

Bioévaluation des peuplements de Mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse

Michel Barataud¹, Daniel Demontoux², Philippe Favre³, Sylvie Giosa⁴ & Jimmy Grandadam⁵

¹ Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix, France ; michel.barataud1@orange.fr

² F-06470 Entraunes, France ; daniel.demontoux@mercantour-parcnational.fr

³ Maison forestière des Itardes, F-04700 Le Castellet, France ; philippe.favre@onf.fr

⁴ Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix, France ; sylvie.giosa@laposte.net

⁵ Rue Erckmann Chatrian 11, F-54000 Nancy, France ; jimmy.grandadam@gmail.com

Abstract : Hunting activity of bats in *Larix decidua* forests of Mercantour National Park (French Alps). Little is known about bat communities in mountain habitats. Between 2004 and 2009 we surveyed bat species using bat detectors in Larch (*Larix decidua*) woodlands in the Mercantour National Park, in the Southern French Alps, at elevations ranging from 1800 to 2200 m. Our results show that the overall species richness is high, with 21 species identified, and that contact frequency is similar to that found in some low-altitude woodland habitats, with 63.4 contacts per hour. The comparison of contact frequency between bat species and/or between woodland habitats shows that activity is, on the whole, greater in old-growth larch woods with Rhododendron understory, but that different ecological guilds of bats show divergent preferences for some habitat characteristics. We discuss whether the surveyed bat populations are resident or not. Not only do the results of this study shed new light on the ecology of bats at high altitude, but they also allow for recommendations to be made on the management of mountain habitats for bats.

Keywords : Acoustic survey, mountain forests, Chiroptera, Parc National du Mercantour, France.

INTRODUCTION

Les chiroptères forment un groupe diversifié d'espèces au régime insectivore plus ou moins spécialisé. Diverses adaptations les conduisent à se répartir les différentes strates aériennes et structures d'habitats au sein d'un paysage. Etant situés en haut de la chaîne alimentaire, ils constituent de remarquables indicateurs de la diversité biologique (entomofaune, avec plantes-hôtes et prédateurs associés). Le nombre et la nature des espèces de chiroptères en un lieu donné, associés à un indice mesurant leur activité de chasse, permettent un diagnostic ponctuel concernant l'intérêt des écosystèmes visités pour la biomasse concernée. La difficulté d'étudier l'activité des chiroptères (espèces petites, nocturnes, volantes et inaudibles) est aujourd'hui atténuée par la mise au point d'une technique de détection des ultrasons émis par les individus en vol associée à une méthode d'identification acoustique des espèces et de leur type d'activité. Il est donc désormais possible, moyennant un protocole adapté, de mettre en évidence le niveau d'activité des différentes espèces tout au long de la saison de chasse dans plusieurs types d'habitats. Les résultats permettent de hiérarchiser les paramètres influençant la fréquentation des milieux par les chauves-souris (AHLÉN

& BAAGØE, 1999 ; BARATAUD, 1999 ; BOONMAN, 1996 ; DE JONG, 1995 ; HAYES, 1997 ; MOESCHLER & BLANT, 1990 ; VAUGHAN *et al.*, 1997 ; WALSH & MAYLE, 1991). Le Parc National du Mercantour est situé à l'extrême sud occidental de l'arc alpin, dans les départements français des Alpes de Haute-Provence et des Alpes Maritimes. Il couvre une superficie de 214 720 ha, dont 68 450 en zone centrale, et s'étend sur sept vallées : la Roya, la Bévère, la Haute-Vésubie, la Tinée, le Haut Verdon, la Haute Ubaye et la Haute Vallée du Var-Cians, passant d'une altitude minimale de 490 m à des sommets de plus de 3000 m. Le Parc présente une très grande diversité écologique et constitue un carrefour biogéographique ; une partie de cette diversité est le fruit de la rencontre de trois influences climatiques : climat méditerranéen de type provençal, climat de montagne, climat méditerranéen de type ligure. Près de 30 % de la surface du cœur du Parc est forestier, avec une grande variété d'essences feuillues et résineuses, ce qui est remarquable pour un parc de haute montagne. Le Mélèze commun *Larix decidua* est fortement représenté, avec des boisements couvrant 37 000 ha sur l'ensemble du Parc, dont 11 000 ha dans la zone cœur (Fig. 1). De rares stations de mélézins anciens relictuels (Sestrière, Bachelard) subsistent, ayant survécu aux vastes déboisements agropastoraux du XIX^e

siècle. Aussi, les reboisements RTM (Restauration des Terrains de Montagne) effectués entre la fin du XIX^e et le début du XX^e siècle sont majoritaires en surface dans le Parc National, les peuplements anciens ayant de plus été régulièrement exploités et les arbres les plus âgés supprimés.

OBJECTIFS

Les mélézins d'altitude (1800-2200 m) constituent un habitat forestier remarquable du massif du Mercantour, certains peuplements étant âgés de 350 à plus de 500 ans. Ainsi, le Parc National du Mercantour est fortement demandeur d'expertises sur la richesse biologique et l'état de protection de ce type de milieu, dans l'objectif d'appliquer une gestion conservatoire adaptée. La valeur trophique du mélézin pour les chiroptères en chasse avait déjà été mise en évidence lors d'inventaires au détecteur d'ultrasons menés dans la zone centrale du Parc du Mercantour entre 1993 et 2000 (BARATAUD, 2005b), mais la variabilité intra peuplements de cette capacité d'accueil – en fonction des différences stationnelles,

structurales, et liées aux usages agricoles et forestiers – restait inconnue. Le but de cette étude commandée par le PN Mercantour est donc, en retenant les chiroptères en chasse comme indicateurs, de recueillir les données nécessaires à une meilleure connaissance de la biodiversité dans différents peuplements de Mélèzes, afin de les comparer entre eux. Les mélézins s'inscrivant dans une dynamique de succession naturelle les amenant peu à peu vers la cembraie, il a semblé important, notamment dans le contexte particulier de la gestion d'une zone située au cœur d'un parc national, de prendre en compte les peuplements mixtes Mélèze-Pin cembro. Plusieurs variables de sous-types forestiers ont été retenues, pouvant expliquer théoriquement les différences potentielles d'abondance d'activité des chiroptères. Les 22 espèces fréquentant la zone d'étude n'ayant pas les mêmes degrés d'exigences dans la spécialisation à l'habitat forestier, l'identification spécifique peut permettre une interprétation plus fine des différences entre types de peuplements. Les résultats peuvent enfin fournir des orientations pour une gestion optimale de ces habitats, visant à maintenir, voire augmenter leur valeur biologique, et à rendre cette dernière la plus constante

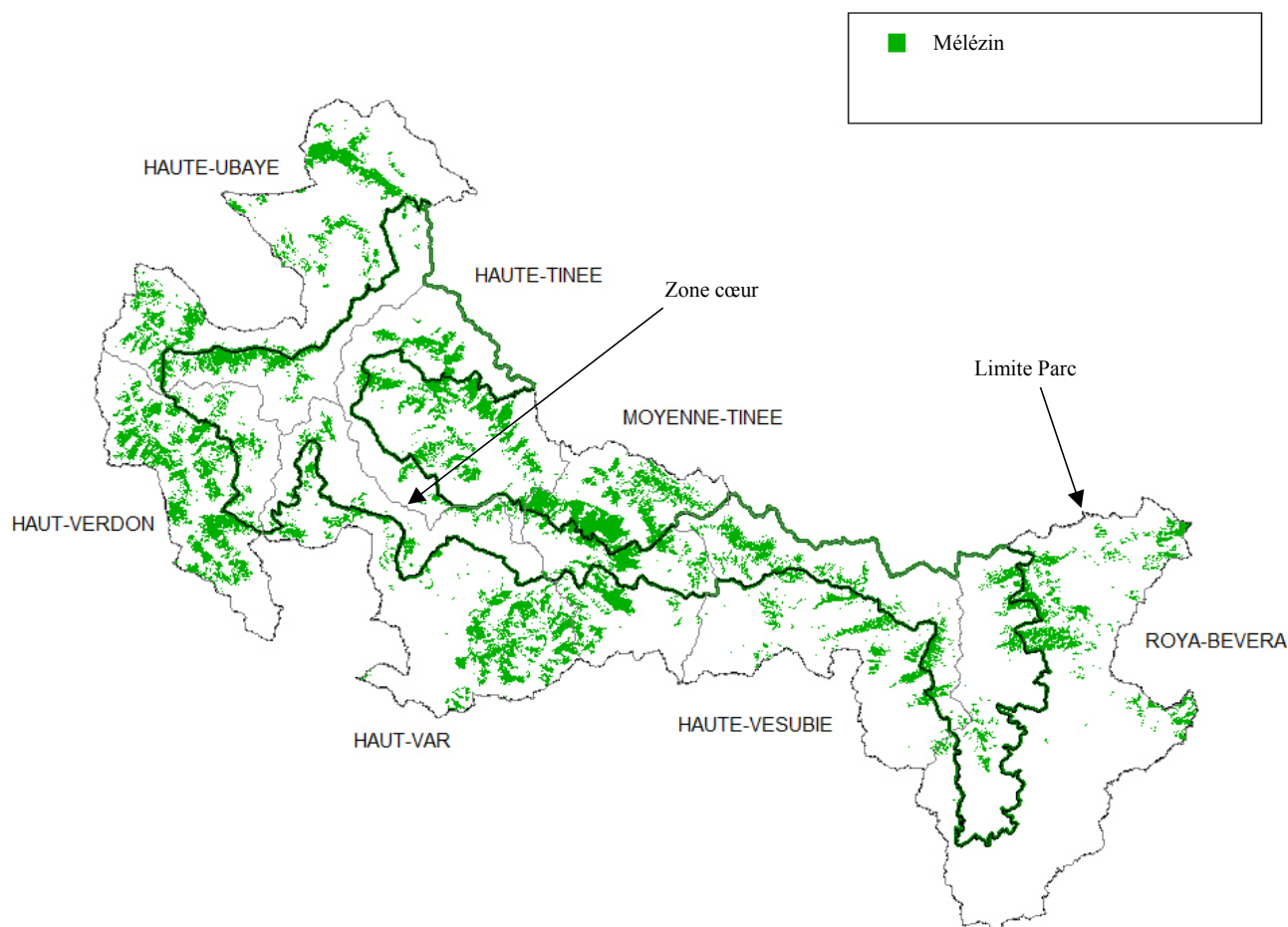


Fig. 1 : Répartition du mélézin dans le PN Mercantour.

