milieu intra-forestier :

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

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

En périphérie forestière s'ajoutent deux guildes, dont quelques espèces peuvent être également présentes en coeur de forêt : la guildes des lisières verticales sur milieux ouverts (genre *Pipistrellus*, *E. serotinus*) et la guildes de haut vol (*N. lasiopterus*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *V. murinus*). Nos résultats montrent que ce sont surtout *P. pipistrellus* et *E. serotinus* qui pénètrent régulièrement en sous-bois. Les trois Noctules sont parfois aussi contactées en sous-bois, soit lors de vols autour de leur gîte dans des cavités d'arbres (ce fut le cas sur quelques sites pour *N. noctula*), soit plus rarement lorsqu'une forte abondance ponctuelle de proies les amène à modifier leur comportement de chasse habituel (voir § Variabilité saisonnière).

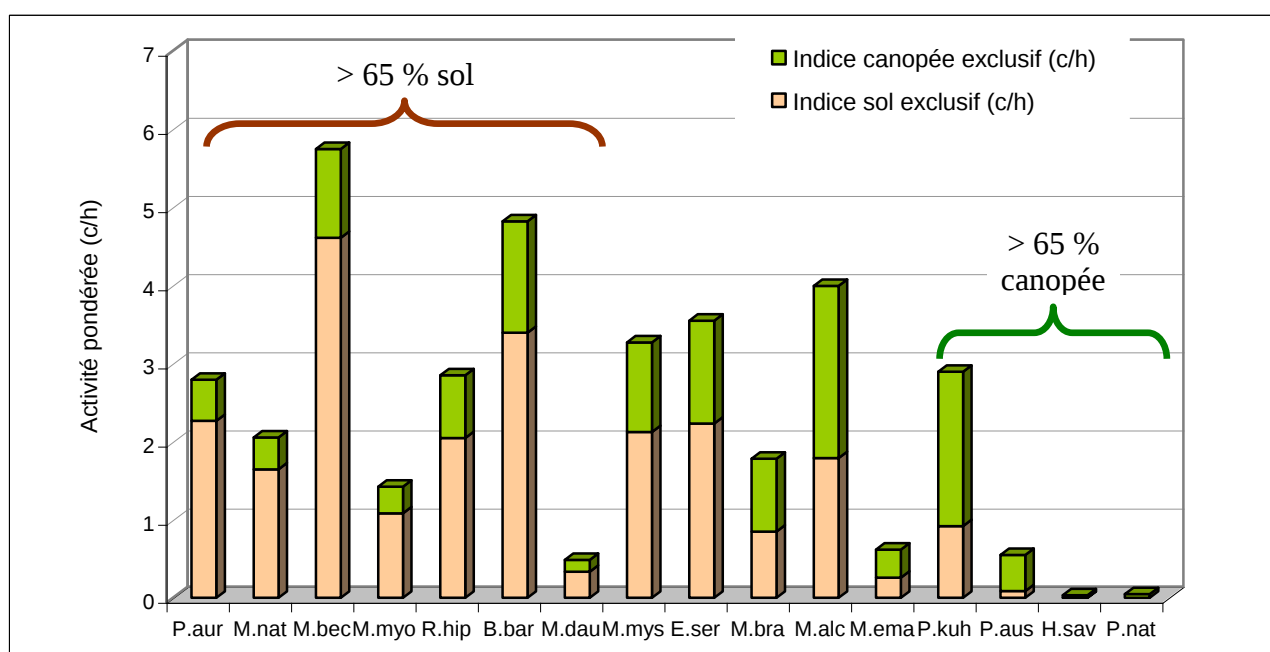


Figure 4 : Proportion de l'activité pondérée près du sol versus en canopée pour les espèces ayant fourni des résultats quantitativement suffisants (hors espèces de haut vol et *P. pipistrellus*, aux valeurs trop élevées).

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

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

le cadre de cette étude, l'examen des séquences redondantes montre une configuration inversée selon l'emplacement du microphone : depuis le sol le type A est le plus intense, alors que depuis la canopée c'est très souvent le type B qui est le plus intense. Ceci est lié au fait que le type A est émis par la bouche vers le bas et le type B par les narines vers le haut (SEIBERT *et al.*, 2015) ; c'est l'angle de directionalité (environ 90°) qui génère la différence d'intensité. C'est ainsi que chaque contact de Barbastelle obtenu en canopée nous permet de savoir si l'individu se situe au-dessus du microphone (type A plus intense), donc exploite la lisière horizontale au-dessus des frondaisons comme cela a été suggéré par SIERRO & ARLETTAZ (1997), ou évolue en dessous (type B plus intense). Les 1048,9 contacts pondérés (617 contacts bruts) enregistrés en hauteur proviennent seulement pour 21,6 % du dessus de la canopée ; si l'on prend également en compte les 2238,9 contacts pondérés non redondants enregistrés depuis le sol, la Barbastelle en forêt chasse à 92,7 % dans l'espace intra forestier. Il est intéressant, bien que non élucidé, de préciser que cette proportion de contacts en canopée avec type A plus intense est restée sans variation notable aux alentours de 10 % de 2014 à 2019 ; cette proportion est passée à 84,5 % sur les sites à Barbastelle inventoriés en 2020 (Tranloup, Maisonniaux et Vieille Eglise), sites qui avaient pourtant été inventoriés les années précédentes avec une proportion conforme à la moyenne de 10 %. L'hypothèse de l'exploitation inhabituelle d'une espèce de lépidoptère fréquentant la strate au-dessus de la canopée, et exceptionnellement abondante en 2020, impliquerait que cette espèce soit multivoltine étant donné l'étalement de nos observations (9 dates entre le 29 mai et le 7 août). La seule année 2020, atypique, a donc porté la proportion de barbastelles contactées en canopée, et volant au-dessus de celle-ci, de 10 à 21,6 %.

c. Variabilité stationnelle :

Les tendances générales présentées figure 4 et dans le tableau 7, peuvent être logiquement soumises à des variations locales, notamment en lien avec la structuration du milieu forestier, ou un comportement ponctuel particulier. La station d'écoute étant la plus petite unité spatiale d'échantillonnage acoustique (BARATAUD, 2020), l'activité pondérée à l'échelle de la station (canopée *versus* sol) a été calculée pour les espèces montrant des tendances de spécialisation sur l'une ou l'autre des strates. Les **Figures 5 à 10** montrent la variation inter stationnelle pour ces espèces.

Selon nos résultats de densité d'utilisation à l'échelle régionale, *P. austriacus* a été entendu en canopée sur 12 stations, contre 9 au sol ; son activité pondérée est de 2,64 c/h en canopée, contre 0,54 c/h au sol. *P. auritus* a été entendu en canopée sur 16 stations, contre 48 au sol ; son activité pondérée est de 1,73 c/h en canopée contre 5 c/h au sol. La **Figure 5**, exprimant l'activité à l'échelle de la station, apporte la confirmation d'une préférence de *P. austriacus* pour la canopée. La variabilité est plus forte pour *P. auritus*.

Ainsi, lorsque *P. auritus* et *P. austriacus* se retrouvent en milieu forestier, il semble qu'elles se partagent l'espace vertical, *P. auritus* étant près du sol et *P. austriacus* en canopée. Cette répartition pourrait éviter la compétition en conditions syntopiques. En effet, *P. auritus* et *P. austriacus* sont des espèces proches et sympatriques, dont la séparation des niches écologiques n'apparaît pas clairement malgré des études approfondies de radio pistage et de régime alimentaire (MOTTE, 2011). *P. auritus* semble cependant plus éclectique sur le plan trophique, avec des proies glanées sur le substrat surtout présentes dans la strate basse (Dictyoptères, Dermaptères, Arachnides et Chilopodes). *P. austriacus* affiche une spécialisation plus forte sur les lépidoptères et les coléoptères (BECK,

1995 ; BOHNENSTENGEL, 2006 ; MOTTE, 2011 ; SHIEL *et al.*, 1991 ; VAUGHAN, 1997). Lors d'inventaires acoustiques dans tous les types d'habitats, *P. austriacus* est plus fréquemment contacté en milieu ouvert (prairies hautes) que *P. auritus* (Barataud, non publié).

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

- une spécialisation alimentaire active chez *P. austriacus*, avec une recherche ciblée des lépidoptères et petits coléoptères capturés en poursuite. En effet cet Oreillard utilise souvent en forêt, et toujours en prairie, des signaux longs sur de basses fréquences (et à faible largeur de bande, critère probable de discrétion vis-à-vis des papillons tympanés ; BARATAUD, 2020), peu adaptés à la chasse par glanage de proies posées sur un substrat. La localisation précise des proies en vol serait effectuée principalement par écoute passive (ces deux taxons sont bruyants en vol, et les phases sonar d'approche et de capture – déclencheuses de stimulus de fuite chez les papillons tympanés – sont très rarement entendues chez l'Oreillard gris quel que soit l'habitat fréquenté). Les interfaces horizontales au-dessus de la canopée et des prairies hautes seraient ses écotones de prédilection pour optimiser la probabilité de rencontre avec ses proies et sa facilité à les capturer ;
- une spécialisation alimentaire plus passive chez *P. auritus*, avec une tendance marquée au glanage de proies plus diversifiées, aptères ou au repos sur un substrat. Ainsi chez *P. auritus*, si une préférence pour la strate basse semble réelle, le glanage des proies dans le feuillage de la canopée est ponctuellement pratiqué, comme l'indiquent nos relevés acoustiques du 24 mai 2017 à Grand Bois (105 contacts pondérés en canopée lors d'une période de forte abondance de chenilles défoliatrices, avec des FM courtes indicatrices de chasse dans le feuillage) et nos observations antérieures réalisées sur des individus marqués (BARATAUD, 1990) ;
- en forêt, les deux Oreillards semblent donc se partager l'espace au moins autant que les ressources : *P. austriacus* en lisière horizontale juste au-dessus des frondaisons (chasse en poursuite majoritaire), et *P. auritus* en sous-bois principalement dans la strate basse (chasse par glanage majoritaire).

