

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

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

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

Résumé

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



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

Abstract

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

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



Introduction

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

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

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

Méthode et matériel

Phase de sélection des sites et des stations

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

Tableau 1.

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

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

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

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

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

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

Matériel utilisé

Les détecteurs utilisés étaient des D1000X de Pettersson Elektronik AB (Suède), équipés de l'hétérodyne et de la division de fréquence (couplés pour l'écoute en direct), de l'expansion temporelle x 10 (analyses auditive et informatique ultérieures) et d'une carte mémoire CF intégrée pour les enregistrements. Les écoutes en canopée étaient réalisées depuis le sol grâce à un câble rallonge de 30 m. Le microphone de canopée était issu

au moyen d'une cordelette, disposée sur une haute branche grâce à un lance-pierre ou un big-shot selon la hauteur de l'arbre, une olive en plomb de 60 g (lance-pierre) ou de 160 g (big-shot), et une canne avec moulinet de lancer et tresse de 28 100^e mm (Figure 1). Les deux microphones, directionnels, étaient positionnés avec un angle moyen de 20° par rapport à l'horizontale, dans des directions opposées pour limiter la redondance des contacts. Le profil d'enregistrement comprenait les éléments suivants : format .wave, fréquence d'échantillonnage de 384 kHz, résolution 16 bits ; mémoire tampon de deux secondes ; clôture manuelle de l'enregistrement ; stockage immédiat sur carte CF. L'analyse informatique des sons était réalisée grâce au logiciel BatSound (Pettersson Elektronik AB).



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



© Alain FREYTET

Collecte des données acoustiques ; identification des espèces

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

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

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

Quantification de l'activité

La méthode de mesure de l'activité est dite « précise » : un contact correspond à l'occurrence de signaux d'un individu d'une espèce de chiroptère (maximum appréciable = 5 individus) captés en hétérodyne, par tranches de cinq secondes. Cette méthode est très sensible

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

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

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

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

Exploitation des données

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

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

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

Résultats et commentaires

Sites et espèces

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

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

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

Tableau 2.

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

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

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

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

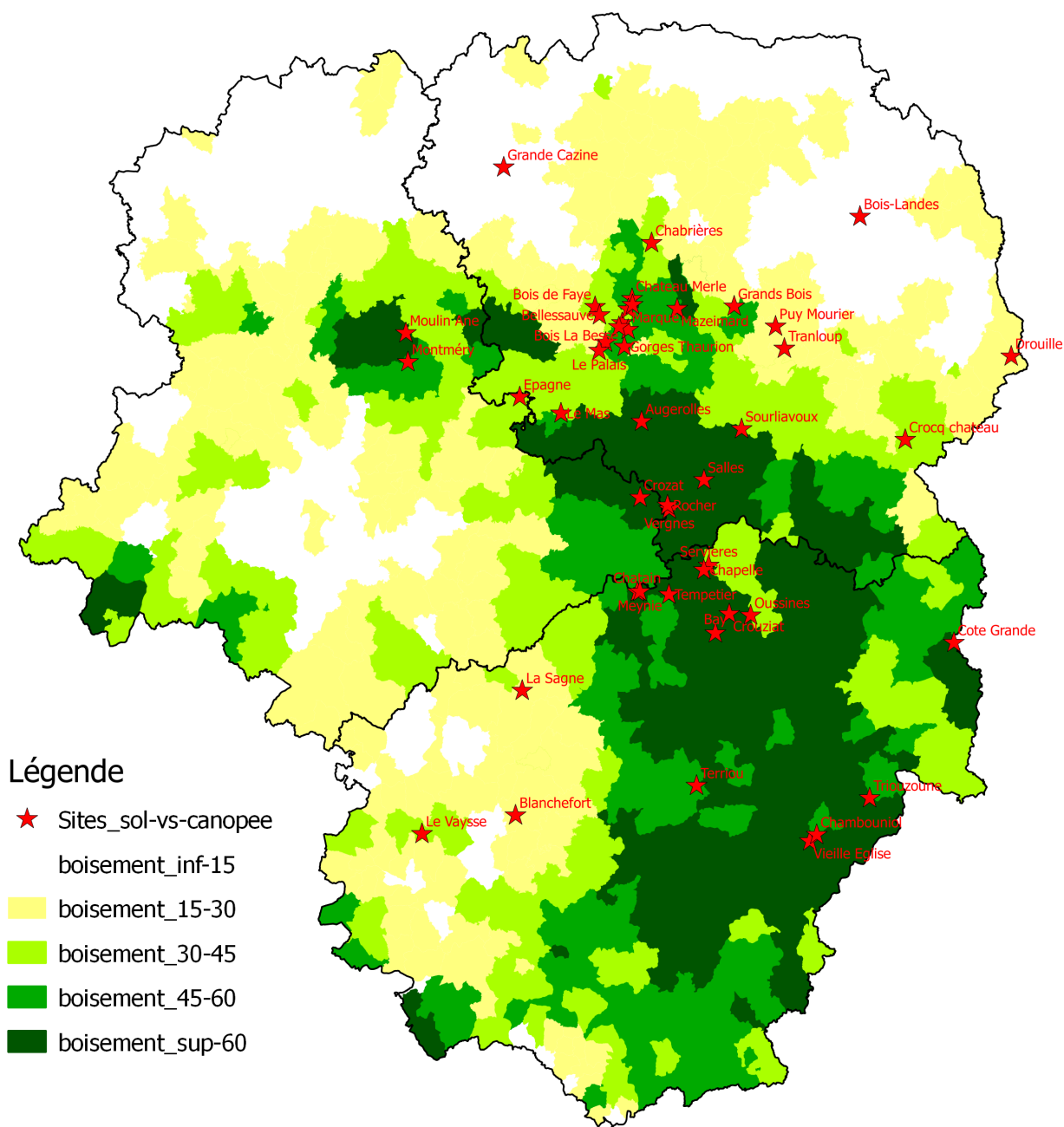


Figure 2. Répartition des sites d'étude en Limousin, sur fond de taux de boisement selon un découpage communal.

Tableau 3.

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

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

Tableau 4.