possible à l'échelle d'un massif, sur une période de temps maximale.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel utilisé optimise les possibilités actuelles d'étude, en combinant les avantages de l'analyse auditive sur le terrain, et de l'analyse informatique postérieure : détecteurs hétérodyne / expansion de temps Pettersson D980 et D1000X, associés au logiciel BatSound (Pettersson Elektronik AB ; Suède).

Les séances d'écoute débutent dès le crépuscule (on retient l'heure moyenne du premier contact à une période donnée de la saison) et se déroulent à poste fixe. Le temps d'écoute est divisé en tranches de cinq minutes, à l'intérieur desquelles sont notés les contacts acoustiques et les informations s'y rattachant.

Les résultats quantitatifs expriment une mesure de l'activité et non une abondance de chauves-souris : un même individu chassant en aller et retour peut être noté plusieurs fois. La problématique est donc bien ici de mesurer et comparer l'attractivité des peuplements de Mélèzes pour les chiroptères à travers leur activité de chasse et non leur nombre d'individus.

Les méthodes de quantification de l'activité obéissent souvent prioritairement aux exigences des traitements statistiques ; elles doivent aussi tenir compte des biais liés à la collecte de l'information (qualité des microphones par exemple) ; enfin elles doivent s'efforcer de restituer au mieux la réalité de la pression d'utilisation de l'habitat par les chiroptères en activité nocturne, *via* leurs émissions acoustiques : un contact furtif dure environ cinq secondes, mais souvent l'individu émetteur reste audible en continu durant plusieurs minutes, et il serait fallacieux de donner la même valeur à deux séquences sonores durant respectivement 2 et 130 secondes. Les caractéristiques de l'unité de quantification de l'activité sont donc primordiales dans l'interprétation des résultats. De nombreuses études sur le continent américain appliquent la méthode de « site occupancy », dominée par des objectifs de traitements statistiques : simple probabilité de détection binaire (présence ou absence) sur des pas de temps très importants, allant de l'heure à la soirée d'enregistrement (MC KENZIE *et al.*, 2002). A l'opposé d'autres études opèrent une comptabilité des signaux (GORRESEN *et al.*, 2008), fastidieuse et trop sensible aux différences de sensibilité entre microphones. Beaucoup d'études en Europe définissent un contact comme l'occurrence d'une espèce pour chaque tranche de cinq secondes d'écoute (correspondant à la durée moyenne d'une séquence sonar) multipliée par le nombre d'individus entendus en simultané (discernable en hétérodyne jusqu'à cinq individus maximum grâce aux différences individuelles de rythme, et de fréquence pour les signaux à composante QFC). Cette dernière méthode, utilisée dans la présente étude, a l'avantage



Photo 1 : Vieux Mélèze âgé de 700 ans environ dans le vallon de Sestrière.

de mettre en évidence à la fois des variations fines de l'activité instantanée et des variations de grandes amplitudes sur le long terme (BARATAUD, 2012) ; elle est cependant sensible aux variations de caractéristiques des détecteurs (Haquart, comm. pers.) et nécessite donc une harmonisation du matériel utilisé.

Le type d'activité est précisé : chasse (présence de phase de capture ou d'un rythme typique de recherche de proies), transit (rythme témoignant d'une recherche passive d'obstacles sur un long trajet linéaire) ou social (cris sociaux de types territoriaux ou nuptiaux). Ce paramètre qualitatif permet de pondérer les biais liés au simple calcul du temps d'utilisation d'un habitat par un chiroptère, comme dans les études de radio pistage où le type d'activité de l'animal reste largement inconnu.

Les contacts, selon le comportement acoustique plus ou moins discriminant de l'animal, et la qualité de réception (durée, intensité), sont attribués à une espèce, un genre, un groupe d'espèces ou à un chiroptère indéterminé. Dans la mesure du possible, les contacts sont identifiés instantanément ; pour les plus complexes, ils sont enregistrés et identifiés ultérieurement par analyses auditive et informatique combinées. L'identification est réalisée selon la méthode d'identification acoustique des chiroptères développée en France depuis 1988 (BARATAUD 1996, 2002b, 2012). Les contacts sont rattachés aux variables environnementales correspondant

à la station d'écoute, pour permettre de corrélérer les indices d'activité (n. de contacts/heure) avec les habitats inventoriés.

Les inventaires ont été répartis sur 6 années (2004 à 2009), durant la période entre le 20 juillet et le 30 août. La tranche altitudinale de l'étude varie entre 1785 et 2220 m. Trois types de peuplements ont été retenus, chacun se déclinant selon deux sous-types (Tableau 1). Pour chacun des sous-types, des stations distantes d'au

moins 60 m sont inventoriées selon la méthode des points d'écoute; ces relevés ont lieu en cœur de peuplements homogènes et de manière à éviter que les résultats soient influencés par un autre type d'habitat proche.

Pour chaque sous-type, des stations sont sélectionnées, sur lesquelles trois heures d'écoute sont réparties sur trois soirées consécutives afin d'évaluer la variabilité d'une soirée à l'autre. La chronologie des heures d'écoute sur une même station est décalée d'un soir à l'autre afin

Tableau 1 : Typologie générale

Type de mélèzin	Sous-type : faciès de sous-bois
Mélèzin pur vieux (Mpv) (100 à 150 ans, avec arbres de 300 à 700 ans)	lande dominante (la)
	herbacé dominant (he)
Mélèzin pur mature (Mpm) (100 à 150 ans)	lande dominante (la)
	herbacé dominant (he)
Mélèzin mixte mature (Mmm) avec Pin cembro et Epicéa (100 à 150 ans)	lande dominante (la)
	(herbacé absent de la zone Parc)



Photo 2 : Lande à Rhododendron et Myrtille en sous-bois de Mélèzes.

d'estomper les éventuelles variations dues aux différents moments de la soirée. Le temps d'écoute par soirée est limité aux trois heures qui suivent le crépuscule, car elles correspondent au maximum d'activité de chasse des chiroptères toutes espèces confondues. Sur chaque station, 21 variables sont relevées (Tableau 2), afin d'évaluer l'influence de paramètres biotiques et abiotiques sur l'activité des chiroptères présents. La météo est dans la mesure du possible considérée comme une constante : en cas d'intempéries empêchant les relevés ou faussant leur validité, une soirée de remplacement est prévue sur les mêmes stations.

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé à l'aide du logiciel R (version 2.8.1). Le test de Shapiro-Wilk a été utilisé pour vérifier la normalité de chaque groupe au sein de chaque variable. Le test de Bartlett a vérifié l'équivalence de chaque groupe au sein de toutes les variables. Selon la nature des données basées sur des moyennes nous avons utilisé des tests paramétriques ou non paramétriques tels que le test de Kruskal-Wallis et celui de Wilcoxon.

Commentaires liés au Tableau 2 :

- Classes d'âges : les deux catégories retenues proviennent de l'historique des peuplements dans le massif du Mercantour (voir chapitre « Introduction »). La densité de vieux arbres sur une parcelle influence l'abondance des chiroptères de deux manières : la capacité d'accueil en gîte (nombre de cavités, fissures, cassures...), et la guildes des insectes saproxyliques, qui constitue une ressource alimentaire exploitée par de nombreuses espèces.
- Mixité des peuplements : le Mélèze est une essence post-pionnière, qui est appelée naturellement à préparer l'arrivée d'autres essences, en l'occurrence le Pin cembro et l'Épicéa sur la zone considérée. Quelques stations existent en zone centrale, pouvant permettre de tester l'influence de cette mixité sur l'activité des chiroptères et donc la disponibilité en insectes proies. Le choix des stations porte sur des peuplements où la couverture des essences secondaires se situe entre 20 et 40 %.



Photo 3 : Sous-bois de Mélèzes à végétation herbacée.

