

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

Par

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

Résumé

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

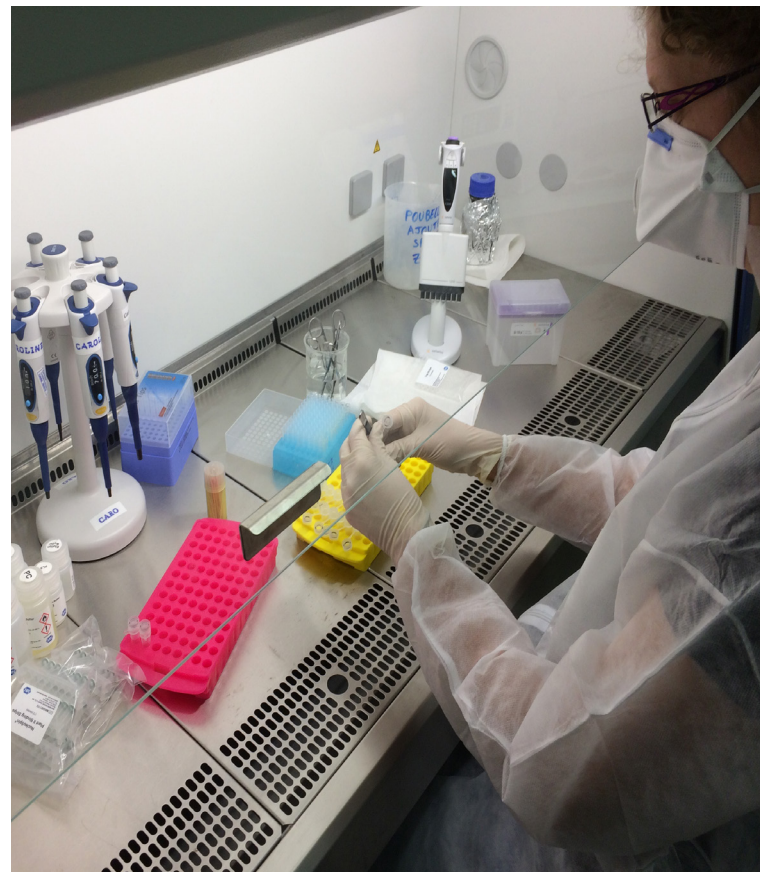


(« accompagnements »). Nous avons également montré que les variations spatiales et temporelles de la diversité et de la composition des proies ingérées illustrent l'influence de la phénologie des proies, de la demande énergétique des femelles et du paysage. Des études complémentaires incluant l'abondance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

Introduction

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

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



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

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

Méthodes

1. Echantillonnage

a) Collecte des guanos.

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

b) Caractérisation paysagère des colonies.

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

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

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

c) Analyses moléculaires et bio-informatiques.