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

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

Tableau 5.

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

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

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

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

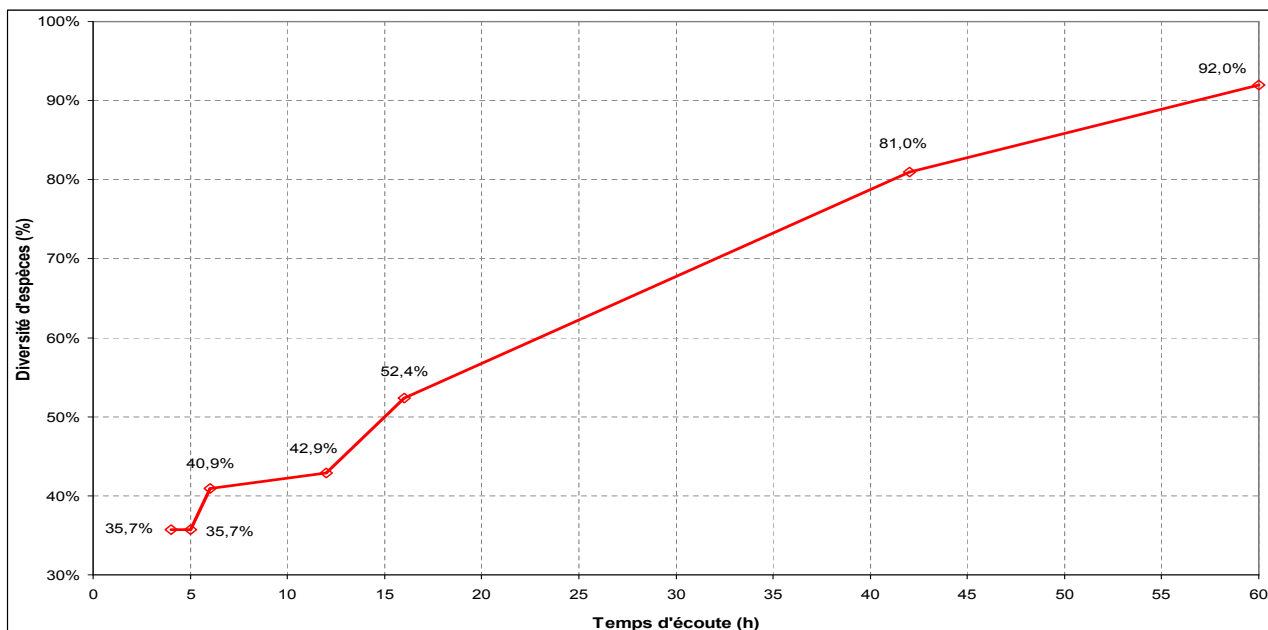


Figure 3.

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

Activité comparée entre sol et canopée

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

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

Redondance des contacts

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

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

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

Tableau 6.

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

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

Densité d'utilisation des strates forestières

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

Les densités d'utilisation des deux strates

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

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

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

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

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

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

Tableau 7.

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

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

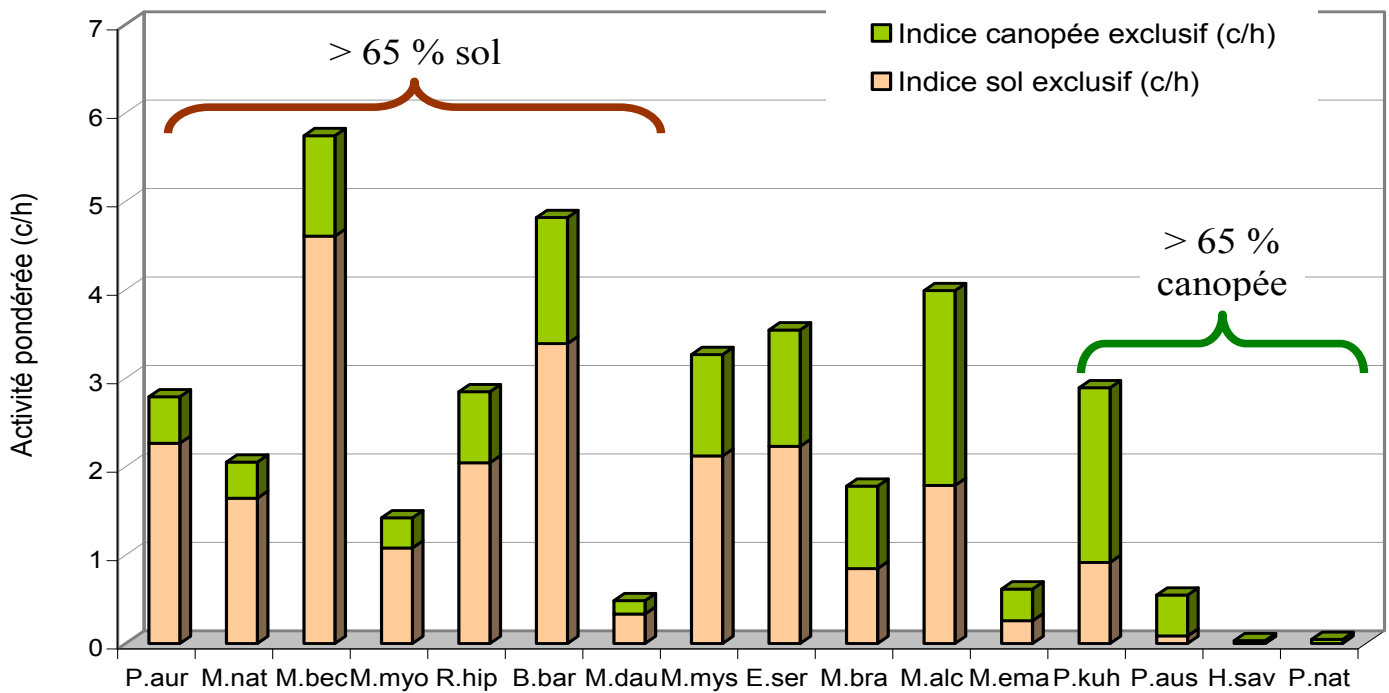


Figure 4.