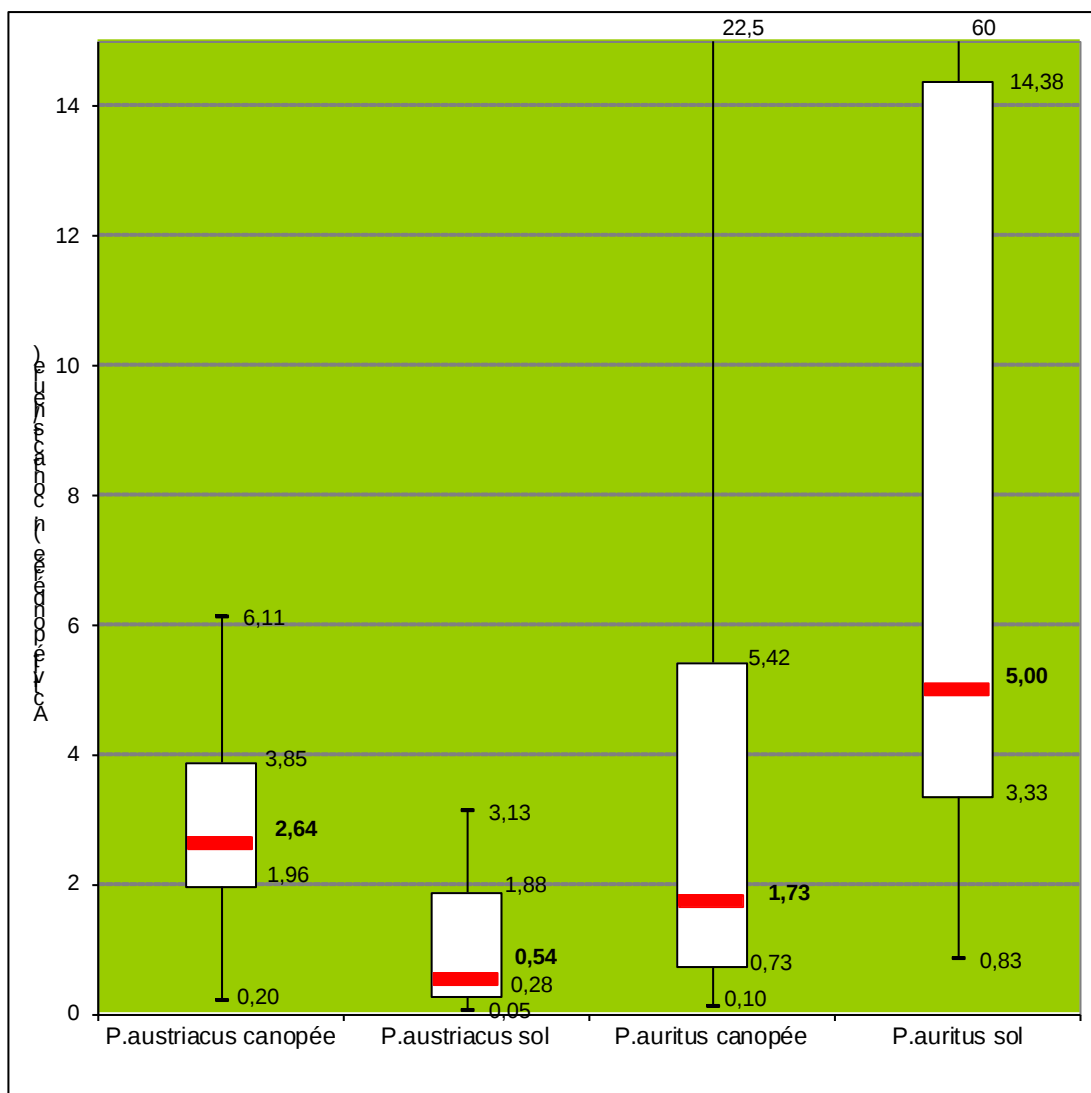


Figure 5 : étalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité de *P. austriacus* et *P. auritus*, calculés pour les stations en canopée (respectivement 12 et 16) et au sol (respectivement 9 et 48).

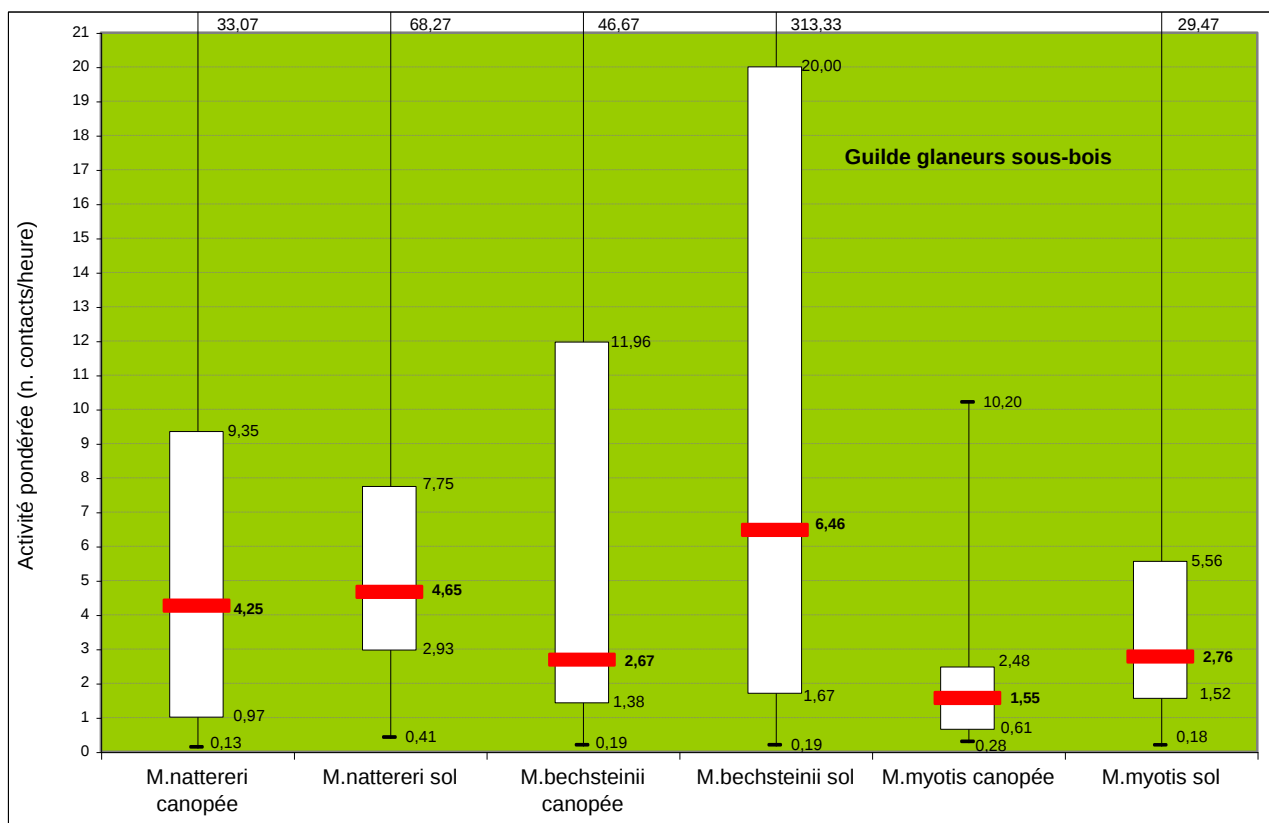


Figure 6 : étalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité de *M. nattereri*, *M. bechsteinii* et *M. myotis*, calculés pour les stations en canopée (respectivement 12, 29 et 26) et au sol (respectivement 43, 44 et 50).

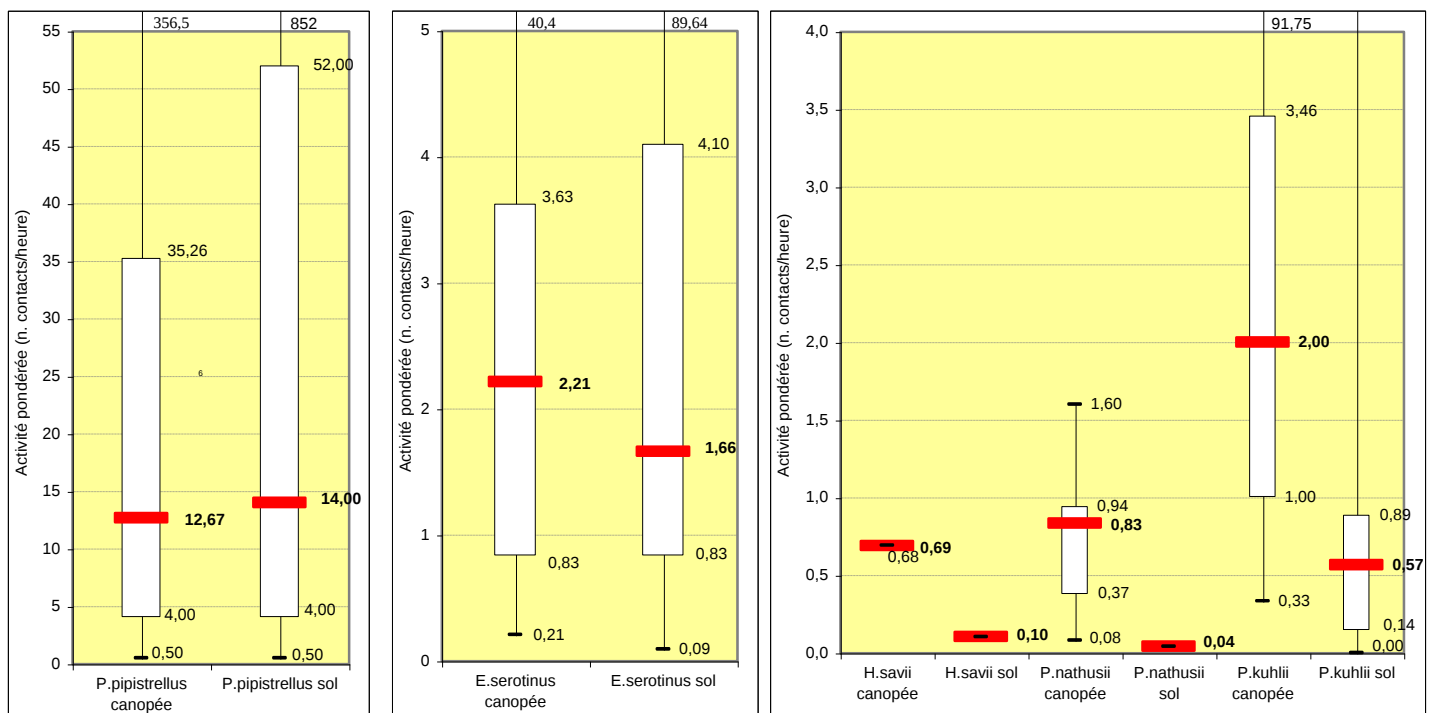
Pour trois espèces du genre *Myotis* considérées comme glaneuses, dont l'activité à l'échelle stationnelle est détaillée dans la **Figure 6**, on observe un recouvrement des valeurs entre l'activité au sol et celle en canopée.