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

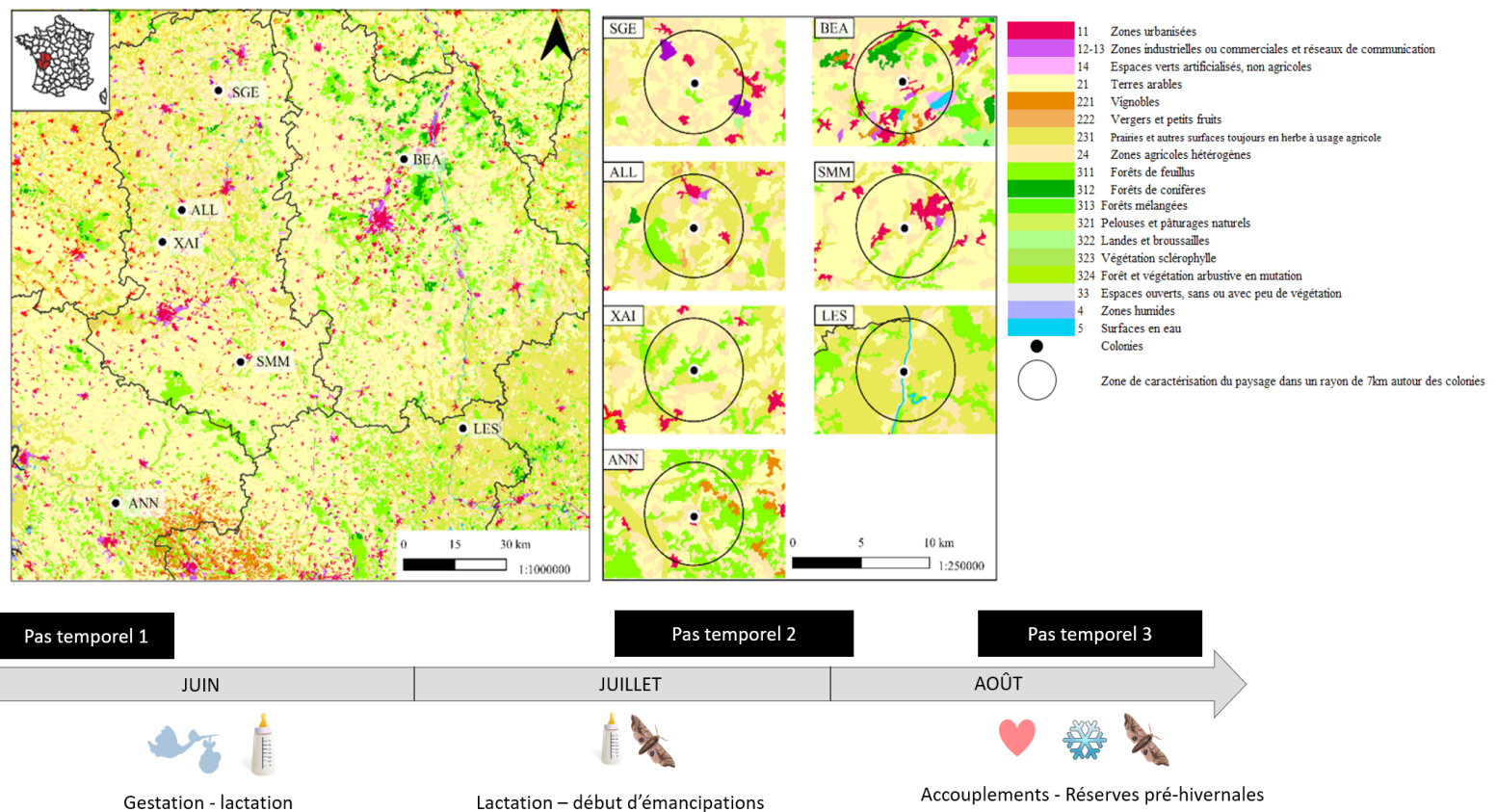


Figure 1. Période d'échantillonnage et carte paysagère (CORINE land cover) des colonies incluses dans cette étude : Allonne (ALL), Annepont (ANN), Beaumont (BEA), Lessac (LES), Sainte-Gemme (SGE), Saint-Martin-les-Melle (SMM) et Xaintray (XAI). Les trois dates d'échantillonnage coïncident avec : 1) la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

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

d) Analyses écologiques de la variabilité du régime alimentaire.

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

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

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

Resultats

1. Identification du prédateur

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

données.