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

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

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

sol le type A est le plus intense, alors que depuis la canopée c'est le type B qui est le plus intense. Ceci est lié au fait que le type A est émis par la bouche vers le bas et le type B par les narines vers le haut (SEIBERT et al., 2015) ; c'est l'angle entre les deux axes d'émission (environ 90°) qui génère la différence d'intensité. C'est ainsi que chaque contact de *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 a chassé sur nos stations à 92,7 % dans l'espace intra-forestier. Il est intéressant, bien que non élucidé, de préciser que cette proportion de contacts en canopée avec type A plus intense est restée sans variation notable, aux alentours de 10 %, de 2014 à 2019 ; cette proportion est passée à 84,5 % sur les sites à Barbastelle inventoriés en 2020 (Tranloup, Maisonniaux et Vieille Eglise), sites qui avaient pourtant été visités les années précédentes avec une proportion conforme à la moyenne de 10 %. L'hypothèse de l'exploitation inhabituelle d'une espèce de lépidoptère fréquentant la strate au-dessus de la canopée, et exceptionnellement abondante en 2020, serait une explication plausible ; elle impliquerait que cette espèce de papillon soit multivoltine étant donné l'étalement de nos observations (9 dates entre le 29 mai et le 7 août). Quoi qu'il en soit, la seule année 2020, atypique donc, a porté la proportion générale de barbastelles volant au-dessus de la canopée, de 10 à 21,6 %.

Variabilité stationnelle

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

Cas du genre *Plecotus*.

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

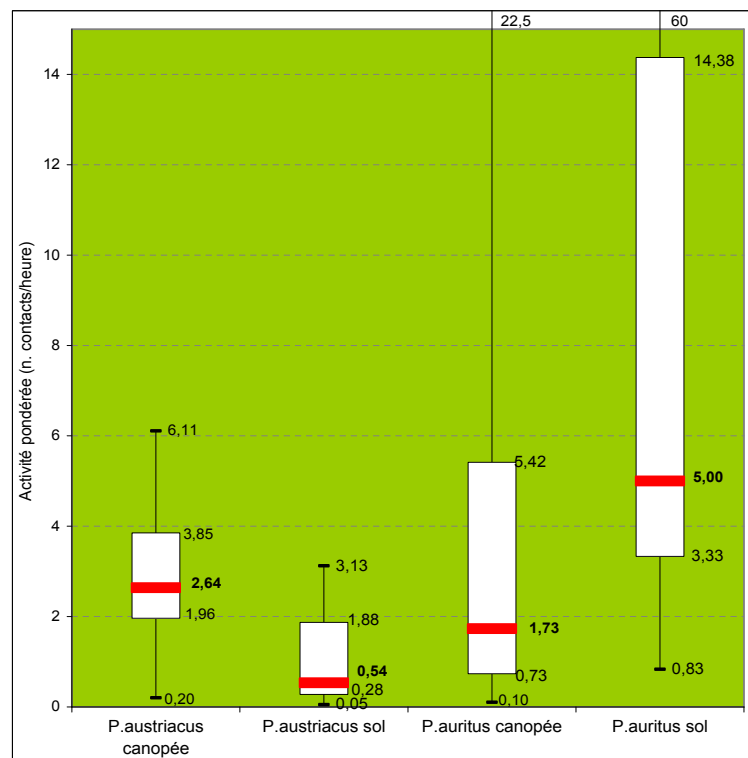


Figure 5.

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

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

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

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

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

Cas du genre *Myotis*.

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

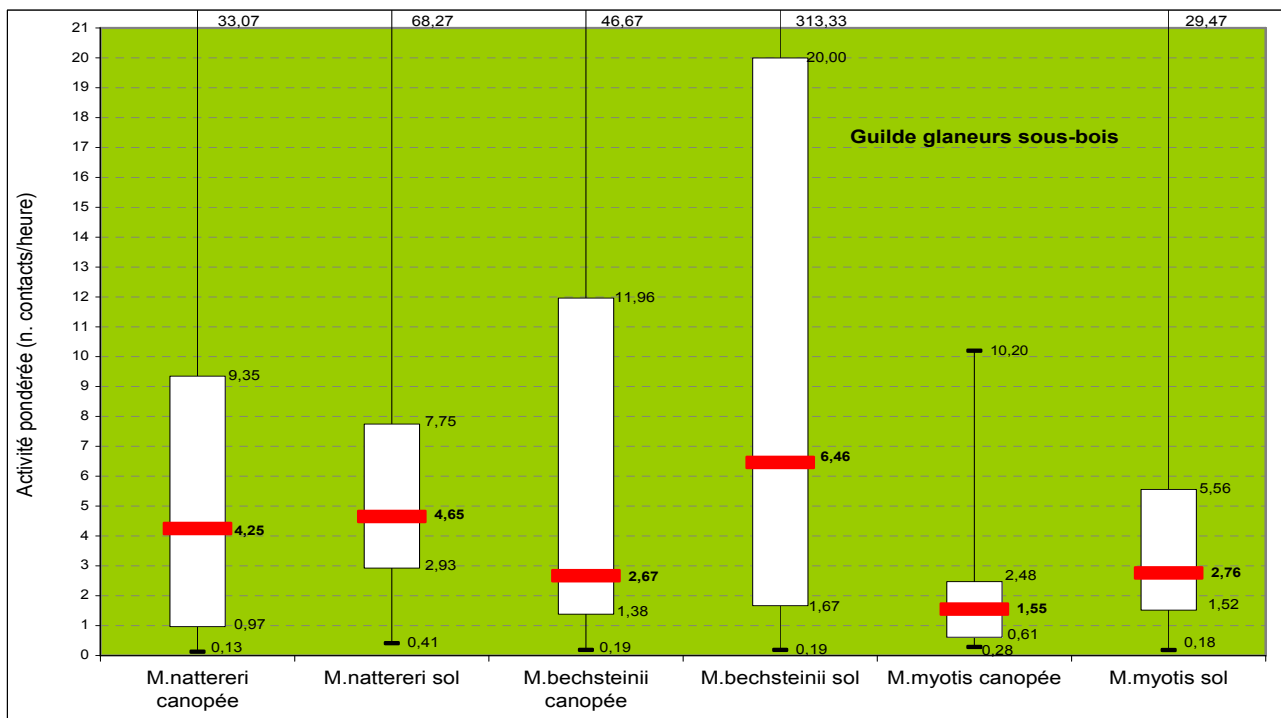


Figure 6.