C'est particulièrement le cas pour *M. nattereri*. Alors que l'activité à l'échelle de tous les sites indiquait pour cette espèce une utilisation de la strate forestière basse à 80 %, confortée par son occurrence sur les stations (12 en canopée contre 43 au sol), l'activité à l'échelle de la station montre des médianes quasi similaires. *M. nattereri*, espèce assez discrète acoustiquement et ne chassant pas en groupe, ne donne généralement que peu de contacts ; mais parfois (sur les 43 stations où il a été contacté au sol, 10 ont une activité supérieure à 10 contacts par heure, 6 dépassant les 20 c/h et 2 atteignant 46 et 68,27 c/h) son activité est intense sur un lieu précis donnant des valeurs très élevées, ce qui conforte un modèle d'activité de chasse sur son territoire par petites zones exploitées intensivement à un moment donné. Cette stratégie a par ailleurs été observée antérieurement sur des individus marqués (BARATAUD, 1992). *M. nattereri* dispose d'un sonar très spécialisé (SIEMERS & SCHNITZLER, 2000), avec ses signaux (claquement final à basse fréquence terminale) à très large bande de fréquences (jusqu'à 162 kHz en 2 à 4 ms, un record pour un chiroptère européen), émis à une récurrence jusqu'à 30 par seconde lorsqu'il sonde un substrat, utilisés dans tous les habitats en forêt comme en prairie (BARATAUD *et al.*, 2014). Sur la plupart d'entre elles, son caractère de glaneur très performant permet à *M. nattereri* d'accéder à toutes les strates de la litière du sol aux frondaisons, induisant probablement un excellent rapport entre proies disponibles et proies accessibles. S'il sait sûrement profiter d'abondances ponctuelles de proies où qu'elles se situent, il est possible que ce soit la strate basse, plus humide et diversifiée en types de végétation vivante ou

morte, qui soit la plus productive et donc la plus prospectée en moyenne. Par ailleurs, nos relevés en forêts jeune *versus* ancienne, différemment structurées, suggèrent que la forte capacité d'accéder aux proies disponibles du Murin de Natterer lui permet d'être plus présent que les autres espèces en habitat sous optimal comme la forêt jeune, le désavantage étant compensé par la faible compétition (BARATAUD *et al.*, 2019).

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

Les résultats pour *M. myotis* viennent nuancer les connaissances antérieures. Considéré majoritairement, en forêt, comme un glaneur du sol à la recherche des Carabidés de grande taille (ARLETTAZ & PERRIN, 1995), il est étonnant, même si la proportion est plus faible, de constater une activité en canopée non négligeable. Ceci montre une plasticité comportementale à mettre en lien avec sa variabilité acoustique, certains signaux sonar hautes fréquences ou à claquement final le rendant apte à évoluer en contact étroit avec le feuillage arboré. Ainsi, lors des 3 heures d'écoute en canopée le 24 mai 2017 (période de forte abondance de chenilles défoliatrices) à Grand Bois, une forte activité (47,5 contacts pondérés) a été relevée.



Figures 7 (à gauche), **8** (au centre) et **9** (à droite) : étalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité des espèces de lisière : *P. pipistrellus*, *E. serotinus*, *H. savii*, *P. nathusii* et *P. kuhlii*, calculés pour les stations en canopée (respectivement 103, 60, 2, 7 et 55) et au sol (respectivement 105, 58, 1, 1 et 33).

Les **Figures 7 à 9** montrent l'étalement des valeurs d'activité sol *versus* canopée par stations pour la guildes des espèces de lisière (*P. pipistrellus*, *E. serotinus*, *P. kuhlii*, *P. nathusii* et *H. savii*).

P. pipistrellus confirme son ubiquité y compris en milieu intra forestier, où l'activité peut être forte en sous-bois dense (notamment au crépuscule) comme en canopée (notamment en futaie irrégulière avec des frondaisons en nappe cloquée). La légère préférence pour la strate basse constatée à l'échelle régionale, s'explique certainement par des records d'activité sur quelques sites en contexte de fond de vallon (Vieille Eglise, gorges du Thaurion, Augerolles, Le Mas, La Chapelle St-Pardoux...).

E. serotinus montre un schéma similaire, ce qui est étonnant pour une grande espèce moins manoeuvrable : son activité en sous-bois près du sol est beaucoup plus forte que la valeur attendue.

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

P. nathusii est assez rare en Limousin, et *H. savii* y est localisée aux zones rupestres de l'est du sud de la Corrèze. C'est ce qui explique le nombre de contacts assez faible pour ces deux espèces. Les tendances esquissées par la **Figure 9** sont très marquées : ces deux espèces au vol plus puissant que les autres Pipistrelles ne semblent pas pénétrer en sous-bois, et restent confinées aux lisières horizontales et verticales. Ces données confortent nos relevés antérieurs (BARATAUD *et al.*, 2013).

Le cas de *R. hipposideros* mérite une attention particulière (**Tableau 7** ; **Figure 10**). La densité d'utilisation tous sites confondus le donne plus actif au sol (de fait il y cumule 2,5 fois plus de contacts qu'en canopée), où il est plus souvent contacté (21 stations contre 13 au sol). Mais la ventilation des indices par stations indique une utilisation des deux strates à peu près équivalente. La raison tient sans doute à la très forte discrétion acoustique de cette espèce, associée à un mode de chasse particulier qui peut restituer soit de rares contacts furtifs (lors des déplacements de transit par exemple), soit des séries continues lors de l'exploration assidue d'un faible volume (par exemple à Maisonniaud : 250 contacts pondérés en canopée en 3 heures le 06 août 2017 et 400 contacts au sol en 3 heures le 20 mai 2020). Ce caractère aléatoire rend toute interprétation fine difficile ; rien n'indique une spécialisation marquée sur une strate particulière, à l'image de nos observations ponctuelles d'individus marqués qui transitaient verticalement lors des chasses en groupes, du sol à la canopée (BARATAUD, 1992).

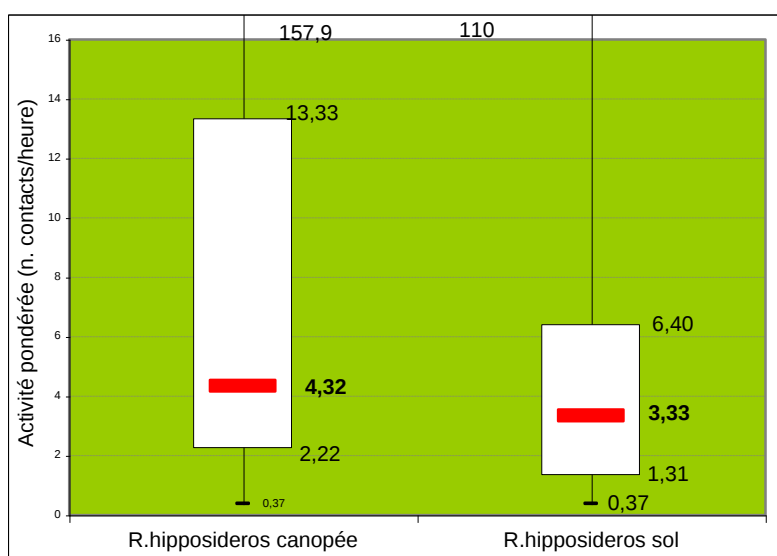


Figure 10 : étalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité de *R. hipposideros*, calculés pour les stations en canopée (n = 13) et au sol (n = 21).

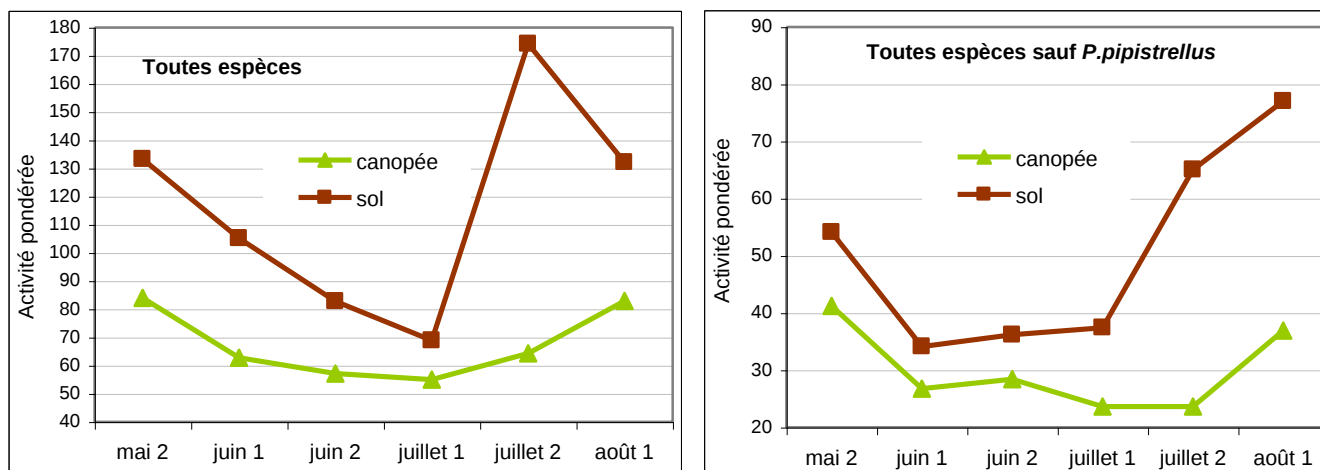
d. Variabilité saisonnière :

Les relevés acoustiques ont été étalés de façon quasi homogène (**Tableau 8**) entre le 15 mai et le 15 août, certains sites ayant fait l'objet d'écoutes répétées chaque quinzaine. Une comparaison de l'activité tout au long de la saison est donc possible pour chacune des deux strates.