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

2. Caractérisation du paysage

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

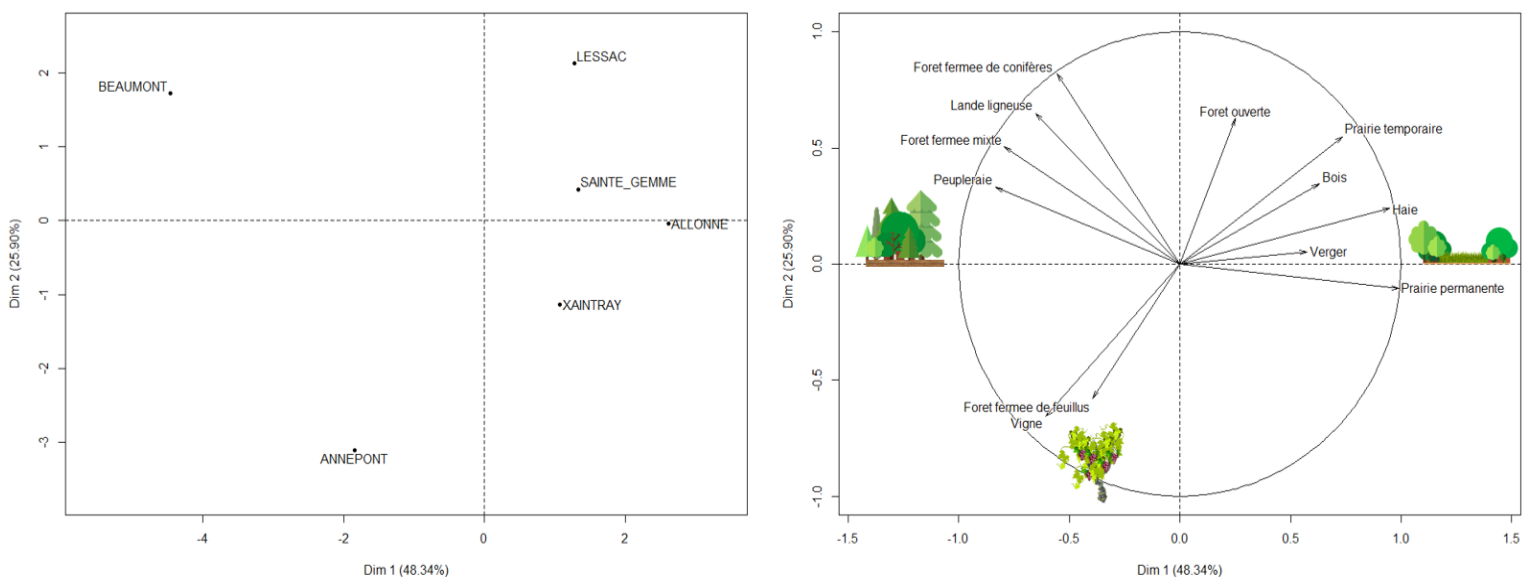


Figure 2.