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

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

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

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

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

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

Cas des espèces de lisières.

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

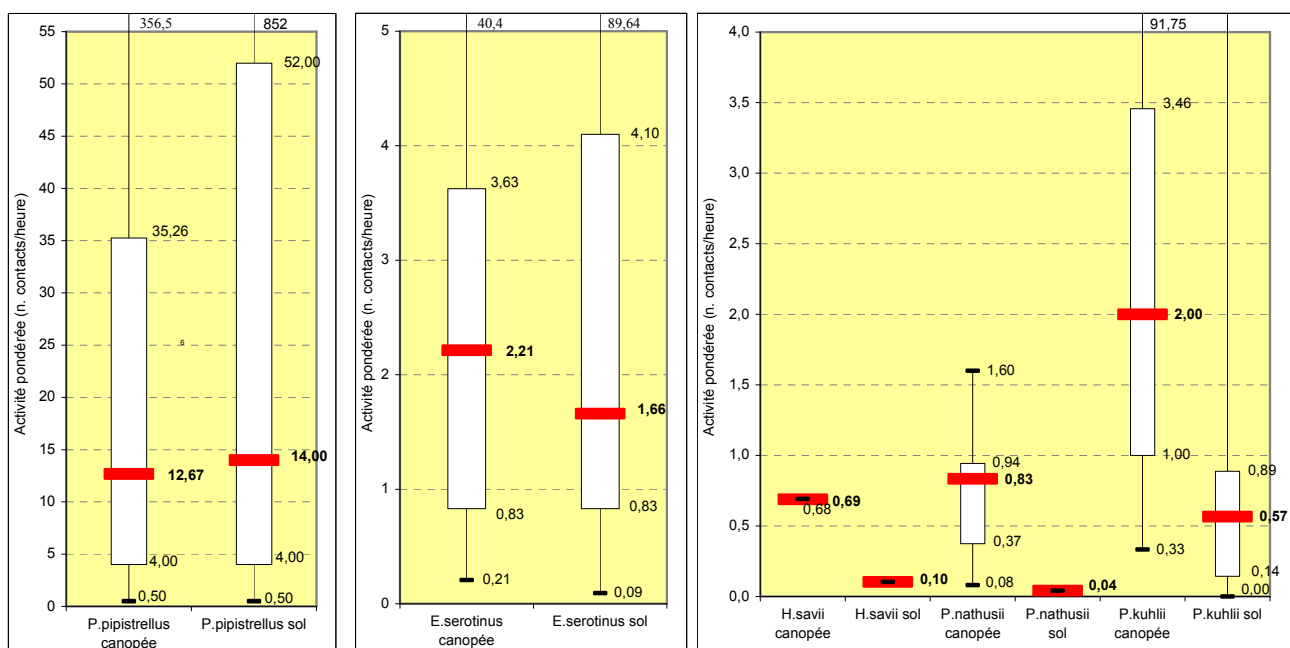


Figure 7.

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

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

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

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

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

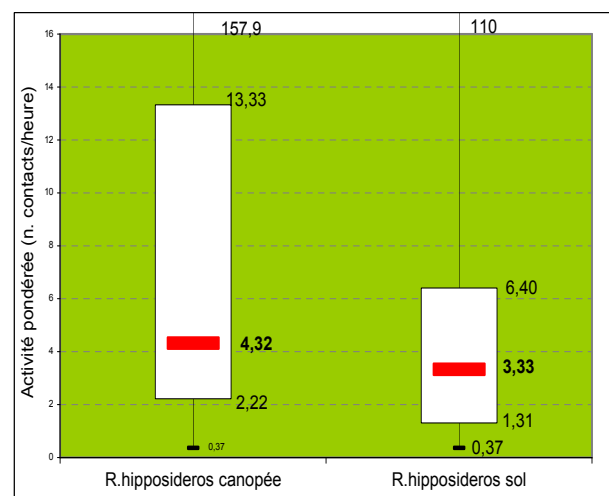


Figure 8. Etalement de la variabilité par quartiles et extrêmes, des indices d'activité de *R. hipposideros*, calculés pour les stations en canopée (n = 13) et au sol (n = 21).

Variabilité saisonnière

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

Tableau 8.

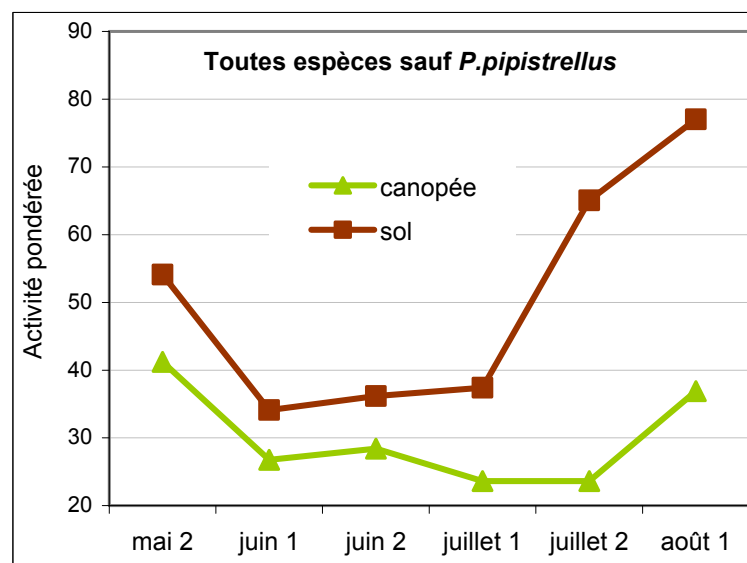
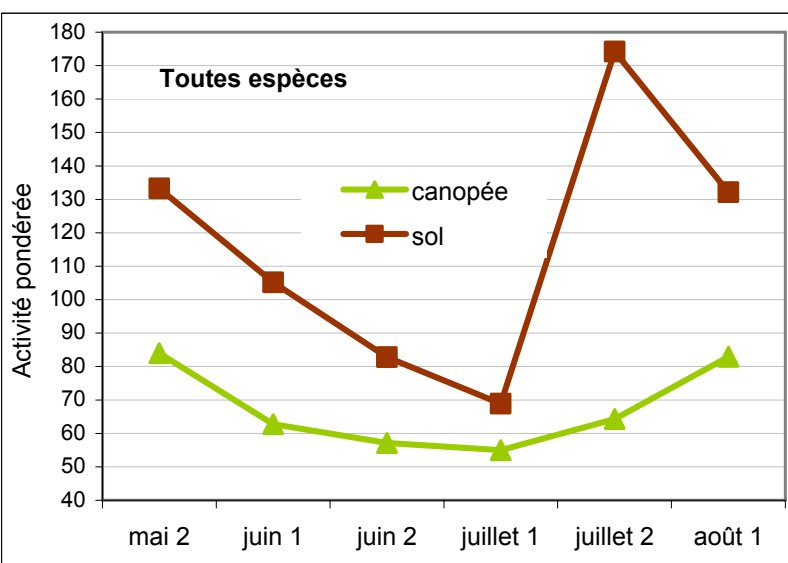
Pression d'écoute (cumulée sol + canopée) chaque quinzaine entre le 15 mai et le 15 août, de 2014 à 2020.