Tableau 2 : Informations générales et variables descriptives des peuplements notées sur chaque point d'écoute ; liste des rubriques présentes sur les fiches de relevés (à gauche) et définition de certaines variables (à droite)

SECTEUR		TYPE	NOTE	DÉFINITION
COMMUNE		Taille station (description du type de végétation)		rayon de 20 m autour du point d'écoute, sauf pour la strate arborée: rayon de 30 m
SITE		diamètre arbres		diamètre (à 1,30 m de hauteur) moyen des tiges représentatives de la station
ALTITUDE		strate arbustive		ligneux hauteur 0,5 m à 4 m
EXPOSITION		strate buissonnante		ligneux hauteur < 0,5 m
CODE HABITAT		strate herbacée		végétation non ligneuse hauteur < 0,5 m
N° POINT ECOUTE		hauteur végétation herbacée	basse	< à 20 cm
Coordonnées UTM	X Y		haute	> à 20 cm
Strate arborée dominante	Essence	couverture strate végétale ou rochers	1	< 10%
	Diamètre		2	10 à 40%
	Couverture		3	40 à 80%
			4	80 à 100%
Strate arborée secondaire	Essence Diamètre Couverture	trouée		espace ouvert dans la canopée, d'une surface inf. à 500 m²
Strate arbustive	Essence Diamètre Couverture	milieu forestier: distance du point d'écoute à une trouée	1	point distant de moins de 20 m de la lisière de la trouée
	2		point distant de plus 20 m	
Strate buissonnante	Essences Couverture	distance du point d'écoute à la lisière	1	point distant de moins de 20 m de la lisière
	2		point distant de plus 20 m	
Strate herbacée	Essences Couverture Hauteur	densité de mélèzes > 300 ans	n / ha	n de tiges dans un rayon de 30 m autour du point d'écoute, à multiplier par 4 pour obtenir la densité à l'hectare
	Distance cours d'eau ou sol hygromorphe		hygro	sol engorgé ou présence de suintements
			1	cours d'eau à moins de 20 m
Couverture rochers Densité mélèzes > 300 ans Distance trouée Distance cours d'eau ou sol hygromorphe Distance lisière Pâturage		pâturage	2	cours d'eau entre 20 et 100 m
	3		cours d'eau à plus de 100 m	
	oui		sous-bois pâturé depuis moins de 2 semaines	
	non		sous-bois non pâturé depuis plus de 3 semaines	

- Type de sous-bois/usage: le pâturage est une composante ancienne et importante des écosystèmes montagnards. Sa pression et son ancienneté déterminent la nature du sous-bois: la couverture herbacée est positivement corrélée à la pression de pâturage, alors que les couvertures buissonnante et arbustive sont corrélées négativement à cette pression. Les types de sous-bois et d'usages conditionnent la diversité et l'abondance de l'entomofaune (insectes liés à telle ou telle sous-strate et aux déjections du bétail).
- Densité de la couverture arborée: elle influence dans une large mesure la qualité et la densité des strates du sous-bois, qui sont potentiellement l'hôte d'une entomofaune accessible aux chiroptères en chasse.

De plus, dans les mélézins clairsemés, la canopée en nappe disruptive augmente l'effet de lisière verticale, et par suite la surface de feuillage exploitable pour les espèces glaneuses comme la pénétrabilité des peuplements pour des espèces de chiroptères au vol rapide et peu manœuvrable.

- Distance à l'eau: la présence d'eau courante ou stagnante est susceptible d'influencer positivement (éclosion d'insectes au cycle larvaire aquatique) ou négativement (effet thermique négatif des fonds de vallon pouvant inhiber l'activité d'une partie de l'entomofaune) l'activité des chiroptères. Il est intéressant de tester ces influences en comparaison avec les stations éloignées de l'eau.

RÉSULTATS

Répartition des inventaires

La volonté de répartir au mieux les sites d'étude sur l'ensemble du Parc pour chacun des types de mélèzin étudié s'est heurtée à la faible représentation de plusieurs d'entre eux (mélèzin âgés, mélèzin mixte sur lande) ou à leur absence sur une surface significative (mélèzin mixte sur herbe). Au final sept sites (zone géographique cohérente constituée d'un vallon et ses crêtes) ont été sélectionnés ; ils totalisent 94 stations et se répartissant comme suit :

- mélèzin mixte (lande) : 1 site, 21 stations
- mélèzin pur vieux : 1 site, 13 stations
- mélèzin pur mature : 5 sites, 60 stations

La Figure 2 montre la disposition géographique des sites sur la zone Parc. De l'ouest à l'est les sites sont :

- Lac d'Allos
- Estenc
- Sestrière
- Amprène
- Vallon de Longon
- Haut-vallon de Mollières
- Vallon de Fontanalbe.

Ces sept sites contiennent de un à quatre groupes de stations (Tableau 3) suffisamment éloignés pour justifier des différences globales (type de peuplement, altitude, exposition du versant, etc.).

Face à la difficulté au sein du Parc de trouver plusieurs sites correspondant aux types «mélèzin pur avec vieux arbres > à 300 ans», et «mélèzin mixte à Pin cembro-Epicéa», il a été décidé de répéter l'écoute sur certaines des stations sélectionnées pour les seuls sites représentatifs de ces deux types (respectivement le vallon de Sestrière-la Braisse en Haute-Tinée, et le haut-vallon de Mollières en Vésubie) ; cette répétition, produisant 3 sessions à deux ans d'intervalle, a permis d'obtenir des temps d'écoute cumulés significatifs, mais aussi d'évaluer la variabilité interannuelle de l'abondance d'activité sur un même site.

Composition spécifique

La faune chiroptérologique potentiellement présente dans ce secteur géographique et à ces altitudes s'élève à 24 espèces (Groupe Chiroptères de Provence, comm. pers.). Cinq autres espèces (*Rhinolophus ferrumequinum*, *R. euryale*, *Plecotus austriacus*, *Myotis oxygnathus*, *M. capaccinii*) sont connues dans la région, mais leur

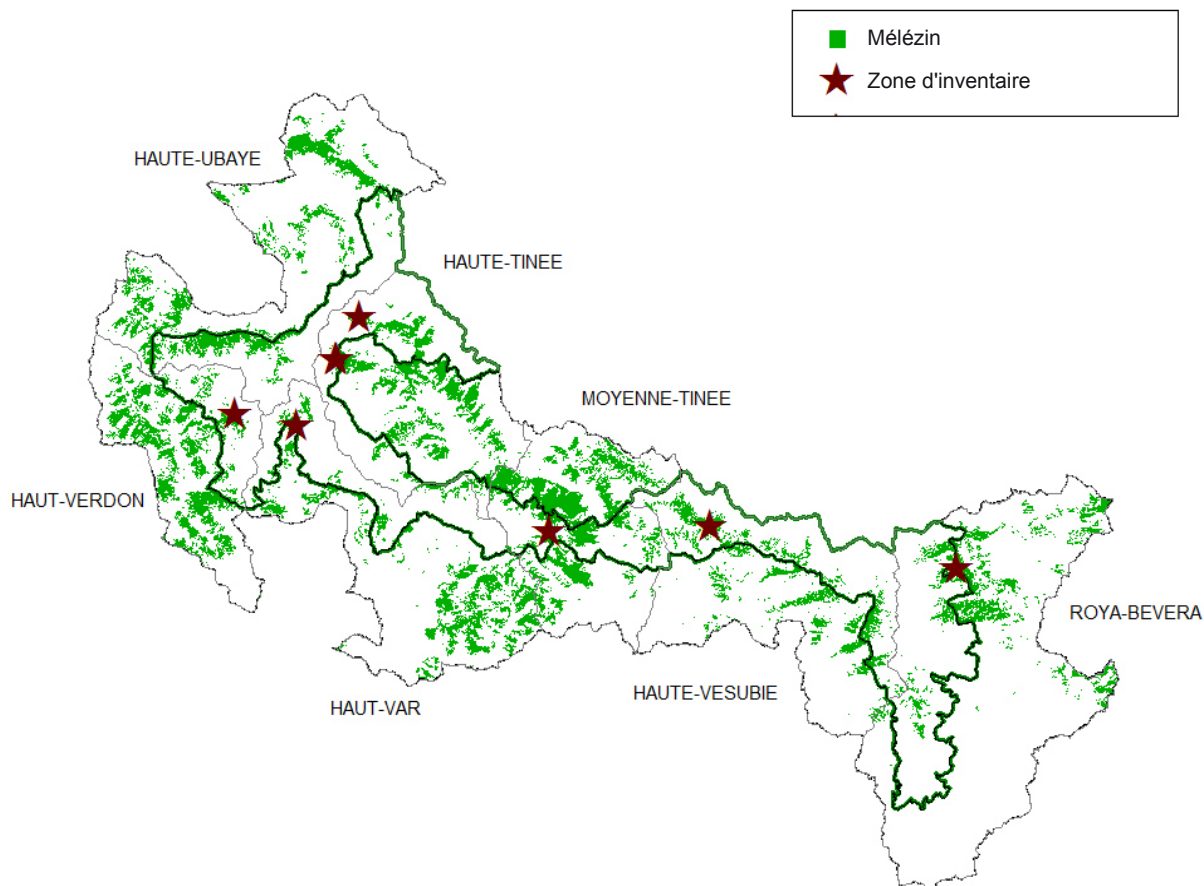


Fig. 2 : Répartition des sites d'étude dans le PN Mercantour.

Tableau 3 : Liste des sites inventoriés avec les secteurs du Parc National, les groupes de stations et les types forestiers qui leurs correspondent. Légende : Mpv = Mélèzin pur vieux ; Mpm = Mélèzin pur mature ; Mmm = Mélèzin mixte mature ; la = sous-bois buissonnant ; he = sous-bois herbeux.