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

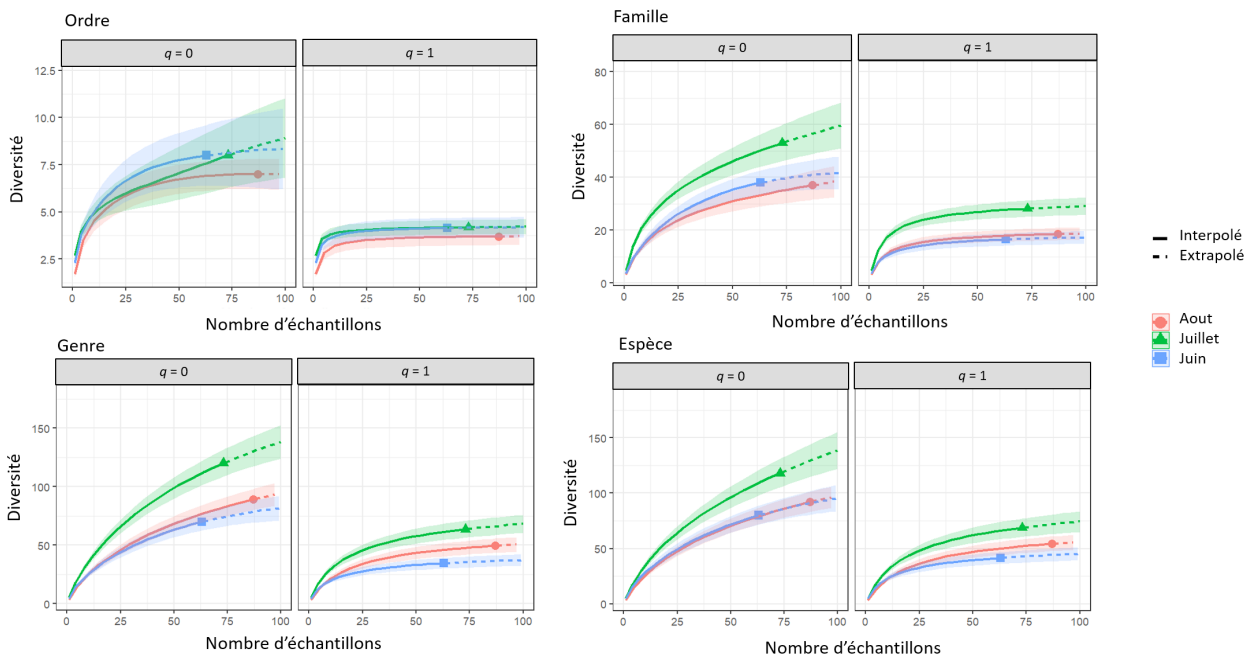


Figure 3.

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

3. Analyses du régime alimentaire

a) Effort d'échantillonnage.

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

b) Caractérisation du régime alimentaire.