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

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

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

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



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

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

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

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

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



Grand murin ; *Myotis myotis*
© Erwann THEPAUD

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

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

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

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



Grande sauterelle verte ; *Tettigonia viridissima*
© Julien BARATAUD

Strates, structures forestières et guildes

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

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

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

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

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

Tableau 9.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Tableau 10.

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

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

Discussion générale et conclusions

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

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

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



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

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

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

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

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

La guilde de haut vol :

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



Murin de Bechstein ; *Myotis bechsteinii*
© David AUPERMANN

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

La guilda de lisière :

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

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

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



Lisière de forêt mixte
© Michel BARATAUD

La guilde de sous-bois :

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



Murin de Natterer ; *Myotis nattereri*
© Erwann THEPAUD

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



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

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

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

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

Remerciements

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

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

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

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

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

Bibliographie

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009D.** Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères forestiers du site Natura 2000 des Gorges de la Vézère autour de Treignac (FR7 401109) et de la vallée de la Vézère d'Uzerche à la limite départementale 19/24 (FR7401111). Espèces présentes, habitats fréquentés, niveaux d'activité enregistrés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 16 p.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2010.** Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères du Parc Naturel Régional de Millevaches en Limousin. Espèces contactées, niveaux d'activité comparés dans les habitats inventoriés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude GMHL, Limoges. 41 p.
- BARATAUD, M., D. DEMONTOUX, P. FAVRE, S. GIOSA & J. GRANDADAM. 2013.** Bio évaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 19 : 59 - 86. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., D. DEMONTOUX & S. GIOSA. 2014.** Fréquentation des prairies de fauche par les chiroptères en chasse dans les Alpes du sud. *Le Vespère* 3 : 195-208. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, J. GRANDADAM & J. JEMIN. 2016.** Diversité des chiroptères dans les peuplements forestiers du Limousin (France). *Le Vespère* 6 : 397-429. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11.
- BARATAUD, M., J. BARATAUD, S. GIOSA, J. VITTIER, J. JEMIN & A. BESNARD. 2017.** Suivi temporel acoustique des chiroptères forestiers du Limousin. Bilan de la période 2014-2016. *Plumes de Naturalistes* 1 : 43-66. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- BARATAUD, M., S. GIOSA & F. LAGARDE. 2019.** Inventaire des chiroptères dans les forêts feuillues jeunes versus matures du bassin Vienne amont (Parc naturel régional de Millevaches en Limousin). *Plume de Naturalistes* 3 : 175-194. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- BAS, E. & E. BAS. 2011.** Chiroptères et naturalité des peuplements forestiers. Les chauves-souris pour inspirer un plan de restauration des forêts. Rapport 50 p.
- BAUEROVA, Z. 1986.** Contribution to the trophic biomics of *Myotis emarginatus*. *Fol. Zool.* 35(4) : 305-310.
- BECK, A. 1995.** Fecal analysis of European bat species. *Myotis* 32-33: 109-119.
- BLANC, P. 2002.** *Etre plante à l'ombre des forêts tropicales*. Nathan, Paris. 432 p.
- BOHNENSTENGEL, T. 2006.** Niche segregation in two sympatric gleaning bat species *Myotis bechsteini* and *Plecotus auritus*. Master thesis. Neuchâtel, Switzerland. 106 p.
- CAMPRODON J., D. GUIXÉ & C. FLAQUER. 2009.** Efecto de la gestion forestal sobre los quiropteros en hayedos de Catalunya. *Galemys* 21: 195-215.
- COLLINS, J & G. JONES. 2009.** Differences in bat activity in relation to bat detector height: implications for bat surveys at proposed windfarm sites. *Acta Chiropterologica* 11(2): 343-350.
- DAJOZ, R. 1998.** *Les insectes et la forêt*. Tec & Doc éd. 594 pp.
- DIETZ, C., O. VON HELVERSEN & D. NILL. 2009.** *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord*. Delachaux & Niestlé éd. 400 pp.
- DUBOS, T. 2016.** Observatoire des chauves-souris de Bretagne. Rapport GMB et Bretagne Vivante 36 p.