Secteur PN	Site	Groupe de stations	Type, sous-type
Haute-Tinée	Amprène	Bois d'Amprène	Mpm,la
	Sestrière	Vallon de la Braise	Mpv,he
			Mpv,la
Haut-Var	Estenc	Bois d'Estenc	Mpm,he
		Vallon de Sanguinière	Mpm,he
Haut-Verdon	Lac d'Allos	GR sous parking du Laus	Mpm,he
		lisière serpentine	Mpm,he
		sentier entre Tête ronde et lac d'Allos	Mpm,he
		sentier entre Tête ronde et sentier du Pelat	Mpm,he
Moyenne-Tinée	Vallon de Longon	Crête de Gravières	Mpm,he
		Les Goures	Mpm,he
		Mont Longon	Mpm,he
Roya	Vallon de Fontanalbe	Gias de l'Angelère	Mpm,he
		La Gasta	Mpm,he
Vésubie	Haut-vallon de Mollières	Agnellière	Mpm,la
		Germas	Mmm,la
		Ingolf	Mmm,la

Tableau 4 : Liste des sites inventoriés avec les espèces recensées ; *Rhinolophus hipposideros* et *Pipistrellus pygmaeus* sont potentiellement attendues dans la zone d'étude mais non contactées ; les complexes d'espèces au sein du genre *Plecotus* ne comptent dans le total des taxons que lorsque aucune des espèces incluses n'a été identifiée de façon certaine.

Espèces (nom latin)	Espèces (nom français)	Sestrière	Mollières	Amprène	Ht-Var	Fontanalbe	Allos	Longon	Total
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Petit Rhinolophe								
<i>Myotis daubentonii</i>	Murin de Daubenton	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myotis brandtii</i>	Murin de Brandt	X	X	X	X		X		X
<i>Myotis mystacinus</i>	Murin à moustaches	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myotis alcaethoe</i>	Murin d'Alcaethoe	X	X	X	X	X	X		X
<i>Myotis emarginatus</i>	Murin à oreilles échancrées	X	X	X					X
<i>Myotis nattereri</i>	Murin de Natterer	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myotis bechsteinii</i>	Murin de Bechstein	X	X	X	X				X
<i>Myotis myotis</i>	Grand Murin		X	X					X
<i>Nyctalus noctula</i>	Noctule commune	X	X						X
<i>Nyctalus leisleri</i>	Noctule de Leisler	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	Grande Noctule		X		X				X
<i>Eptesicus serotinus</i>	Sérotine commune	X				X			X
<i>Eptesicus nilssonii</i>	Sérotine de Nilsson	X					X		X
<i>Vespertilio murinus</i>	Sérotine bicolore	X			X	X			X
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Pipistrelle commune	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Pipistrellus nathusii</i>	Pipistrelle de Nathusius	X	X						X
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	Pipistrelle de Kuhl	X	X		X	X	X		X
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	Pipistrelle pygmée								
<i>Hypsugo savii</i>	Vespère de Savi	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Plecotus auritus</i>	Oreillard roux	X	X	X			X	X	X
<i>Plecotus macrobullaris</i>	Oreillard montagnard	X					X		X
<i>P. auritus/macrobullaris</i>	O. roux/montagnard		[X]	[X]	X			[X]	
<i>P. austriacus/macrobullaris</i>	O. gris/montagnard						[X]	[X]	
<i>Barbastella barbastellus</i>	Barbastelle d'Europe	X	X	X					X
<i>Tadarida teniotis</i>	Molosse de Cestoni	X	X	X	X	X	X	X	X
TOTAL		20	18	14	14	11	13	8	22

Tableau 5 : Liste des espèces recensées pour chaque type de mélézin inventorié. Légende : Mpv = Mélézin pur vieux ; Mpm = Mélézin pur mature ; Mmm = Mélézin mixte mature ; la = sous-bois buissonnant ; he = sous-bois herbeux.

Espèces	Mpv,la	Mmm,la	Mpm,la	Mpv,he	Mpm,he
<i>Myotis daubentonii</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis brandtii</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis mystacinus</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis alcathoe</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis emarginatus</i>	X	X	X	X	
<i>Myotis nattereri</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis bechsteinii</i>	X	X	X		X
<i>Myotis myotis</i>		X	X		
<i>Nyctalus noctula</i>		X		X	
<i>Nyctalus leisleri</i>	X	X	X	X	X
<i>Nyctalus lasiopterus</i>		X			X
<i>Eptesicus serotinus</i>	X			X	X
<i>Eptesicus nilssonii</i>	X			X	X
<i>Vespertilio murinus</i>				X	X
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	X	X	X	X	X
<i>Pipistrellus nathusii</i>	X	X		X	
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	X	X		X	X
<i>Hypsugo savii</i>	X	X	X	X	X
<i>Plecotus auritus</i>	X	X	X		X
<i>Plecotus macrobullaris</i>	X			X	X
<i>Plecotus auritus/macrobullaris</i>		[X]	[X]	[X]	
<i>Plecotus austriacus/macrobullaris</i>					[X]
<i>Barbastella barbastellus</i>	X	X	X	X	
<i>Tadarida teniotis</i>	X	X	X	X	X
TOTAL	18	18	14	18	17

caractère thermophile rend peu probable l'occupation des zones au-dessus de 1800 m.

Au cours de ce programme, 22 espèces ont été contactées avec un niveau d'identification certain, ce qui représente 91,6 % de la diversité attendue. Seuls manquent *Pipistrellus pygmaeus* et *Rhinolophus hipposideros*.

Les Tableaux 4 et 5 ventilent la présence des taxons respectivement sur les différents sites et dans les types de mélézins.

Hormis le vallon de Longon, tous les sites sont au-dessus de 50 % de la diversité maximale, avec un record (20 espèces) pour le vallon de Sestrière, la seule station significative (par sa surface) de vieux Mélèzes dans le Parc du Mercantour. Le haut-vallon de Mollières, site unique de mélézin mixte, est un peu moins riche, mais très proche avec ses 18 espèces ; les trois espèces de sérotines présentes à Sestrière (phénomène remarquable, *E. serotinus* étant rare à ces altitudes) manquent à Mollières qui cependant accueille le Grand Murin. Par leur richesse spécifique, Sestrière et Mollières s'avèrent donc être des sites exceptionnels.

La répartition par types de mélézins montre peu de différences qualitatives, même si le mélézin pur

mature sur lande (Mpm,la), surtout représenté par le Bois d'Amprène, semble moins riche en espèces. Parmi les espèces absentes du mélézin pur mature sur herbe (Mpm,he), deux (*M. emarginatus* et *B. barbastellus*) sont présentes dans tous les autres types ; si l'on intègre le fait que le mélézin pur vieux sur herbe (Mpv,he) n'est représenté qu'à Sestrière (site dominé par une couverture buissonnante), on peut formuler l'hypothèse que ces deux espèces seraient liées majoritairement à une couverture de lande et secondairement à la présence de vieux arbres.

L'ubiquité de *M. daubentonii* est conforme à ce que l'on connaît de cette espèce en plaine dans les forêts proches de cours d'eau ; elle est pourtant trompeuse dans ce cas précis : bien qu'étant présent sur 100 % des sites, il n'est relevé que sur 32 % des stations, et les résultats quantitatifs montreront un niveau d'activité faible (voir chapitre suivant). Les cours d'eau montagnards, avec leur faciès torrentueux, se prêtent mal au comportement de chasse spécialisé de cette espèce, qui nécessite des plages d'eau calme où la moindre ride créée par l'activité d'un invertébré en surface est détectée et exploitée par le Murin de Daubenton.

Au contraire, l'omniprésence sur les sites et types de

mélézins de *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *P. pipistrellus* et *H. savii* sont un bon reflet de leur fréquence sur les stations et de leur forte activité.

Niveau d'activité ; espèces

La disparité de l'intensité d'émission sonar des espèces contactées rend difficile toute comparaison des niveaux d'activités entre espèces (*N. lasiopterus* est audible à 200 mètres alors que *P. auritus* en sous-bois ne l'est qu'à moins de 5 mètres). Nous avons rassemblé les taxons par groupes d'intensités similaires, au sein desquels les indices d'activité peuvent être comparés (Tableau 6).

Au sein du groupe d'intensité d'émission faible, les chasseurs en poursuite (par ordre décroissant d'importance : *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. alcathoe*) sont plus actifs (71,9 % de l'activité des

taxons identifiés jusqu'à l'espèce au sein de ce groupe) que les glaneurs (*M. nattereri*, *M. bechsteinii*, *M. emarginatus*, *Plecotus* spp). Le groupe *Myotis* sp. rassemble les signaux appartenant sans nul doute à ce genre, mais dont les caractéristiques ne permettent pas de trancher entre deux ou trois espèces. La représentativité à plus de 2000 m de *M. emarginatus*, considéré comme thermophile, est remarquable bien que faible en valeur relative. *M. daubentonii*, plutôt commun en plaine, affiche une valeur plus faible que *M. brandtii* (encore récemment considéré comme rare en France); ceci peut être relié à son statut de spécialiste des surfaces d'eau calmes, rares à ces altitudes. Le genre *Plecotus* (2 espèces) représente 8,7% des contacts contre 91,3% pour le genre *Myotis* (7 espèces); si l'on tient compte de la disparité du nombre d'espèces au sein de chaque genre le rapport est quand même de 1 à 3; une telle différence est difficilement explicable par l'intensité des émissions plus faible chez les

Tableau 6 : Valeurs des résultats quantitatifs par espèces (classées par ordre décroissant d'activité au sein de chaque classe d'intensité); l'indice d'activité est exprimé en nombre de contacts par heure; le pourcentage du nombre de stations montre, sur la totalité des points d'écoute réalisés (n= 95), la proportion de ceux où l'espèce a été contactée.