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

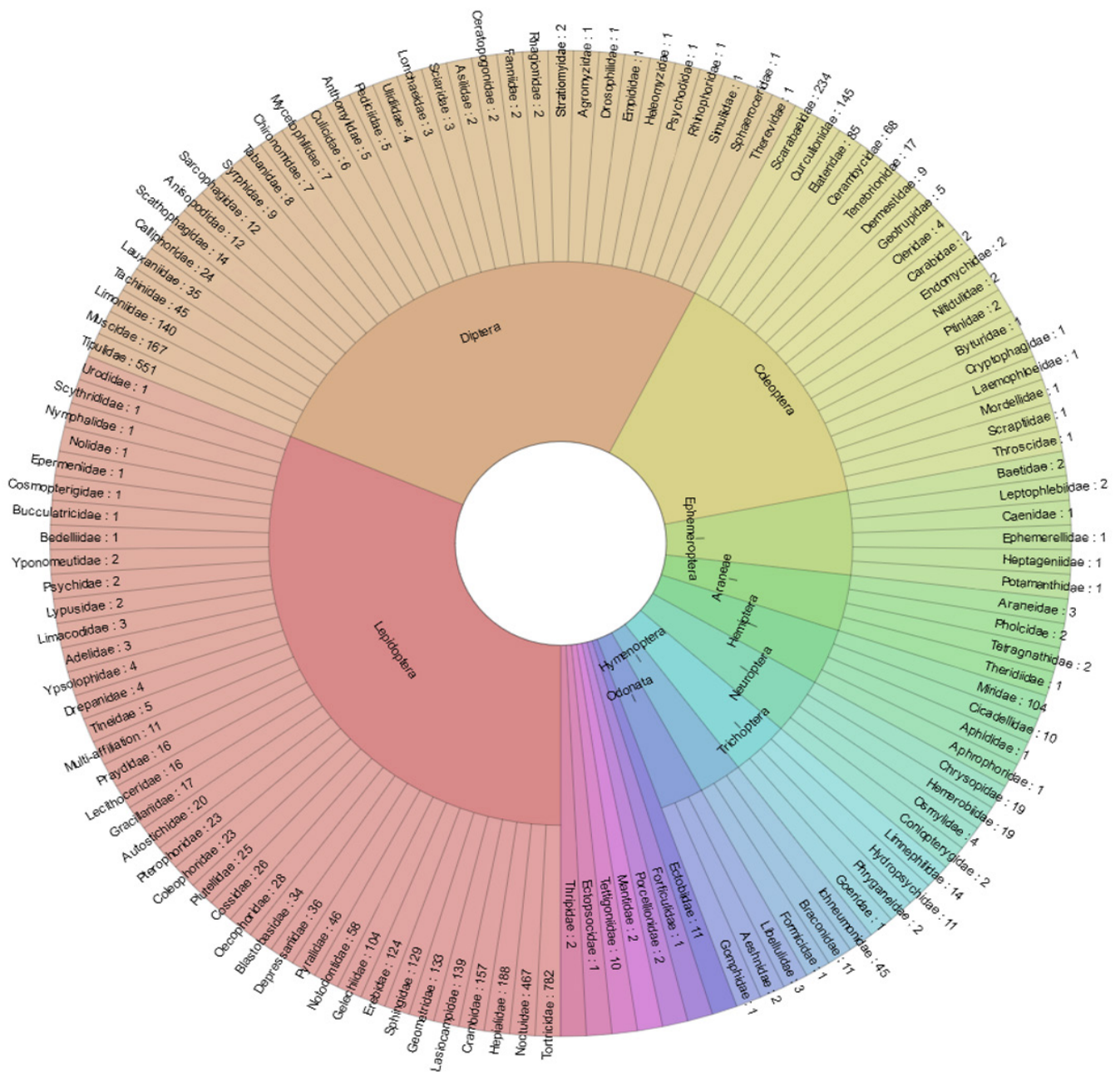


Figure 4.

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

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

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

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

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

Diversité alpha.

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

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

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

Diversité beta.

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

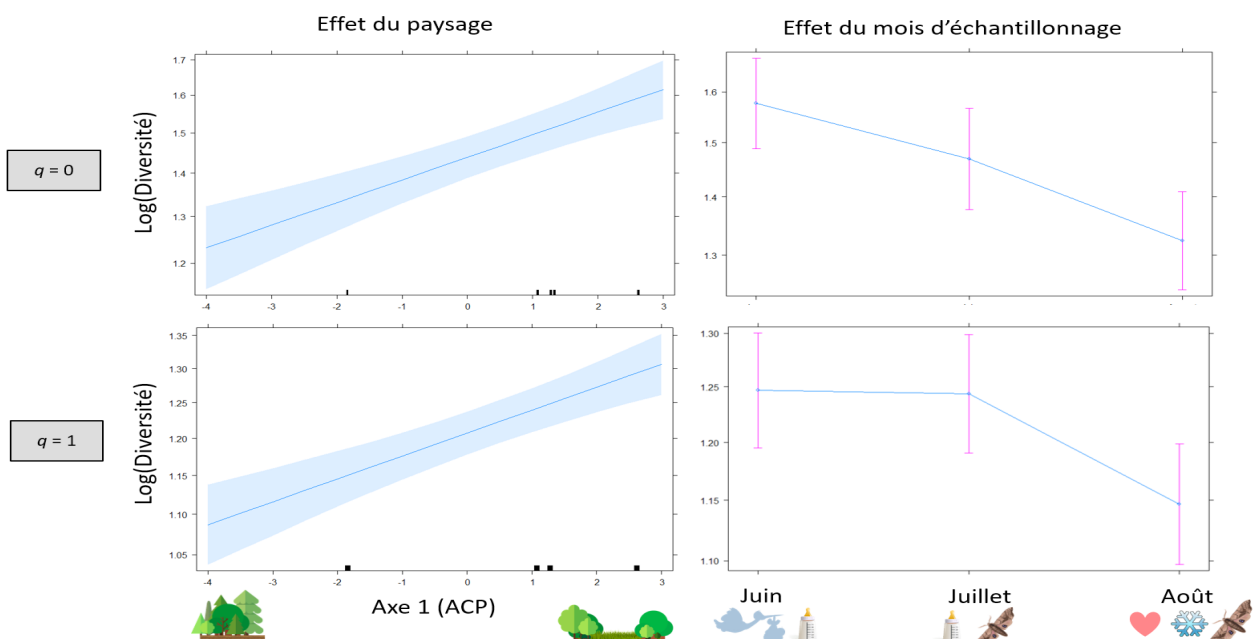


Figure 5.