- FÜHRMANN, M., C. SCHREIBER & J. TAUCHERT. 2002.** Telemetrische Untersuchungen an Bechsteinfledermäusen (*Myotis bechsteinii*) und Kleinen Abendseglern (*Nyctalus leisleri*) im Oberurseler Stadtwald und Umgebung (Hochtaunuskreis). In : *Ökologie, Wanderungen und Genetik von Fledermäusen in Waldern – Untersuchungen als Grundlage für den Fledermausschutz*, Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz, Bundesamt für Naturschutz, Bonn, p. 131-140.
- GERHARDT, H.C. & F. HUBER. 2002.** *Acoustic communication in insects and anourans*. The University of Chicago Press. 531 p.
- GRANDJEAN, N. 2011.** Acoustic detection of bat activity in forest habitat: importance of vertical distribution and forest type. *Maîtrise universitaire ès Sciences en comportement, évolution et Conservation*. Département d'Ecologie et d'Evolution, Université de Lausanne. 35 p.
- JUNG, K., S. KAISER, S. BÖHM, J. NIESCHULZE & E.K.V. KALKO. 2012.** Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *Journal of Applied Ecology* 49: 523–531.
- KERTH, G., M. WAGNER & B. KÖNIG. 2001.** Roosting together, foraging apart : information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioral Ecology Sociobiology* 50 : 283-291.
- KUSCH, J., C. WEBER, S. IDELBERGER & T. KOOB. 2004.** Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoologica* 53 (2): 113-128.
- LE GUEN, M. 2002.** La boîte à moustaches pour sensibiliser à la statistique. *Bulletin de Méthodologie Sociologique*, SAGE Publications, 43-64.
- LUČAN, R.K., M. ANDREAS, P. BENDA, T. BARTONIČKA, T. BŘEZINOVÁ, A. HOFFMANNOVÁ, Š. HULOVÁ, P. HULVA, J. NECKÁŘOVÁ, A. REITER, T. SVAČINA, M. ŠÁLEK & I. HORÁČEK. 2009.** Alcatheo Bat (*Myotis alcatheo*) in the Czech Republic: Distributional Status, Roosting and Feeding Ecology. *Acta Chiropterologica* 11(1): 61-69.
- LÜTTMANN, J., M. WEISHAAR & B. GESSNER, UNTER MITARBEIT VON M. FUHRMANN UND JENS TAUCHERT (GELÄNDE 2001). 2003.** Nächtliche Aufenthaltsgebiete und Jagdverhalten von Kolonien der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) im Gutland. *Dendrocopos* 30 : 17-27.
- MESCHÉDE, A. & K.-G. KELLER. 2003.** Ecologie et protection des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe* 16. 248 pp.
- MOTTE, G. 2011.** Etude comparée de l'écologie de deux espèces jumelles de Chiroptères (Mammalia : Chiroptera) en Belgique : l'oreillard roux (*Plecotus auritus*) (Linn., 1758) et l'oreillard gris (*Plecotus austriacus*) (Fischer, 1829). Thèse. doct. Université de Liège. 123p.
- PLANCK, M., K. FIEDLER & G. RIETER. 2012.** Use of forest strata by bats in temperate forests. *Journal of Zoology* 286 154-162.
- RIEGER, I. & P. NAGEL. 2007.** Vertical stratification of bat activity in a deciduous forest. In: *The canopy of a temperate floodplain forest. Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. p. 141-149.
- SCHNITZLER, H.U. & E.K.V. KALKO. 2001.** Echolocation by insect-eating bats. *BioScience* 51(7) : 557-569.
- SCHOFIELD, H.W. & C.J. MORRIS. 2000.** Ranging behaviour and habitat preferences of females Bechstein's bat, *Myotis*

bechsteinii (Kuhl, 1818), in summer. The Vincent Wildlife Trust. Report 26 p.

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

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

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

SIEMERS, B.M. & H.U. SCHNITZLER. 2000. Natterer's bat (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) hawks for prey close to vegetation using echolocation signals with very broad bandwidth. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 400-412.

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

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

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

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

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

WOLZ, I. 1993A. Untersuchungen zur Nachweisbarkeit von Beutetierfragmenten im Kot von *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). *Myotis* 31: 5-25.

WOLZ, I. 1993B. Das Beutespektrum der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818), Ermittelt aus Kotanalysen. *Myotis* 31: 27-68.



Pour citer cet article :