Intensité d'émission	Espèces	N. contacts	Indice activité	N. stations	% stations
faible	<i>Myotis mystacinus</i>	1911	6,5	67	70,5 %
	<i>Myotis</i> sp.	931	3,2	77	81,1 %
	<i>Myotis nattereri</i>	685	2,3	63	66,3 %
	<i>Myotis brandtii</i>	559	1,9	34	35,8 %
	<i>Plecotus</i> sp.	434	1,5	67	70,5 %
	<i>Myotis daubentonii</i>	408	1,4	30	31,6 %
	<i>Myotis alcathoe</i>	356	1,2	34	35,8 %
	<i>Myotis bechsteinii</i>	50	0,2	7	7,4 %
	<i>Myotis emarginatus</i>	42	0,1	11	11,6 %
	<i>Plecotus auritus</i>	31	0,1	11	11,6 %
	<i>Plecotus macrobullaris</i>	5	0,0	2	2,1 %
moyenne	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	7160	24,3	79	83,2 %
	<i>Hypsugo savii</i>	3631	12,3	85	89,5 %
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	460	1,6	42	44,2 %
	<i>Barbastella barbastellus</i>	96	0,3	18	18,9 %
	<i>Pipistrellus nathusii</i>	20	0,1	3	3,2 %
	<i>Myotis myotis</i>	6	0,02	3	3,2 %
forte	<i>Tadarida teniotis</i>	1217	4,1	28	29,5 %
	<i>Nyctalus leisleri</i>	566	1,9	51	53,7 %
	<i>Eptesicus nilssonii</i>	55	0,2	4	4,2 %
	<i>Eptesicus serotinus</i>	46	0,2	6	6,3 %
	<i>Vespertilio murinus</i>	17	0,1	6	6,3 %
	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	6	0,0	4	4,2 %
	<i>Nyctalus noctula</i>	4	0,0	1	1,1 %
	<i>Nyctalus noctula</i>	1	0,0	1	1,1 %
	<i>Chiroptera</i> sp.	26	0,6	17	17,9 %
Total		18 717	63,4	95	

oreillards, car c'est surtout valable en forêt dense, ce qui n'est pas le cas ici ; ces chasseurs de lépidoptères ont une niche sans doute plus étroite que l'ensemble des murins.

Le groupe à intensité moyenne est largement dominé par *P. pipistrellus* ; *H. savii* affiche une valeur moitié moindre, bien qu'ayant un sonar plus intense. Les trois autres espèces ont un niveau très bas : *P. kuhlii* dont la seule présence est déjà remarquable à ces altitudes, *B. barbastellus* dont la spécialisation alimentaire limite certainement sa distribution comme son abondance, et *P. nathusii* dont le statut de visiteuse en migration rend très improbable l'existence d'une population résidente à ces altitudes. Concernant *P. nathusii*, sur les 20 contacts reçus, 18 proviennent de Sestrière (29 août 2004 et 7 août 2006) et un de Mollières (10 août 2007) ; ces dates correspondent bien aux arrivées des premières migratrices en provenance du nord-ouest de l'Europe.

Le groupe des espèces à forte intensité d'émission affiche des indices plus faibles que la plupart des espèces à intensité faible ou moyenne ; les milieux inventoriés attirent donc majoritairement des espèces de sous-bois et de canopée, ce qui confère un excellent niveau de confiance aux interprétations liées aux relations entre niveaux d'activité des chiroptères et variables forestières.

Le groupe *Chiroptera* sp. est constitué de quelques contacts (0,1 %) trop furtifs ou mauvais en qualité pour être exploitables pour l'analyse auditive ou informatique.

Niveau d'activité ; habitats

Tranches horaires :

L'activité des chiroptères sur la zone d'étude est généralement centrée sur le milieu de la soirée (Fig. 3). La tranche 21-22 h plus faible pourrait indiquer une sortie plus tardive à ces altitudes, ou bien une arrivée décalée dans l'hypothèse où les individus ne gîteraient pas sur place (peut-être plus bas dans la vallée). Sestrière, unique site prospecté durant la session 2004 (Tableau 7), constitue l'exception : l'activité y était significativement supérieure en début de nuit (tranches 20-21 et 21-22 h) ; ce phénomène pourrait être lié aux nombreux vieux

Tableau 7 : Indices d'activités (exprimés en nombre de contacts / heure) selon la tranche horaire et les années (en italique : indices les plus faibles ; en gras : indices les plus forts).

Heure légale	Indice horaire						
	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Moyenne
20	90						90,0
21	62	<i>33,8</i>	<i>93,5</i>	<i>52,1</i>	<i>45,8</i>	<i>22,8</i>	51,7
22	<i>49,7</i>	59,4	150,6	107,7	55,9	56,6	80,0
23	<i>22,2</i>	70,5	141,5	130,1	70,2	52,8	81,2
24	<i>16,3</i>	<i>31,5</i>	125,8	136,1	79,0	32,6	70,2
1						<i>15,7</i>	<i>15,7</i>

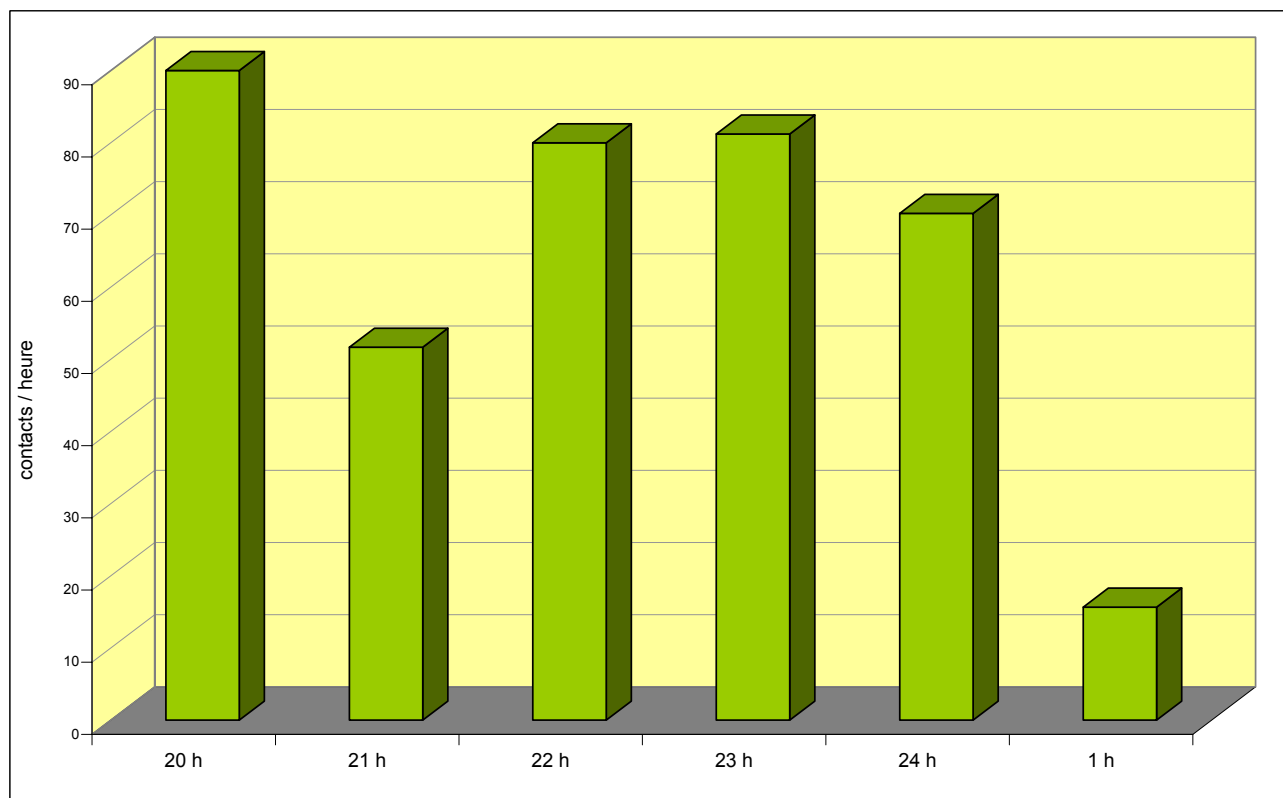


Fig. 3 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon la tranche horaire.

arbres qui, ajoutés aux pierriers, offrent une disponibilité en gîtes certainement très supérieure à celle des autres sites inventoriés.

Quant à la dernière heure c'est sans doute la baisse d'activité des diptères (surtout crépusculaires) et la chute des températures qui pourraient être les facteurs limitants ; ce phénomène se retrouve dans la plupart des écosystèmes, y compris en plaine.