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

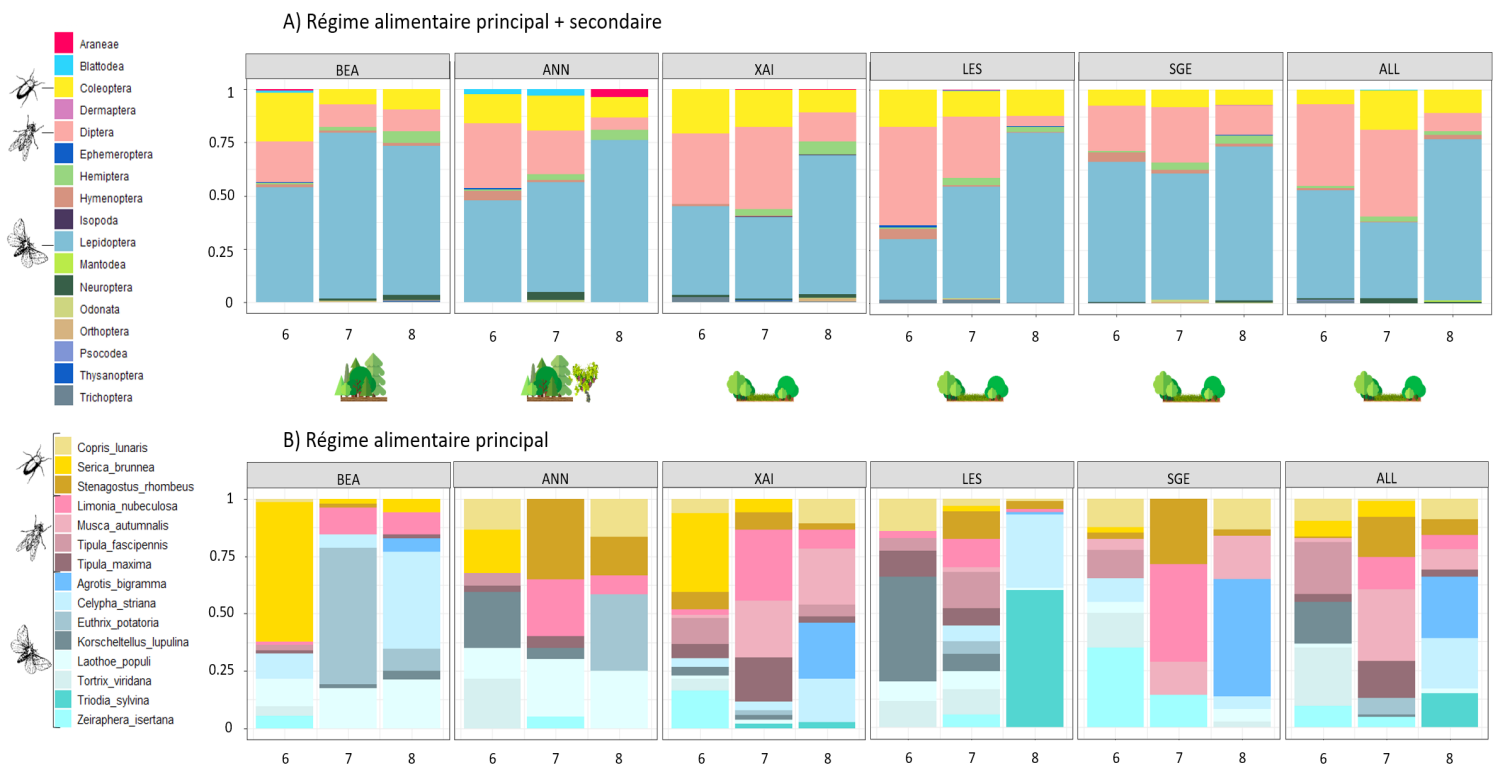


Figure 6. Fréquence d'occurrences des proies dans chaque colonie - triées selon leur coordonnée sur l'axe 1 de l'ACP (Allonne 'ALL', Annepont 'ANN', Beaumont 'BEA', Lessac 'LES', Sainte-Gemme 'SGE', Xaintray 'XAI') - pour chaque date d'échantillonnage (6 = Juin, 7 = Juillet et 8 = Août) en considérant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