Tableau 8 : pression d'écoute (cumulée sol + canopée) chaque quinzaine entre le 15 mai et le 15 août, de 2014 à 2020.

Mois	quinzaine	N. heures total réalisées
Mai	2 ^e	113,0
Juin	1 ^{ère}	113,5
	2 ^e	116,0
Juillet	1 ^{ère}	109,0
	2 ^e	104,0
Août	1 ^{ère}	104,7

L'activité pondérée, tous sites et toutes espèces confondus, est plus forte au sol quelle que soit la période (**Figure 11a**). La phénologie montre un déclin de mi mai à mi juin (il se poursuit de façon régulière jusqu'à mi juillet pour *P. pipistrellus*), qui pourrait s'expliquer par un transfert de l'activité de chasse vers des habitats différents pour une partie des espèces. Il est probable que les boisements riverains de cours d'eau et plans d'eau, plus frais et moins productifs en insectes au début du printemps, deviennent en cours de saison de chasse des habitats privilégiés. L'influence de *P. pipistrellus*, pesant lourd dans les résultats avec 57,8 % de l'activité totale, ne suffit pas à expliquer ce phénomène (**Figure 11b**) ; seuls *B. barbastellus*, *Plecotus* spp., *M. emarginatus* et *M. nattereri* ne montrent pas cette tendance (voir **figures en annexe**). La remontée de l'activité globale à partir de mi juillet est certainement liée à l'arrivée sur les terrains de chasse des cohortes de juvéniles.



Figures 11a (à gauche) et 11b (à droite) : Variation de l'activité de chasse (toutes espèces confondues et sans la Pipistrelle commune) près du sol *versus* en canopée en fonction de la quinzaine (numérotée 1 et 2) de chaque mois d'inventaire, entre le 15 mai et le 15 août.

Plusieurs espèces (*M. alcathoe*, *M. emarginatus*, *M. brandtii*, *P. kuhlii*, *E. serotinus*) montrent une tendance saisonnière qui s'inverse entre canopée majoritaire en mai et sol majoritaire à partir de juillet (voir figures en annexe). Plusieurs interprétations dont aucune n'exclut l'autre, sont proposées :

- en mai, le feuillage nouveau, exempt de tanins astringents pendant une courte période, est une ressource alimentaire pour les chenilles défoliatrices ; celles-ci sont vulnérables à la prédation lorsqu'elles se laissent pendre à un fil de soie pour se déplacer latéralement ou verticalement vers le sol pour leur nymphose. Nous avons constaté lors de la dernière semaine de mai 2017 sur plusieurs sites une très forte abondance de chenilles de type tordeuses, et corrélativement une activité de chasse en canopée qui réunissait de façon exceptionnelle plusieurs espèces quelle que soit leur guild, des chasseurs de haut vol comme *N. lasiopterus* (qui évoluait dans la feuillure avec des signaux FM), aux glaneurs du sol comme *P. auritus* et *M. myotis* (pour lequel ARLETTAZ & PERRIN (1995) ont déjà constaté dans son régime alimentaire une proportion de 30 % de chenilles au printemps) en passant par les espèces de lisière comme *P. pipistrellus* et *E. serotinus*. Les espèces non adaptées à ce micro habitat encombré ont cessé ce comportement opportuniste début juin, sans doute en lien avec le tarissement de cette ressource ;
- à partir de début juillet, la Grande sauterelle verte *Tettigonia viridissima* chante en forêt, occupant uniquement les lisières, dont celle, horizontale, de la canopée. Cette espèce produit des stridulations très intenses, en continu sur de longues périodes ; la fréquence du fondamental est sur 11,2 kHz mais les harmoniques restent intenses jusque vers 126 kHz. Nous avons, sur plusieurs sites (Terriou, Le Vaysse, Maisonniaux, Chapelle St-Pardoux 2, Marque, Drouille, etc.), constaté que les mâles chanteurs forment des chœurs, en îlots plus ou moins espacés selon les contextes. Au sein de ces chœurs, l'intensité forte des chants sature en permanence le milieu sonore, rendant les écoutes en canopée douloureuses (mais assez fiables cependant pour capter les chiroptères : des contacts même discrets restent audibles dans le bruit de fond). Au sol ce parasitage est négligeable, les chants étant plus lointains

(sauf si la station est en bordure d'une trouée attirant des sauterelles : les contacts de chiroptères sont alors nuls ou faibles, comme à La Sagne le 5 juillet 2017). A cette période, tous nos relevés montrent : 1) une proportion d'activité entre sol et canopée conforme à la moyenne sur les quelques stations (Chapelle St-Pardoux 1, Tranloup, Blanchefort, La Sagne) où *T. viridissima* en canopée est absente ou lointaine ; 2) une activité très faible à nulle sur les stations en canopée saturées par les chants de *T. viridissima*. La prédation par les chiroptères est reconnue comme une pression de sélection sur les émissions acoustiques des ensifères, de la sensibilité auditive aux signaux sonar entraînant l'arrêt du chant, à l'utilisation d'une discrète trémulation sur le substrat (BAILEY, 1991). En forêt néotropicale, les sauterelles ont un taux temporel d'émission (duty cycle) inférieur à 3 %, contrairement aux espèces de milieux ouverts. Cette dispersion de courtes phrases sonores espacées par de longs silences rendraient les chanteurs moins facilement localisables par les chiroptères (GERHARDT & HUBER, 2002 ; p. 381). Cette tendance est vraie pour plusieurs espèces européennes (*Barbitistes serricauda*, *Leptophyes punctatissima*, *Pholidoptera griseoptera*, etc.), mais pas pour *T. viridissima* qui émet au contraire des longues strophes de plusieurs minutes. Cette dernière espèce n'est pas connue pour former des chorus en milieux semi ouverts ; de plus, les femelles de Grande sauterelle verte sont moins attirées par les mâles lorsque ces derniers sont regroupés (ARAK *et al.*, 1990). Or nos observations montrent que *T. viridissima* forme des chorus en canopée, alors que cette stratégie est défavorable pour l'attractivité intersexes. Notre hypothèse est que *T. viridissima* aurait développé, en plus d'une réaction individuelle en vol face à l'approche d'un chiroptère en chasse (SCHULZE & SCHUL, 2001), une stratégie de groupe anti prédation, par la formation de chorus chez les mâles chanteurs. Ce type d'habitat occasionne certainement un risque de prédation plus élevé, lié à la densité de chauves-souris glaneuses. Les mâles provoquent ainsi une saturation du milieu sonore (par l'intensité cumulée et la largeur du spectre fréquentiel) gênant l'interprétation des échos des signaux sonar des chiroptères prédateurs. A cette période, l'activité des chiroptères pourrait être, de ce fait, réduite en canopée sur les sites de chorus ;

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

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

e. Strates, structures forestières et guildes :

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

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

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

Tableau 9 : indices d'activité pondérés (n. c/h) obtenus en sous-bois de forêt feuillue pour les espèces réunies en guildes, selon la structure forestière et la strate de vol.

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

La guildes de lisière, au vol moins manœuvrable, chasse principalement en futaie irrégulière et en taillis sous futaie peu dense ; la proportion de chasse en canopée est faible dans ce dernier type. La guildes de sous-bois, spécialiste des milieux denses en végétation, a des niveaux d'activité toujours inférieurs à celle des espèces de lisière : elle est composée d'espèces qui, bien que plus nombreuses, sont plus spécialisées avec des niveaux de population certainement plus faibles. La guildes de sous-bois peut se scinder en deux groupes : les espèces très manœuvrables capables de glaner leurs proies sur le substrat (*Plecotus auritus*, *Myotis nattereri*, *M. bechsteinii*, *M. emarginatus*, *M. myotis*) et les autres espèces capturant leurs proies en poursuite ; ces deux groupes sont supposés occuper des niches écologiques distinctes. La futaie irrégulière est la structure forestière de prédilection pour la guildes de sous-bois, tant pour les glaneurs que les chasseurs en poursuite, dont l'activité en canopée représente un tiers de l'activité totale. Selon ces résultats, le taillis sous futaie génère une activité forte dans sa canopée ; cela peut s'expliquer par sa nature disruptive en « nappe cloquée », les arbres émergents de futaie (où sont positionnés les microphones) concentrant l'activité des chiroptères à l'intérieur d'un feuillage moins dense et plus étalé verticalement que celui du taillis. La guildes de lisière ne semble pas, par contre, exploiter particulièrement l'interface de cette canopée cloquée,

alors qu'elle le fait pour la futaie régulière, dont le feuillage est peu recherché par la guildes de sous-bois.

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

Tableau 10 : indices d'activité pondérés (n. c/h) et pourcentage de l'activité en canopée, pour trois espèces liées aux milieux riverains intra forestiers.