Position sur pente :

Les stations d'écoute ont été réparties selon leur position sur la pente, entre les bas de vallon proches d'un ruisseau ou à fond humide (35,6 % du temps d'écoute), les hauts de pente proches de la limite supérieure de la forêt (33,6 % du temps d'écoute), et les peuplements à mi-pente (30,8 % du temps d'écoute). L'activité évolue le long d'un gradient décroissant du bas vers le haut (Fig. 4), étant significativement supérieure en bas de pente par rapport au haut de pente ($p < 0,05$; test de Kruskal-Wallis). Il est probable que les causes soient liées d'une part à l'effet attractif des milieux humides pour la guildes d'insectes au cycle larvaire aquatique, augmentant la disponibilité alimentaire dans les fonds de vallon, et d'autre part aux facteurs limitants (vent, fraîcheur) des plus hautes altitudes. Il est apparu par ailleurs, sur plusieurs stations situées à mi-pente, que les valeurs étaient supérieures

lorsqu'elles étaient situées en bordure d'un talweg (sans eau courante la plupart du temps, mais générant quand même un effet d'humidité ambiante) formant un couloir plus ou moins encaissé courant le long de la pente.

Exposition :

Un seul site s'est prêté de façon significative à une comparaison d'activité entre versants d'expositions différentes : le vallon de Longon (Moyenne-Tinée) ; nos relevés effectués sur ce site en 2008 ont alterné entre versant nord et versant sud, les stations se faisant face à peu de distance. Aucune différence de structure forestière ni d'usage ne pouvait être notée entre les deux versants (tous deux pâturés), hormis un sous-bois manifestement plus sec côté sud ; si une différence d'activité des chiroptères apparaissait entre versants, il y avait donc une forte probabilité pour qu'elle soit reliée à ce facteur : la strate herbacée plus éparsée et jaunée offrait certainement une capacité d'accueil amoindrie en cette période estivale pour des larves et adultes d'insectes. Cette hypothèse semble fondée (Fig. 5) : le versant nord, avec un sous-étage herbeux dense et frais, cumule un indice de 113,9 c/h contre 16,3 c/h pour le versant sud ; l'activité au sud est significativement inférieure à celle au nord ($p < 0,05$; test de Wilcoxon).

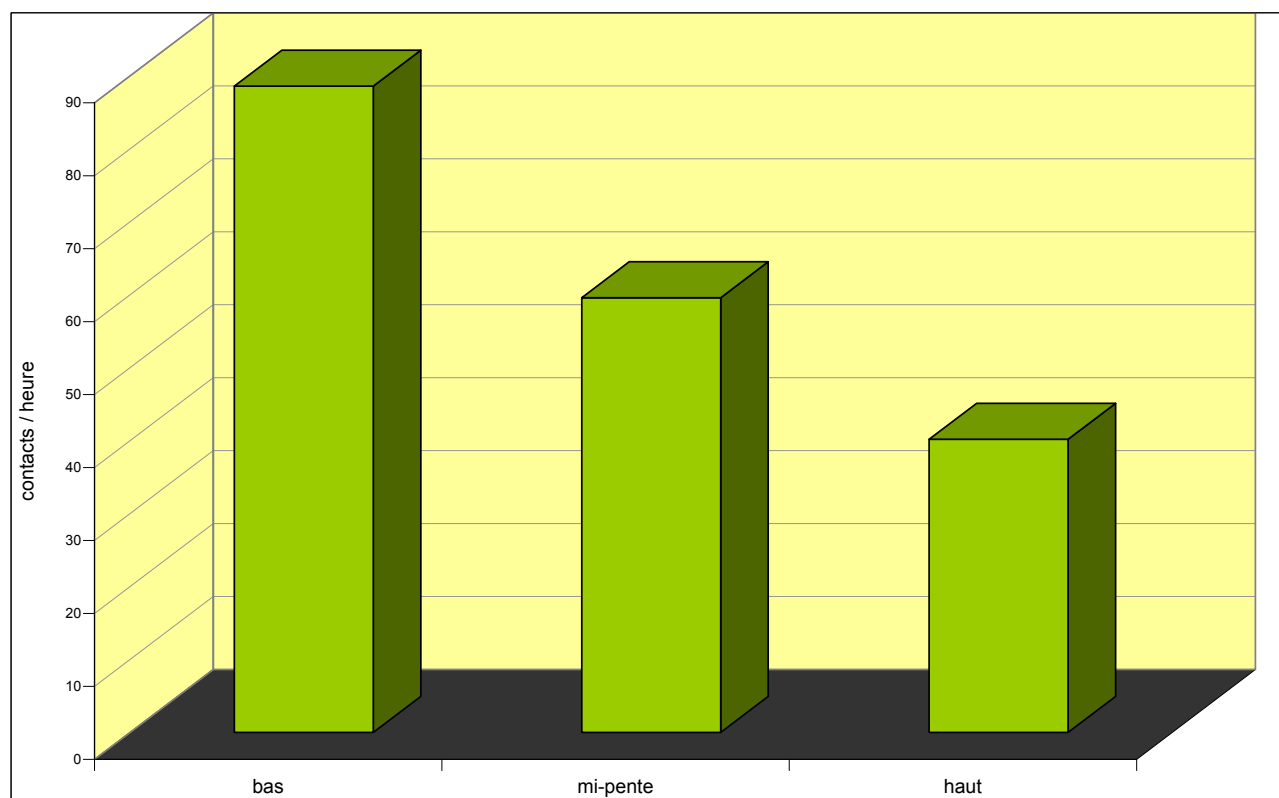


Fig. 4 : Indices d'activités (exprimés en nombre de contacts / heure) selon la position sur pente.

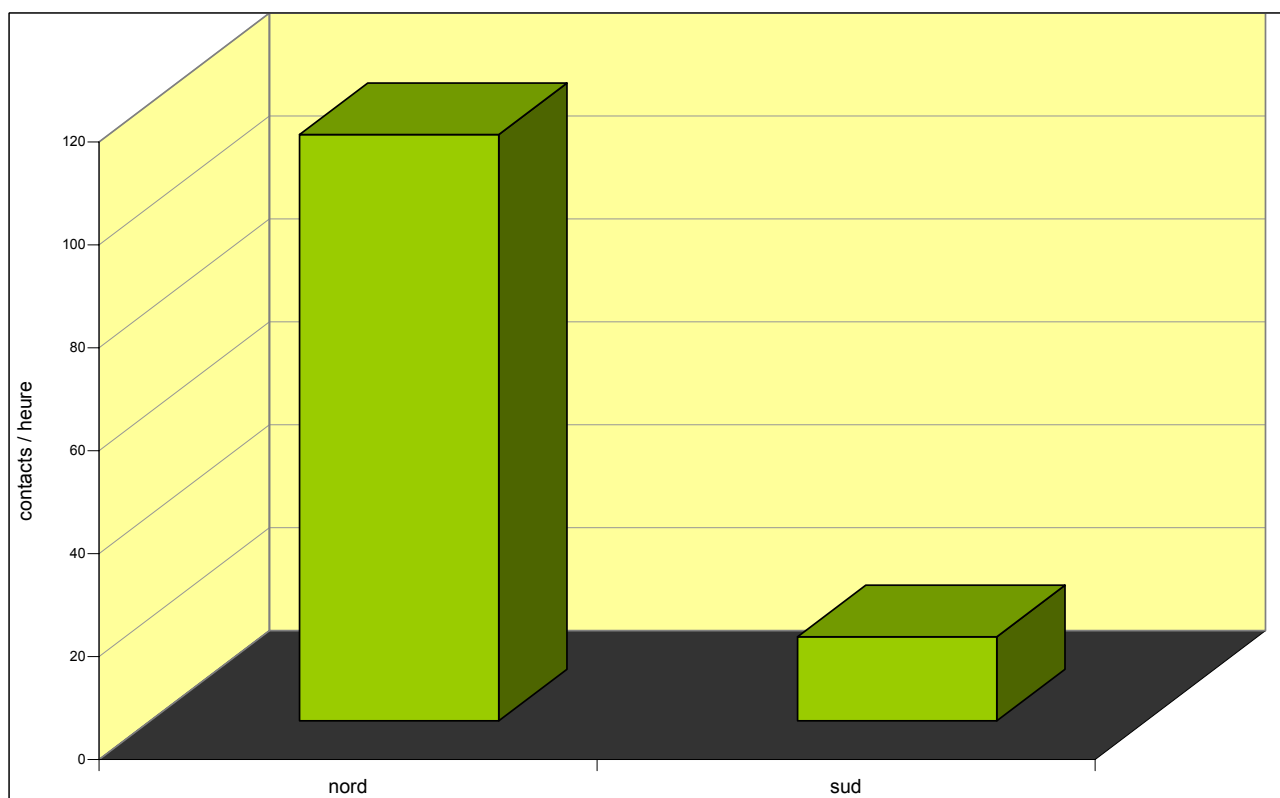


Fig. 5 : Indices d'activités (exprimés en nombre de contacts / heure) selon l'orientation.