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

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

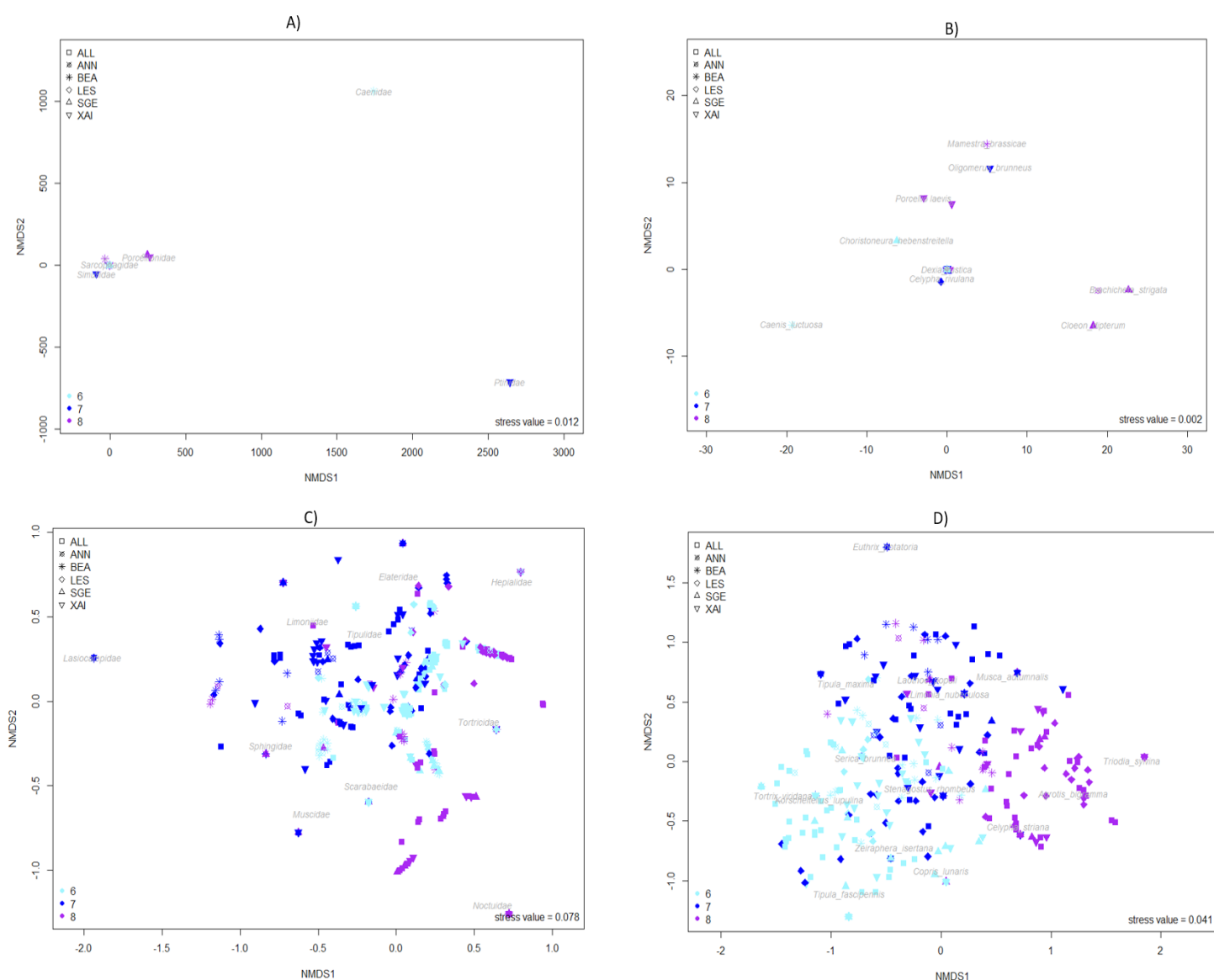


Figure 7. Représentation de la variation de la composition du régime alimentaire (NMDS, distance de Bray-Curtis) pour A) le régime alimentaire dans son entièreté au rang taxonomique de la famille, B) le régime alimentaire dans son entièreté (principal + secondaire) au rang taxonomique de l'espèce, C)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