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

Parmi les espèces de sous-bois, trois sont fréquemment contactées à proximité des milieux riverains intra forestiers : *M. alcaethoe*, *M. mystacinus* et *M. brandtii*. Une analyse séparée confirme cette préférence, qui semble encore plus forte chez *M. alcaethoe* (**Tableau 10**) ; lorsque ce dernier s'éloigne de l'eau, son activité en canopée devient très élevée, ce qui peut révéler une double tendance : la recherche de proies évoluant juste au-dessus des ruisseaux et flaques, et celles évoluant en canopée en forêt plus sèche ; ainsi pour cette espèce, l'absence de spécialisation pour une strate particulière, qui ressort de l'exploitation globale tous sites confondus, trouve ici une nuance importante : *M. alcaethoe* passe une majorité de son temps en canopée en dehors des zones humides en sous-bois, mais son attirance pour ces dernières, qui génèrent une quantité très importante de contacts de chasse plus près du sol, atténue l'expression de cette préférence. *M. mystacinus* montre la même tendance, mais de façon moins marquée. *M. brandtii*, s'il recherche aussi les endroits humides en forêt, partage son activité entre sol et canopée quel que soit le contexte.

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

Conclusion

L'activité de chasse des chiroptères dans les forêts feuillues collinaires (190 à 910 m d'altitude) de type chênaie-hêtraie de la région Limousin, est légèrement dominante pour les relevés acoustiques au sol, les relevés en canopée (20 ± 3 m de hauteur) ne concentrant que 37 % de l'activité totale ; ces résultats sont sensiblement différents de ceux de GRANDJEAN (2011) qui, dans les forêts feuillues, mixtes et résineuses de Suisse, a relevé des taux d'activité (toutes espèces de chiroptères confondues) de 33 %, 43 % et 24 % respectivement sur les trois strates étudiées : 3 m, 15 m et 25 m.

Nos résultats confirment que plusieurs espèces de lisières n'exploitent le milieu forestier que sur ses bordures verticales et horizontales, à l'exception d'*E. serotinus* et *P. pipistrellus* qui pénètrent le sous-bois (en futaie irrégulière) pour y chasser.

Les espèces de haut vol restent au-dessus de la canopée, mais n'hésitent pas à chasser dans le feuillage des frondaisons lorsqu'une ressource alimentaire intéressante (chenilles printanières par exemple) y abonde ponctuellement.

Pour plusieurs espèces de sous-bois liées à la végétation, qu'elles soient glaneuses (*M. nattereri*, *M. bechsteinii*, *M. emarginatus*, *P. auritus*) ou chasseuses en poursuite (*M. alcaethoe*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *R. hipposideros*, *B. barbastellus*), il est probable que lorsqu'une préférence pour une strate donnée s'exprime à l'échelle globale, elle résulte plus d'un comportement opportuniste des individus (abondance variable des proies selon la structuration du milieu forestier et/ou de la saison) que d'une véritable spécialisation écologique de l'espèce. Ainsi, dans certains cas, une compétition ponctuelle peut répartir quelques espèces dans des strates différenciées, ou une ressource alimentaire abondante faire converger plusieurs espèces vers une strate unique. Mais le milieu forestier tempéré de type chênaie-hêtraie à caractère subnaturel (la plupart de nos stations d'écoute bénéficie d'une gestion sylvicole non intensive), ne semble pas avoir généré de spécialisation stricte dans la stratification de l'activité de chasse des chiroptères, au sein de l'espace intra forestier ; la structuration de ce dernier a cependant des implications sur les guildes d'espèces de chiroptères (BARATAUD *et al.*, 2019). Les exceptions sont *P. auritus* et *P. austriacus* d'une part, et *M. alcaethoe* et *M. mystacinus* d'autre part, où une ségrégation de niche écologique se serait formée sous pression de la compétition interspécifique.

Il découle des résultats de cette étude, une somme d'informations sur le comportement de chasse des espèces, s'appuyant sur des valeurs quantitatives (répartition des contacts en fonction des variables forestières), mais aussi sur des observations moins formelles (caractéristiques de structure et de rythme des signaux sonar, croisées avec les contextes d'habitats), dont la répétition augmente la probabilité de se démarquer du simple hasard. Cet ensemble permet de tracer les éléments suivants.

La guilde de haut vol :

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

printemps 2017 le laissent supposer au moins pour *N. lasiopterus* (qui est pourtant l'espèce à la plus lourde charge alaire, donc la moins manœuvrable de cette guilde).

La guilde de lisière :

- ❖ *H. savii* est certainement la plus aérienne de cette guilde, mais il semble qu'une bonne part de son temps de chasse s'exerce à proximité des lisières arborées verticales et horizontales ; elle ne pénètre pas en milieu forestier dense mais peut adopter un parcours de vol qui épouse les contours de la canopée ;
- ❖ *P. nathusii* ne semble pas chasser en milieu aérien ; elle se tient le plus souvent à quelques mètres des lisières arborées ; la canopée semble être pour cette espèce une interface horizontale qui augmente considérablement la surface de ses terrains de chasse jusque-là connus : les lisières verticales des bordures forestières, souvent à proximité de l'eau (DIETZ *et al.*, 2009) ;
- ❖ *P. kuhlii* est connue pour son adaptabilité aux milieux anthropisés : paysages ouverts par l'Homme et contextes urbains (DIETZ *et al.*, 2009). Son activité de chasse en forêt est peu renseignée. Nos résultats montrent qu'elle n'est pas absente de cet habitat mais qu'elle ne pénètre que très ponctuellement en sous-bois (à la faveur d'une mare forestière par exemple) ; son activité de chasse se concentre surtout sur l'interface horizontale de la canopée, dont elle explore les contours à proximité du feuillage ;
- ❖ *E. serotinus* est certes une espèce de lisière, mais nos résultats viennent fortement nuancer sa réputation d'espèce non forestière (DIETZ *et al.*, 2009). En effet, dans les chênaies-hêtraies collinaires limousines, une majorité (63 %) des contacts acoustiques sont recueillis depuis le sol, et 70 % d'entre eux ont une structure en fréquence modulée (FM) indiquant une chasse active en sous-bois ;
- ❖ *P. pipistrellus* est l'espèce la plus ubiquiste de la chiroptérofaune européenne. Son statut d'espèce de lisière (justifié par sa forte activité le long des haies et lisières verticales sur milieux ouverts) peut être étendu à l'exploitation de l'interface horizontale au-dessus de la canopée. Mais son activité en sous-bois dense est forte, et s'exerce même plus souvent dans les strates inférieures. Lorsque *P. pipistrellus* et *P. kuhlii* se retrouvent en syntopie, nous avons constaté un évitement spatiotemporel : sur une même station elles ne chassent pas ensemble en canopée au même moment, et la première se cantonne en sous-bois lorsque la seconde chasse en canopée.

La guilde de sous-bois :

- ❖ *P. austriacus* et *P. auritus*, selon nos résultats, montrent de façon inédite une ségrégation de niche dans l'espace forestier. Le premier serait plus proche de la guilde des chasseurs en poursuite (proies bruyantes en vol – lépidoptères et coléoptères – approchés par écoute passive) liés à la lisière horizontale au-dessus de la canopée, alors que le second est majoritairement un glaneur de sous-bois. Ces deux espèces proches, sympatriques, à la morphologie semblable, sont théoriquement en compétition ; seules les émissions sonar auraient évolué en lien avec les proies capturées et les habitats fréquentés : plus ouverts (prairies, haut de canopée) chez *P. austriacus* et plus intra forestiers chez *P. auritus* ;
- ❖ *B. barbastellus* fréquente très majoritairement la strate du sous-bois, et ne fréquente la canopée qu'en restant au sein des branchages, plus rarement (et ponctuellement sans doute

pour exploiter un type de proie particulier) en lisière horizontale au-dessus des frondaisons. Nos nombreux enregistrements simultanés depuis le sol et depuis la canopée, d'un même individu, confirment que la différence d'intensité entre les signaux sonar alternés est liée à leur directionnalité divergente ;

- ❖ *M. nattereri* est un glaneur actif dans toutes les strates forestières ; ses signaux sonar très performants lui permettent d'accéder à des proies discrètes et le rendent capable d'exploiter des habitats moins rentables pour ses concurrents (comme les futaies régulières jeunes) ; ainsi sa niche alimentaire est certainement l'une des plus diversifiées parmi les chiroptères européens ;
- ❖ *M. bechsteinii* est également un glaneur, mais chasse aussi en poursuite comme le démontre de nombreuses séquences avec des phases d'approche et de capture caractéristiques ; cette dernière technique s'exerce surtout près du sol (où son activité est dominante), alors que le glanage est probablement plus fréquent dans les frondaisons ;
- ❖ *M. emarginatus* est un glaneur d'araignées et de diptères cyclorraphes (BAUEROVA, 1986 ; BECK, 1995), arthropodes bien répartis dans toutes les strates de végétation forestière. Nos résultats montrent donc avec une certaine logique une activité globale presque équivalente entre sol et canopée. La répartition saisonnière le donne plus actif en canopée au printemps jusqu'à mi juillet (période où le feuillage arboré est sans doute plus productif en arthropodes), puis la tendance s'inverse au moment des chaleurs estivales (sur la période 2014-2020, quatre années ont connu des sécheresses estivales en Limousin : 2016, 2018, 2019, 2020) ;
- ❖ *M. myotis* est en milieu forestier principalement un glaneur de gros Carabes (ARLETTAZ & PERRIN, 1995), ce qui – à l'exception des rares espèces arboricoles du genre *Calosoma* – l'amène le plus souvent à explorer le sol d'un vol lent, ses signaux sonar lui servant surtout à localiser les obstacles à contourner. Ce comportement a en effet été très fréquemment capté par le micro au sol. Mais son activité en canopée n'est pas nulle et s'exerce avec une pression similaire de mai à août, étant même équivalente à celle relevée au sol de mi mai à fin juin (voir Annexe) ;
- ❖ *M. alcathoe* aurait, selon nos résultats, deux types de spécialisation. La première se traduit par une attirance forte pour les milieux humides en forêt (ruisseaux, suintements, flaques) qui retiennent 95 % de son activité de chasseur en poursuite ; c'est à l'aplomb de ces habitats qu'il descend chasser au sol à part égale avec la canopée. Mais cette dernière concentre 80 % de son activité hors zones humides, ce qui pourrait indiquer une autre spécialisation, peut-être sous pression de la compétition avec *M. mystacinus* (voir plus haut). Ce dernier, un peu plus grand donc moins manœuvrable, pourrait être moins à l'aise que *M. alcathoe* dans le feuillage dense ; par ailleurs, *M. alcathoe* est plus actif en forêt au printemps qu'en été, alors que la tendance est inverse chez *M. mystacinus* (voir Annexe) ;
- ❖ *M. mystacinus* montre la même tendance – moins prononcée toutefois – que *M. alcathoe* : il se retrouve le plus souvent près du sol en zone humide, et partage son activité entre strates hautes et basses ailleurs en forêt ;
- ❖ *M. brandtii* est attiré aussi par les milieux forestiers riverains, mais il semble plus plastique que les deux précédents ; son activité se partage entre strates haute et basse quel que soit le contexte ;