Sites :

Les valeurs d'activité d'un site à l'autre varient, mais dans une fourchette de relativement faible amplitude ; ces variations sont souvent dues à la présence ou l'absence d'une espèce de haut vol, audible de loin, dont l'activité de chasse, s'inscrivant sur un parcours de plusieurs dizaines de kilomètres, peut s'exercer de façon ponctuelle à un endroit donné durant plusieurs minutes ; c'est le cas par exemple au vallon de Longon où des individus de *T. teniotis* ont régulièrement fréquenté le site, lui accordant une activité globale forte sans que les espèces de sous-bois (meilleures indicatrices) en soient responsables.

Une exception remarquable s'est présentée en 2006 dans le vallon de Fontanalbe (secteur de la Roya) constitué de mélézin pur mature sur herbe : une première série de stations à la Gias de l'Angelère a été inventoriée, avec des résultats très faibles (plot le plus à droite sur la Figure 6) ; puis, au cours des trois soirées suivantes, une deuxième série de six stations a été couverte à 650 m de distance au sud sur le bas d'un autre versant (site de La Gasta) ; l'activité durant ces trois soirs a atteint des records, avec une moyenne de 345,8 c/h. Les espèces les plus actives sur ce site étaient :

- *P. pipistrellus* : 268,1 c/h, contre 8,4 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés ;
- *M. mystacinus* : 44,6 c/h, contre 4 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés ;

- *M. alcaethoe* : 13,1 c/h, contre 0,4 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés ;
- *M. daubentonii* : 8,1 c/h, contre 0,9 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés ;
- *Plecotus* spp : 5,2 c/h, contre 1,2 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés ;

Les espèces de haut-vol, moins liées à la nature des micro habitats au sol, ne représentent que quatre contacts (deux de *N. leisleri*, deux de *T. teniotis*).

Cette activité digne des habitats les plus productifs, comme les forêts méso-hygrophiles des Antilles (BARATAUD *et al.*, 2010), est rarissime en forêts tempérées, y compris en plaine ; il est regrettable de ne pas avoir pu revenir sur le site pour vérifier s'il s'agissait d'une concentration ponctuelle ou d'un phénomène constant. Quoiqu'il en soit, rien de concluant dans la nature et la structure forestières du site ne peut expliquer cette abondance étonnante (si ce n'est une herbe haute riche en ombellifères fleuries), contrastant fortement avec le site de Gias de l'Angelère pourtant tout proche et inventorié juste avant, qui lui a donné les résultats les plus faibles du programme (9,3 c/h). Nous considérons comme très probable l'hypothèse d'une influence extérieure dominante, liée à des facteurs autres que les variables forestières testées dans ce programme : présence des bâtiments de ferme tout proches pouvant accueillir des individus en repos diurne par exemple.

Ces éléments nous ont conduits à ne retenir les résultats

de La Gasta que pour les requêtes globales présentées ci-dessus; ce site a été retiré des analyses concernant les variables forestières, afin de neutraliser son influence écrasante sans doute étrangère à la problématique étudiée (Fig. 6).

Types et sous-types de mélèzin :

Seuls les sous-types appartenant au type mélèzin pur mature ont pu être étudiés sur plus d'un site (le mélèzin mixte n'étant présent qu'à Mollières, et le mélèzin vieux qu'à Sestrière). Pour les autres types les moyennes masquent une certaine disparité.

Au sein du type mélèzin pur mature sur lande, deux sites ont fait l'objet de relevés : le bois d'Amprène (56,2 c/h) et l'Agnellière au-dessus de Mollières (14,7 c/h);

Le type mélèzin pur mature sur herbe recouvre plusieurs groupes de stations : la Gias de l'Angelère (Fontanalbe) en Roya (9 c/h); Sanguinière (Estenc) dans le Haut-Var (15,8 c/h); le Bois d'Estenc dans le Haut-Var (49 c/h); Allos dans le Haut-Verdon (29,9 c/h); Longon et Gravières en Moyenne-Tinée (81,6 c/h).

- Ces variations sont classiques dans tous les inventaires, les sites ayant des caractéristiques historiques et un contexte global différents; mais elles sont souvent majoritairement dues aux espèces de haut vol, dont l'activité est plus aléatoire sur un site précis, car conditionnée par des facteurs échappant

plus à la nature du micro habitat forestier que pour les espèces de sous-bois. Pour évaluer l'influence des composantes tenant à la nature et à la structure d'un type de forêt, il est donc préférable de ne tenir compte que des espèces dont l'activité de chasse est intimement liée aux strates situées entre le sol et la canopée. Une exploitation séparée pour les sites de mélézins sur herbe (Fig. 7) montre les variations de l'influence des espèces de haut vol (*Nyctalus* spp, *T. teniotis*, *V. murinus*) sur un indice d'activité toutes espèces confondues; les chasseurs aériens ne représentent globalement que 6,3% des contacts, mais sur certains sites ils atteignent des valeurs très élevées (72% à Longon et 33,2% à Estenc par exemple). Les différences d'activité inter-sites sont estompées lorsqu'on ne retient que les espèces de sous-bois et de lisière; l'écart type est de 7,9 pour l'indice sans espèces de haut-vol et de 29,2 pour l'indice global; l'activité forte à Longon est due surtout à *T. teniotis*, qui est un mauvais indicateur du microhabitat au sol.

- Ainsi, afin d'avoir une vision plus juste des liens entre activité des chiroptères et variables forestières, les résultats ci-dessous ne prennent pas en compte les espèces de haut-vol.

Les types de mélézins n'ont pas tous la même potentialité d'accueil pour les chiroptères en chasse (Tableau 8; Fig. 8); ils s'étalent le long d'un gradient, où globalement

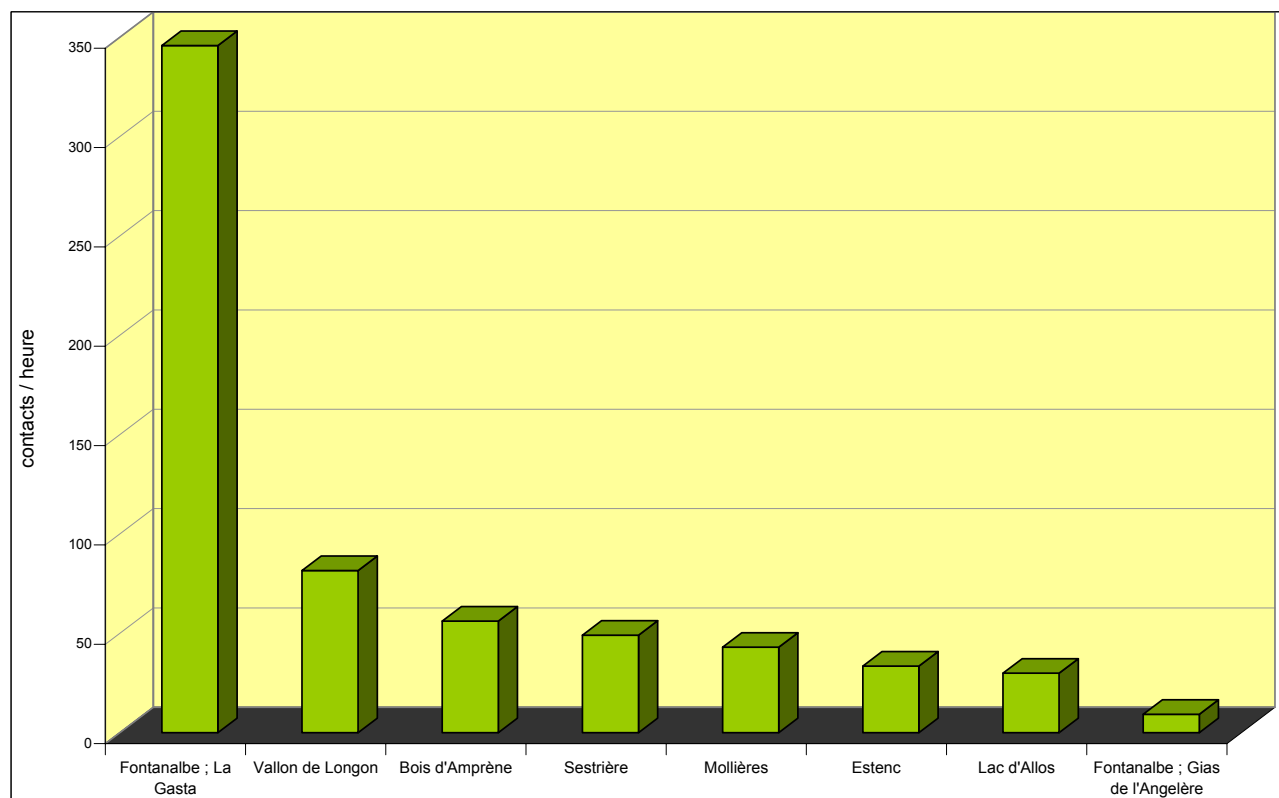


Fig. 6 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) pour chacun des sites inventoriés; le site de Fontanalbe a été séparé en deux groupes pour mettre en évidence l'indice hors normes de La Gasta.