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

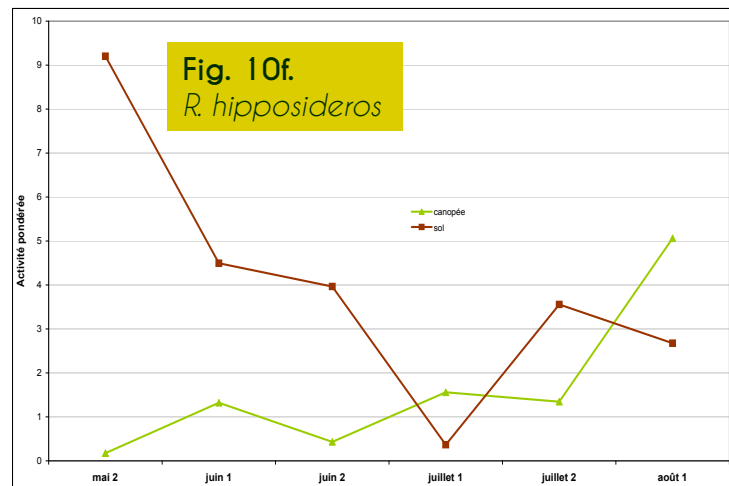
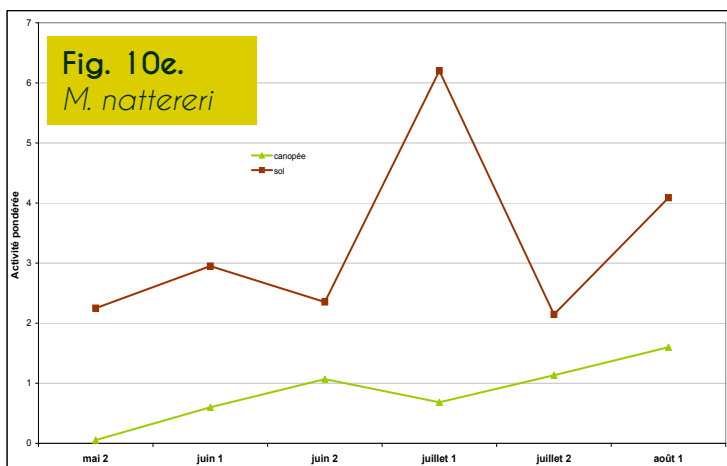
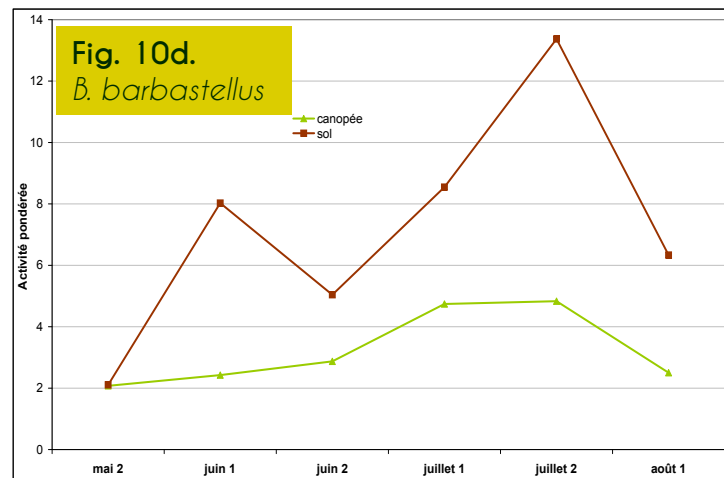
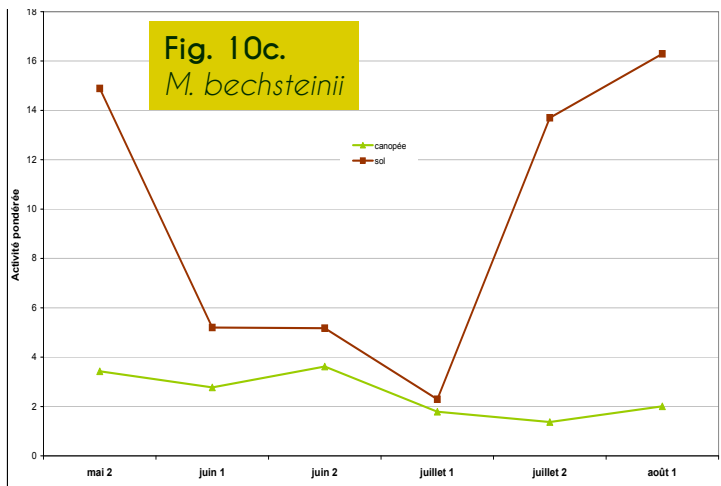
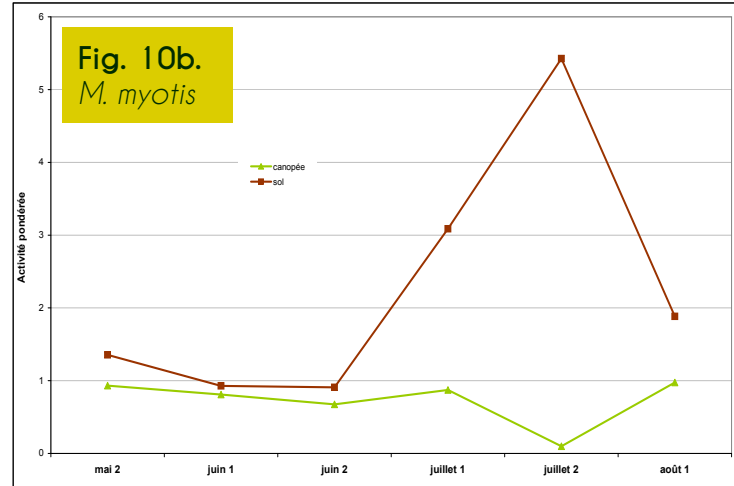
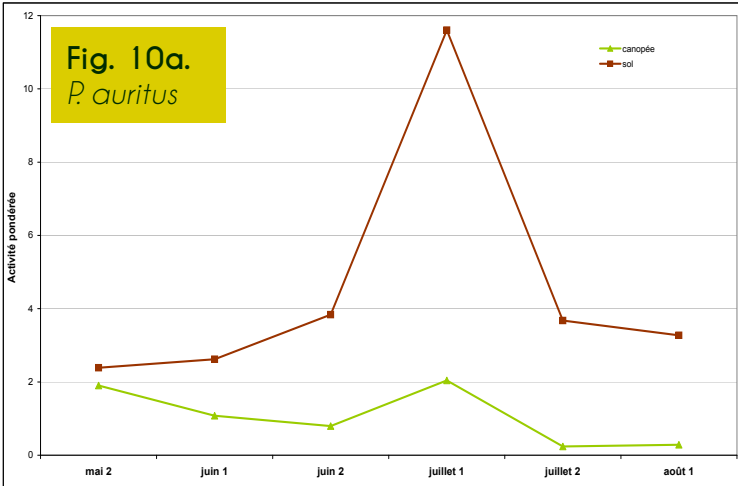
ISSN 2607-0510