- ❖ *M. daubentonii* est peu contacté en milieu forestier, qui n'est sans doute utilisé que de façon complémentaire, souvent aux abords des ruisseaux en sous-bois dont le lit est trop étroit et le cours trop torrentueux pour pratiquer son vol rasant spécialisé au-dessus des surfaces calmes ; il montre une préférence pour la strate basse (94 %) en bordure des zones humides, alors que son activité est équivalente entre strates à plus de 30 mètres de celles-ci ;
- ❖ *R. hipposideros* a un sonar très discret (faible intensité, forte directionnalité), ce qui ne facilite pas sa mise en évidence au détecteur d'ultrasons, ni l'interprétation de la forte variabilité du nombre de contacts entre stations. Il semble néanmoins qu'il ne soit pas lié à une strate particulière en forêt. Ce chasseur en poursuite à la manoeuvrabilité excellente est à l'aise dans le feuillage dense, et nos relevés indiquent qu'il préfère très nettement (96 %) les peuplements richement stratifiés. La surface cumulée de feuillage et sa bonne répartition dans toutes les strates, seraient donc des critères positifs pour cette espèce.

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

Remerciements

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

Nous remercions aussi chaleureusement les propriétaires des parcelles étudiées, et les professionnels de la forêt qui nous ont communiqué des informations sur plusieurs sites, notamment Hans Kreusler (technicien forestier indépendant, référent « futaie irrégulière » du CRPF), qui a été un compagnon précieux durant tout le programme. Merci aussi à Jérôme Yvernault, agent de l'Office Français pour la Biodiversité, qui nous a indiqué les sites de Grande Cazine (Noth) et de la forêt de Drouille (Dontreix). Merci enfin au Conservatoire des Espaces Naturels de Nouvelle Aquitaine, qui œuvre en Limousin depuis plus de 20 ans pour mettre à l'abri des coupes rases quelques-unes de nos dernières forêts matures subnaturelles.

Enfin, merci à Gabriel Metegnier et Perrine Mandon pour leur relecture attentive du manuscrit, amélioré grâce à leurs nombreuses remarques pertinentes.

Bibliographie

- ARAK, A., T. ERIKSSON & T. RADESÄTER. 1990. The adaptive significance of acoustic spacing in male bushcrickets *Tettigonia viridissima*: a perturbation experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 1–7.
- ARLETTAZ, R. & N. PERRIN. 1995. The trophic niches of sympatric sibling *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: do mouse-eared bats select prey? In: Racey, P.A. & S. Swift. (Eds): *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats. Symp. zool. Soc. Lond.* 67 : 361-376.
- BAILEY, W.J. 1991. *Acoustic behaviour of insects*. Chapman and Hall Eds. 225 p.
- BARATAUD, M. 1990. Eléments sur le comportement alimentaire des Oreillards brun et gris *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) et *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829). *Le Rhinolophe* 7 : 3-10. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M. 1992. L'activité crépusculaire et nocturne de 18 espèces de chiroptères, révélée par marquage luminescent et suivi acoustique. *Le Rhinolophe* 9 : 23-58. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M. 2020. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse*. 4^e éd. Biotope éditions, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 356 p. <http://ecologieacoustique.fr>
- BARATAUD, M., A. DURANEL, F. GRANDEMANGE & A. LUGON. 2009. Etude d'une colonie de mise-bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 – Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier. *Le Rhinolophe* 18 : 83-112. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009a. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 de la vallée de la Gartempe (FR7 401147). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 18 pp.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009b. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 des Gorges de la Grande Creuse (FR7 401130). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 13 pp.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009c. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 de la vallée du Taurion (FR7 401146). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 18 pp.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009d. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 des Gorges de la Vézère autour de Treignac (FR7 401109) et de la vallée de la Vézère d'Uzerche à la limite départementale 19/24 (FR7401111). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 16 pp.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2010. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères du Parc Naturel Régional de Millevaches en Limousin. Espèces contactées, niveaux d'activité comparés dans les habitats inventoriés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 41 pp.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2012. Biodiversité des chiroptères et gestions forestières en Limousin. Rapport d'étude GMHL. 32 pp. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., D. DEMONTOUX, P. FAVRE, S. GIOSA & J. GRANDADAM. 2013. Bio évaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 19 : 59 - 86. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., D. DEMONTOUX & S. GIOSA. 2014. Fréquentation des prairies de fauche par les chiroptères en chasse dans les Alpes du sud. *Le Vespère* 3 : 195-208. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., J. BARATAUD, S. GIOSA, J. VITTIER, J. JEMIN & A. BESNARD. 2017. Suivi temporel acoustique des chiroptères forestiers du Limousin. Bilan de la période 2014-2016. *Plumes de Naturalistes* 1 : 43-66. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- BARATAUD, M., S. GIOSA & F. LAGARDE. 2019. Inventaire des chiroptères dans les forêts feuillues jeunes versus matures du bassin Vienne amont (Parc naturel régional de Millevaches en Limousin). *Plume de Naturalistes* 3 : 175-194. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- BAUEROVA, Z. 1986. Contribution to the trophic biomics of *Myotis emarginatus*. *Fol. Zool.* 35(4) : 305-310.
- BECK, A. 1995. Fecal analysis of European bat species. *Myotis* 32-33: 109-119.