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

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

Discussion

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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



© Maxime LEUCHTMANN

Remerciements

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

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

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

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

Bibliographie

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

CZENZE, ZENON J., J. LEON TUCKER, ELIZABETH L. CLARE, JOANNE E. LITTLEFAIR, DAVID HEMPRICH BENNETT, HERNANI F. M. OLIVEIRA, R. MARK BRIGHAM, ANTHONY J. R. HICKEY, & STUART PARSONS. 2018. Spatiotemporal and Demographic Variation in the Diet of New Zealand Lesser Short-Tailed Bats (*Mystacina tuberculata*). *Ecology and Evolution* 8 (15): 7599-7610. <https://doi.org/10.1002/ece3.4268>

DANKS, H. V. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. *The Canadian Entomologist* 139 (1): 1-44. <https://doi.org/10.4039/n06-048>

DIETZ, MARKUS, JACQUES B. PIR, & JESSICA HILLEN. 2013. Does the Survival of Greater Horseshoe Bats and Geoffroy's Bats in Western Europe Depend on Traditional Cultural Landscapes? *Biodiversity and Conservation* 22 (13-14): 3007-25. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0567-4>

EMDE, GERHARD VON DER, & DIETER MENNE. 1989. Discrimination of Insect Wing-beat-Frequencies by the Bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology A* 164 (5): 663-71. <https://doi.org/10.1007/BF00614509>

FANELLI, M.T., & K.J. STEVENHAGEN. 1985. Characterizing consumption patterns by food frequency methods: core foods and variety of foods in diets of older Americans. *Journal of the American Dietetic Association* 85 (12): 1570-76.

FINCH, DOMHNALL, HENRY SCHOFIELD, KEVIN D. FLOATE, LAURA M. KUBASIEWICZ, ET FIONA MATHEWS. 2020. Implications of Endectocide Residues on the Survival of Aphodiine Dung Beetles: A Meta-Analysis. *Environmental Toxicology and Chemistry* 39 (4): 863-72. <https://doi.org/10.1002/etc.4671>

FLANDERS, JON, & GARETH JONES. 2009. Roost Use, Ranging Behavior, and Diet of Greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*) using a Transitional Roost. *Journal of Mammalogy* 90 (4): 888-96.

FORMAN, RICHARD T. T., & JACQUES BAUDRY. 1984. Hedgerows and Hedgerow Networks in Landscape Ecology. *Environmental Management* 8 (6): 495-510. <https://doi.org/10.1007/BF01871575>

FROIDEVAUX, JÉRÉMY S. P., KATHERINE L. BOUGHEY, KATE E. BARLOW, & GARETH JONES. 2017. Factors Driving Population Recovery of the Greater Horseshoe Bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) in the UK: Implications for Conservation. *Biodiversity and Conservation* 1-21. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1320-1>

FROIDEVAUX, JÉRÉMY S. P., MOTH BROYLES, & GARETH JONES. 2019. Moth responses to sympathetic hedgerow management in temperate farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 270-271: 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.008>

GALAN, MAXIME, JEAN-BAPTISTE PONS, ORIANNE TOURNAYRE, ÉRIC PIERRE, MAXIME LEUCHTMANN, DOMINIQUE PONTIER, & NATHALIE CHARBONNEL. 2018. Metabarcoding for the Parallel Identification of Several Hundred Predators and Their Prey: Application to Bat Species Diet Analysis. *Molecular Ecology Resources* 18 (3): 474-89. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12749>.

GEIGER, FLAVIA, JAN BENGTTSSON, FRANK BERENDSE, WOLFGANG W. WEISSER, MARK EMMERSON, MANUEL B. MORALES, PIOTR CERYNGIER. 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11 (2): 97-105. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001>.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



Pour citer cet article :

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

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

ISSN 2607-0510

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