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

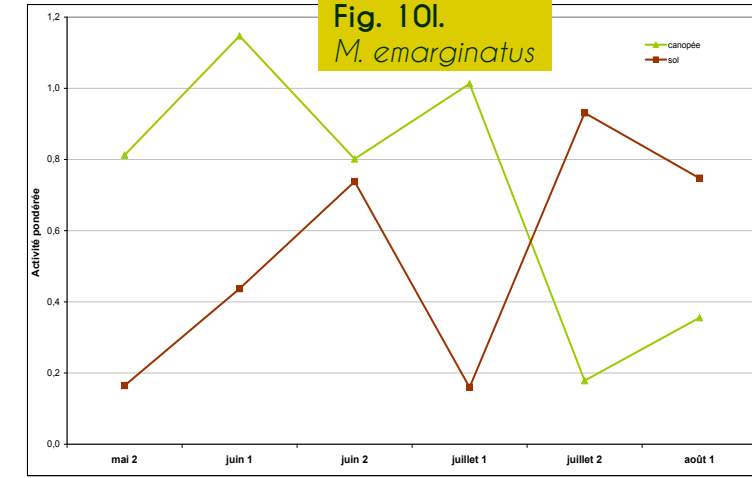
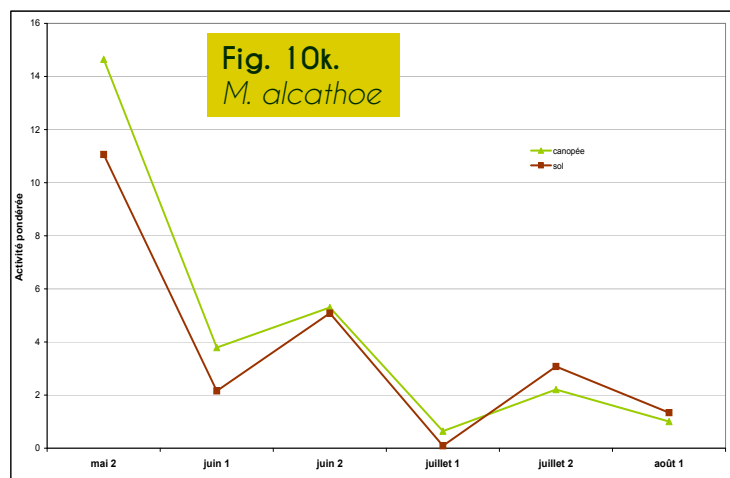
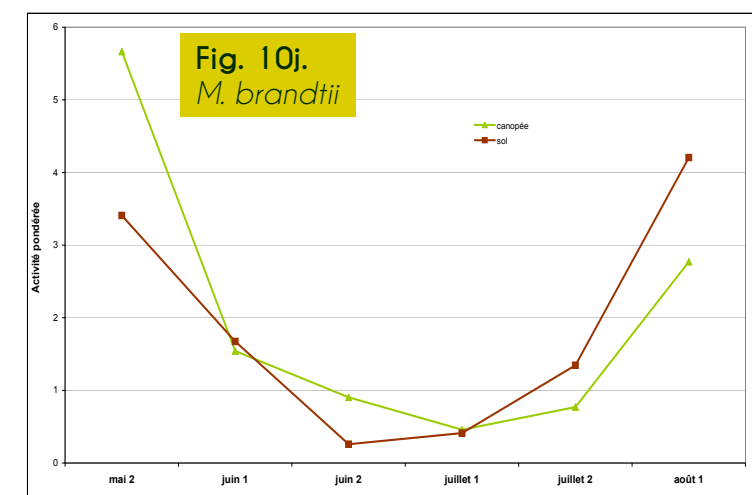
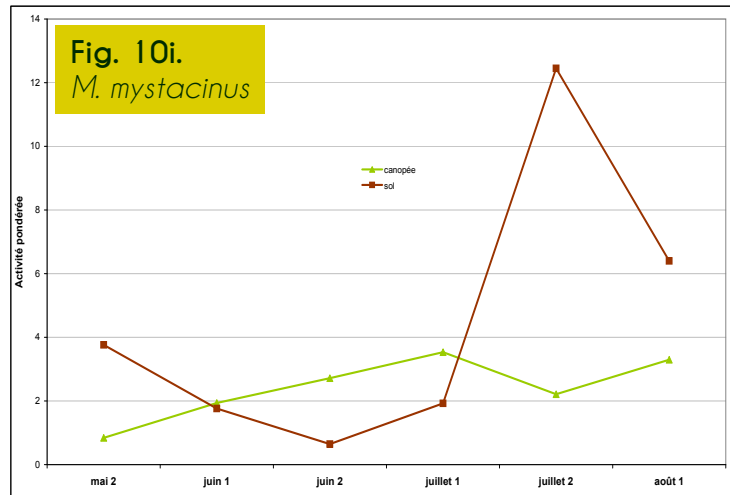
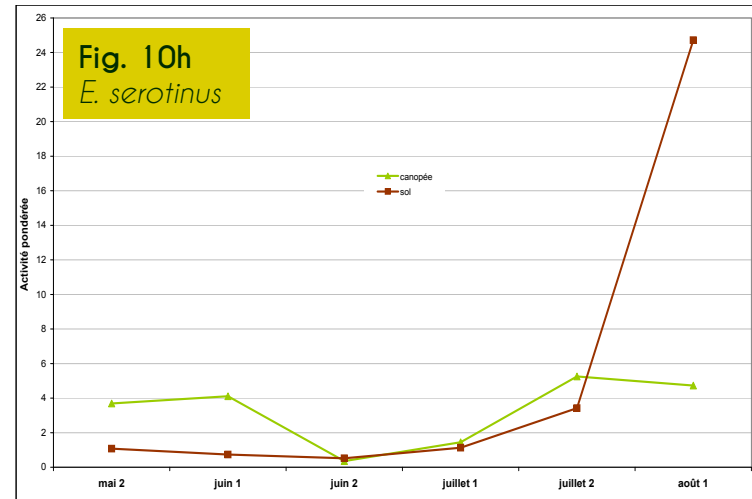
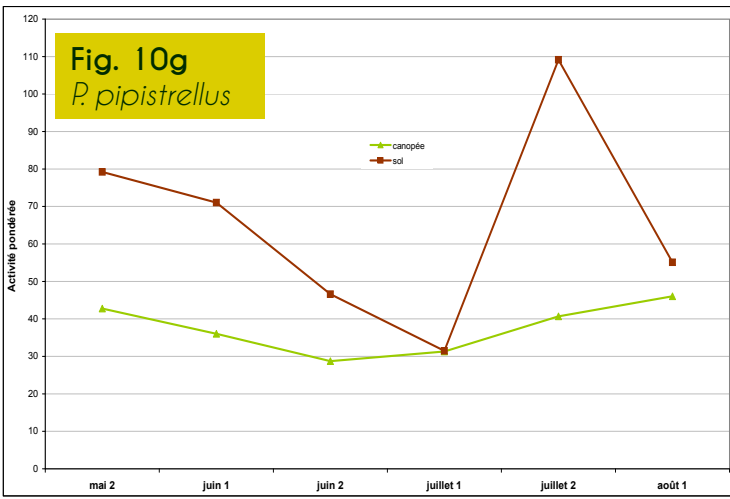
Annexe

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

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



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



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