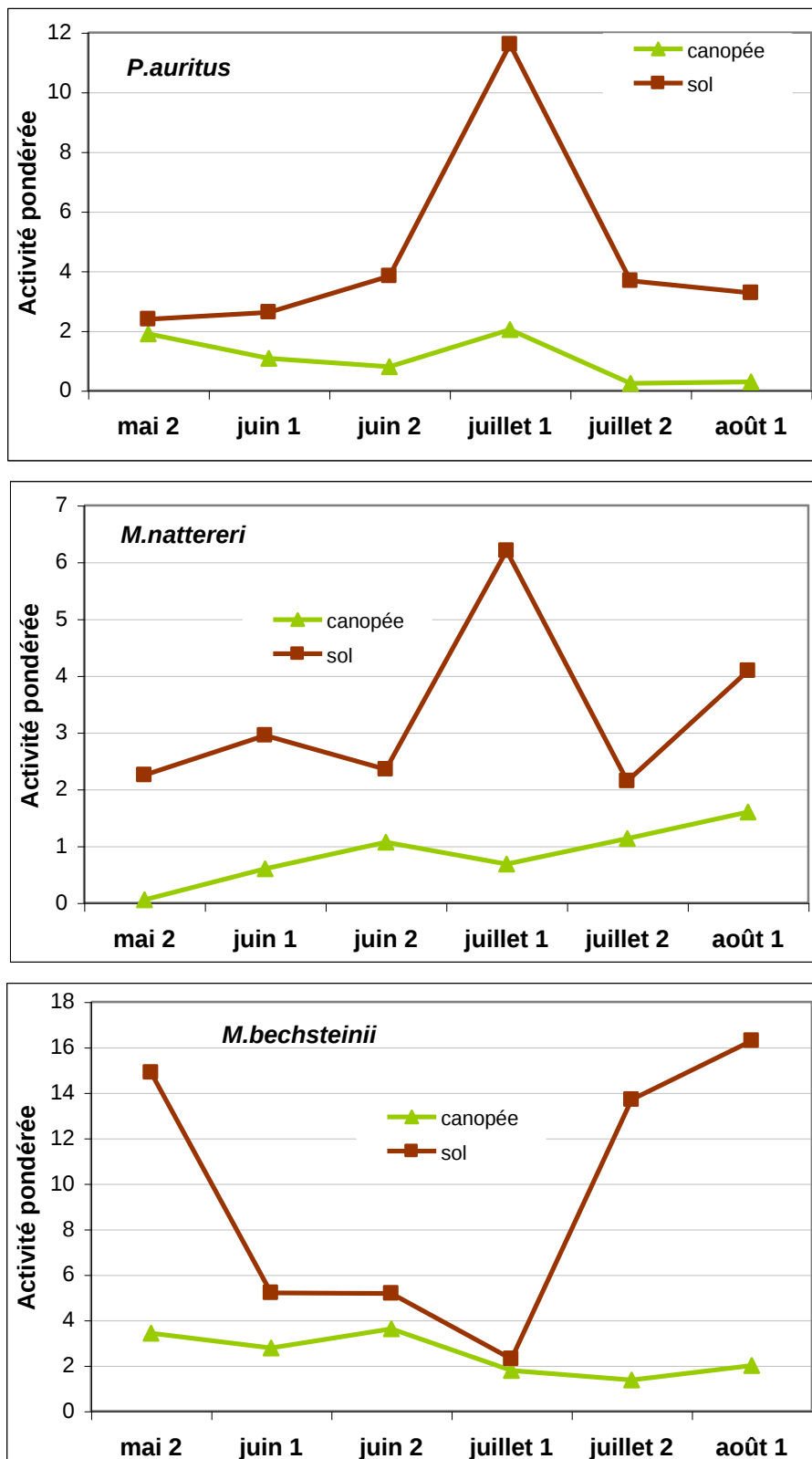
- BOHNENSTENGEL, T. 2006. Niche segregation in two sympatric gleaning bat species *Myotis bechsteini* and *Plecotus auritus*. Master thesis. Neuchâtel, Switzerland. 106 p.
- COLLINS, J & G. JONES. 2009. Differences in bat activity in relation to bat detector height: implications for bat surveys at proposed windfarm sites. *Acta Chiropterologica* 11(2): 343–350.
- DIETZ, C., O. VON HELVERSEN & D. NILL. 2009. L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé éd. 400 pp.
- DUBOS, T. 2016. Observatoire des chauves-souris de Bretagne. Rapport GMB et Bretagne Vivante 36 pp.
- FÜHRMANN, M., C. SCHREIBER & J. TAUCHERT. 2002. Telemetrische Untersuchungen an Bechsteinfledermäusen (*Myotis bechsteinii*) und Kleinen Abendseglern (*Nyctalus leisleri*) im Oberurseler Stadtwald und Umgebung (Hochtaunuskreis). In : *Ökologie, Wanderrungen und Genetik von Fledermäusen in Waldern – Untersuchungen als Grundlage für den Fledermausschutz*, Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz, Bundesamt für Naturschutz, Bonn, p. 131-140.
- GERHARDT, H.C. & F. HUBER. 2002. *Acoustic communication in insects and anourans*. The University of Chicago Press. 531 p.
- GRANDJEAN, N. 2011. Acoustic detection of bat activity in forest habitat: importance of vertical distribution and forest type. Maîtrise universitaire ès Sciences en comportement, évolution et Conservation. Département d'Ecologie et d'Evolution, Université de Lausanne. Rapport 35 pp.
- KERTH, G., M. WAGNER & B. KÖNIG. 2001. Roosting together, foraging apart : information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioral Ecology Sociobiology* 50 : 283-291.
- LE GUEN, M. 2002. La boîte à moustaches pour sensibiliser à la statistique. *Bulletin de Méthodologie Sociologique / Bulletin of Sociological Methodology*, SAGE Publications, 43-64. <https://halshs.archives-ouvertes.fr/file/index/docid/287751/filename/12-BIS-Boite-a-moustaches.BMS.pdf>
- LUCAN, R.K., M. ANDREAS, P. BENDA, T. BARTONICKA, T. BREZINOVA, A. HOFFMANNOVA, Š. HULOVA, P. HULVA, J. NECKAROVA, A. REITER, T. SVACINA, M. ŠALEK & I. HORACEK. 2009. Alcathe Bat (*Myotis alcathoe*) in the Czech Republic: Distributional Status, Roosting and Feeding Ecology. *Acta Chiropterologica* 11(1): 61-69.
- LÜTTMANN, J., M. WEISHAAR & B. GESSNER, unter Mitarbeit von M. FUHRMANN und Jens TAUCHERT (Gelände 2001). 2003. Nächtliche Aufenthaltsgebiete und Jagdverhalten von Kolonien der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) im Gutland. *Dendrocopos* 30 : 17-27.
- MESCHEDE, A. & K.-G. KELLER. 2003. Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16. 248 pp.
- MOTTE, G. 2011. Etude comparée de l'écologie de deux espèces jumelles de Chiroptères (Mammalia : Chiroptera) en Belgique : l'oreillard roux (*Plecotus auritus*) (Linn., 1758) et l'oreillard gris (*Plecotus austriacus*) (Fischer, 1829). Thèse. doct. Université de Liège. 123p.
- RIEGER, I. & P. NAGEL. 2007. Vertical stratification of bat activity in a deciduous forest. In: *The canopy of a temperate floodplain forest. Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. p. 141-149.
- SCHOFIELD, H.W. & C.J. MORRIS. 2000. Ranging behaviour and habitat preferences of females Bechstein's bat, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818), in summer. *The Vincent Wildlife Trust*. Report 26 pp.
- SCHULZE, W. & J. SCHUL. 2001. Ultrasound avoidance behaviour in the bushcricket *Tettigonia viridissima* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Experimental Biology* 204: 733–740.
- SEIBERT, A-M. J.C. KOBLITZ, A. DENZINGER & H-U. SCHNITZLER. 2015. Bidirectional Echolocation in the Bat *Barbastella barbastellus*: Different Signals of Low Source Level Are Emitted Upward through the Nose and Downward through the Mouth. *PLoS ONE* 10(9): e0135590. doi:10.1371/journal.pone.0135590.
- SHIEL, C.B., C.M. MC ANEY & J.S. FAIRLEY. 1991. Analyses of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *Journal of Zoology of London* 223: 299-305.
- SIEMERS, B. M. & H. U. SCHNITZLER. 2000. Natterer's bat (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) hawks for prey close to vegetation using echolocation signals with very broad bandwidth. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 400-412.
- SIERRO, A. & R. ARLETTAZ. 1997. Barbastelles bats (*Barbastella* spp.) specialize in the predation of moths : implications for foraging tactics and conservation. *Acta ecologica* 18 (2) : 91-106.
- VAUGHAN, N. 1997. The diets of British bats. *Mammal. Rev.* 27(2): 77-94.
- WOLZ, I. 1992. Zür Ökologie des Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). Erlangung des Doktorgrades. Naturwissenschaftlichen Fakultäten des Friedrich-Alexander-Universität. 136 pp.

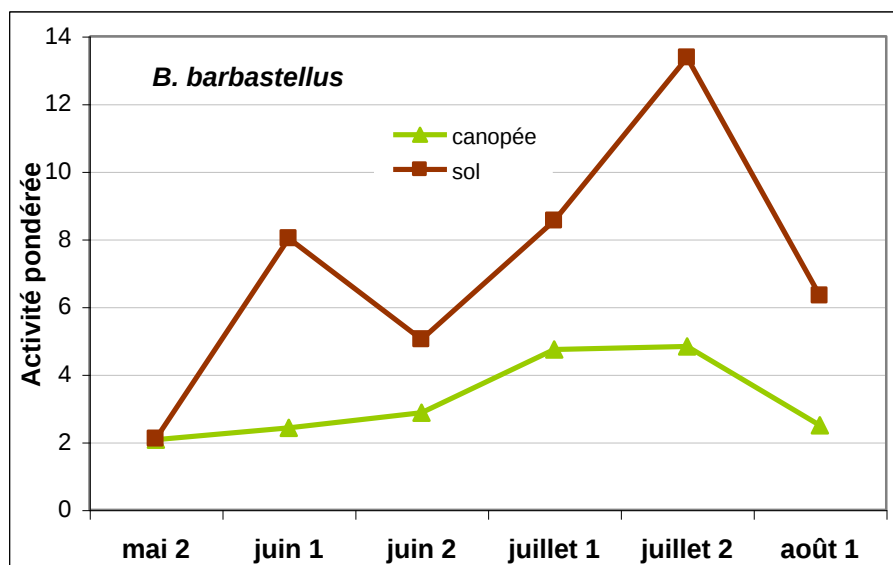
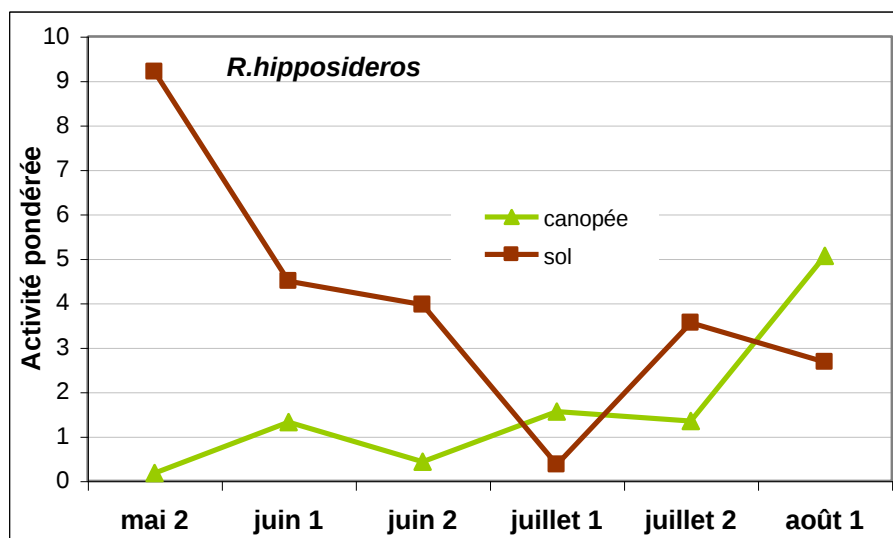
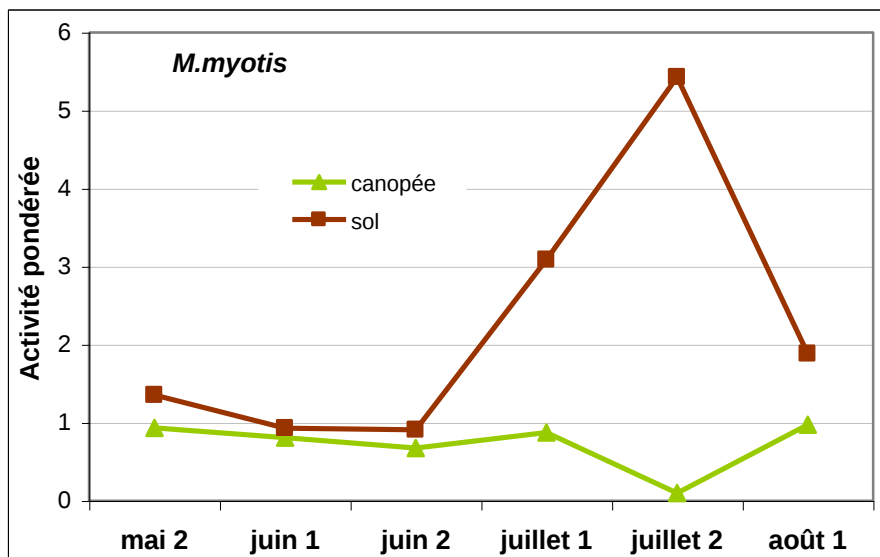
- WOLZ, I. 1993a. Untersuchungen zur Nachweisbarkeit von Beutetierfragmenten im Kot von *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). *Myotis* 31: 5-25.
- WOLZ, I. 1993b. Das Beutespektrum der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818), Ermittelt aus Kotanalysen. *Myotis* 31: 27-68.

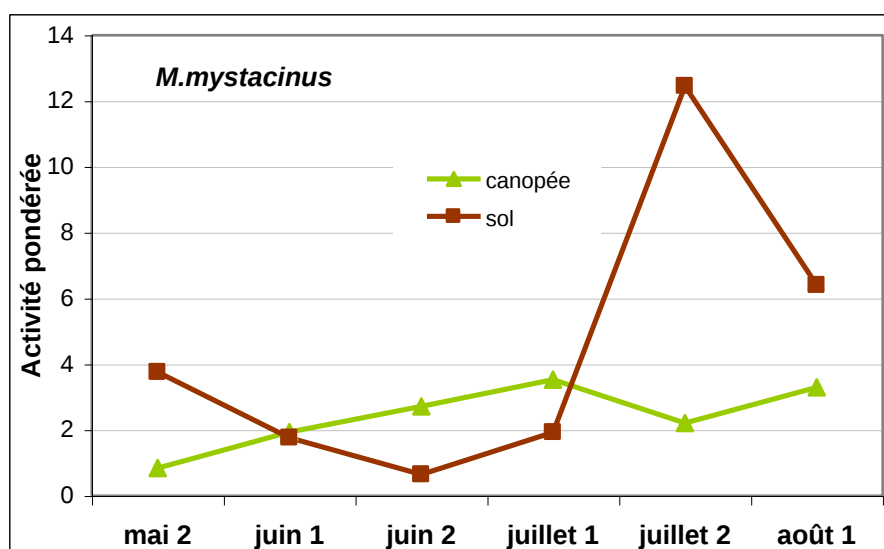
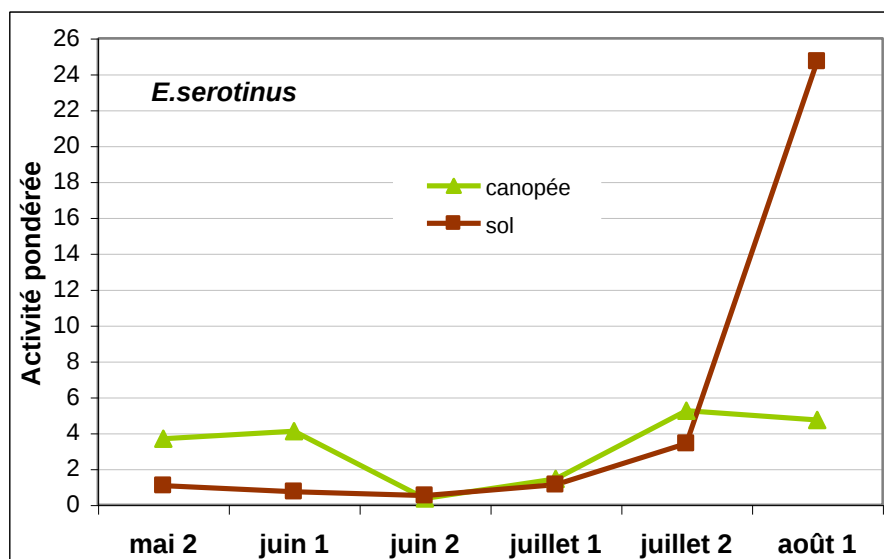
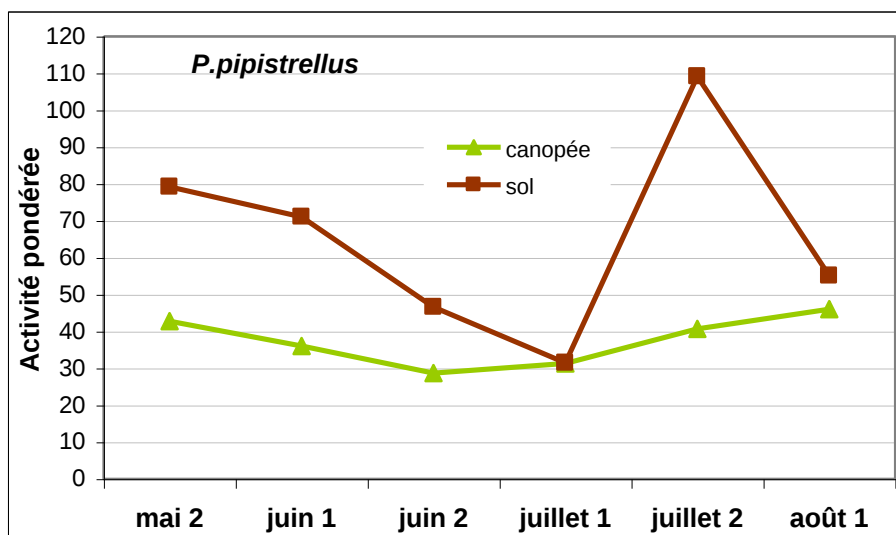
ANNEXE

Variation saisonnière de l'activité sol vs canopée, pour quelques espèces

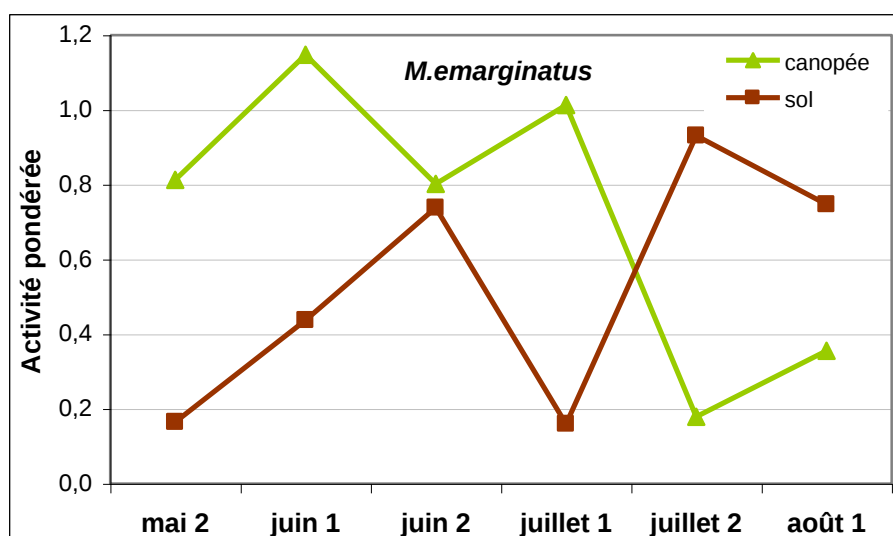
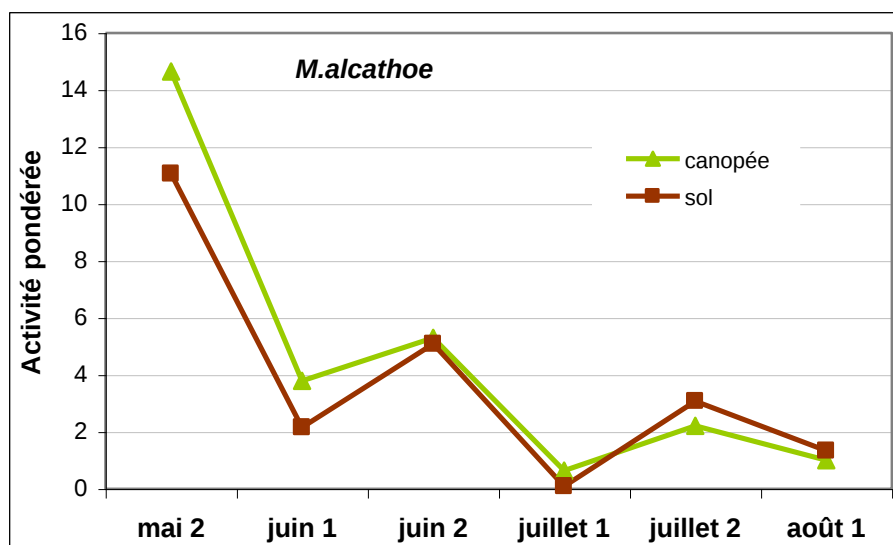
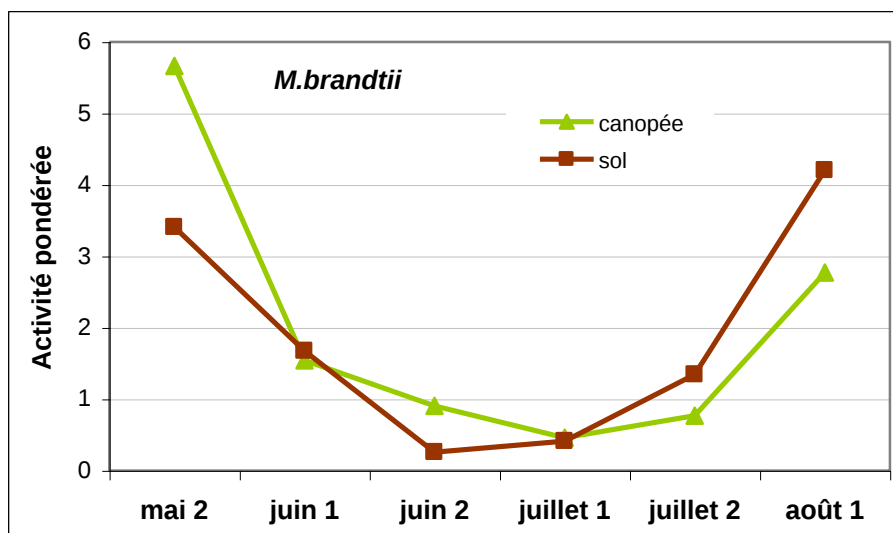
Espèces dont l'activité est en moyenne prépondérante au sol :







Espèces dont l'activité est en moyenne équivalente entre sol et canopée :



Espèces dont l'activité est en moyenne prépondérante en canopée :