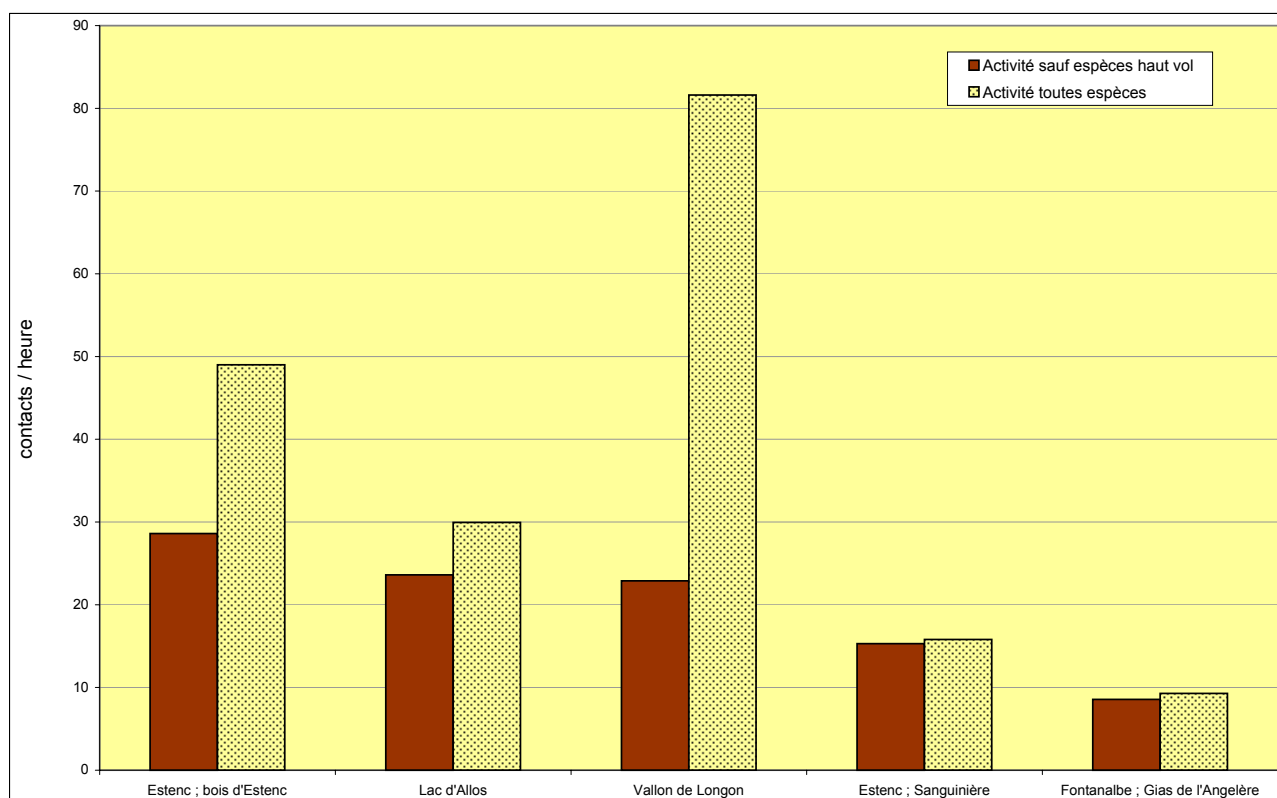


Fig. 7: Indices d'activité dans les différents groupes de stations appartenant au type «mélézin pur mature sur herbe (Mpm, he)»; plots de gauche (foncé): sans les espèces de haut vol; plots de droite (clair avec pointillés): toutes espèces.

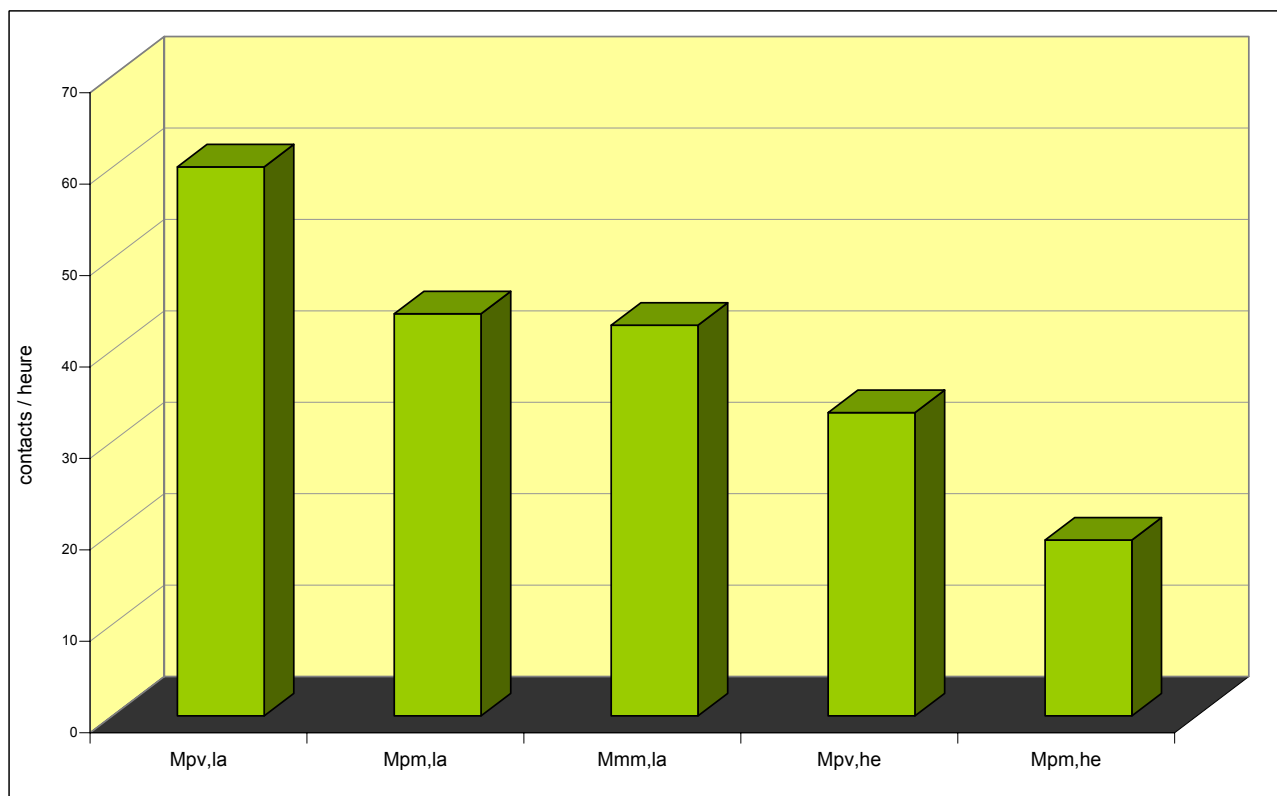


Fig. 8: Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon la combinaison types et sous-types.
Légende: Mpv = Mélézin pur vieux; Mpm = Mélézin pur mature; Mmm = Mélézin mixte mature; la = sous-bois buissonnant; he = sous-bois herbeux.

Tableau 8 : Indices d'activité relevés dans les types et sous-types d'habitats inventoriés. Légende : Mpv = Mélèze pur vieux ; Mpm = Mélèze pur mature ; Mmm = Mélèze mixte mature ; la = sous-bois buissonnant ; he = sous-bois herbeux .

Habitat	N. heures cumulées	Indice activité
Mpv,la	42	60,0
Mpm,la	42	44,0
Mmm,la	90	42,7
Mpv,he	34	33,2
Mpm,he	69	19,2

les sous-strates de lande génèrent une activité plus forte que les sous-strates herbacées. L'activité en Mpm,he est significativement inférieure ($p < 0,05$) à celles en Mpv,he, Mmm,la et Mpv,la (test de Kruskal-Wallis).

La présence de Mélèzes très âgés (Mpv) semble constituer un avantage créant un écart important : une augmentation de 35 % sur lande et de 70 % sur herbe.

Si l'on effectue une analyse séparée pour juger de l'influence des types et sous-types de mélèzes sur l'activité des chiroptères, il apparaît dans un premier temps que c'est l'âge des peuplements qui constitue le facteur positif dominant (Fig. 9) ; l'activité en mélèze pur mature est significativement inférieure ($p < 0,05$) à

celles en mélèze mixte mature et mélèze pur vieux (test de Kruskal-Wallis). Dans un second temps on constate une différence importante entre les peuplements mixte et mature, alors que ces deux catégories étaient très proches l'une de l'autre lorsqu'elles étaient sur lande (Fig. 8). Rappelons que le mélèze mixte sur herbe n'a pu être étudié faute de stations représentatives. L'hypothèse que ce soit donc la lande, seule présente dans le mélèze mixte de Mollières, qui soit la bonne variable explicative, est validée par la comparaison des sous-types (Fig. 10) : la différence entre stations sur lande et stations sur herbe (respectivement 47,2 c/h *versus* 23,8 c/h) est significative ($p < 0,05$; test de Wilcoxon).

Nos résultats concluent donc sur une association entre vieux arbres et couverture de chaméphytes ligneux comme optimale pour l'activité de chasse des chiroptères dans les peuplements de Mélèzes.

Densité de couverture du sous-bois :

Parmi les variables descriptives relevées sur les stations d'écoute, les indices de couverture des strates herbacées et buissonnantes s'avèrent intéressants à interpréter.

Concernant l'activité des chiroptères dans les mélèzes sur herbe en fonction de la densité de la couverture herbacée (Fig. 11), la distribution s'avère chaotique : aucune tendance n'est révélée ; on note cependant que la valeur la plus faible est dans la tranche de couverture la plus dense : il s'agit de la seule tranche où la végétation

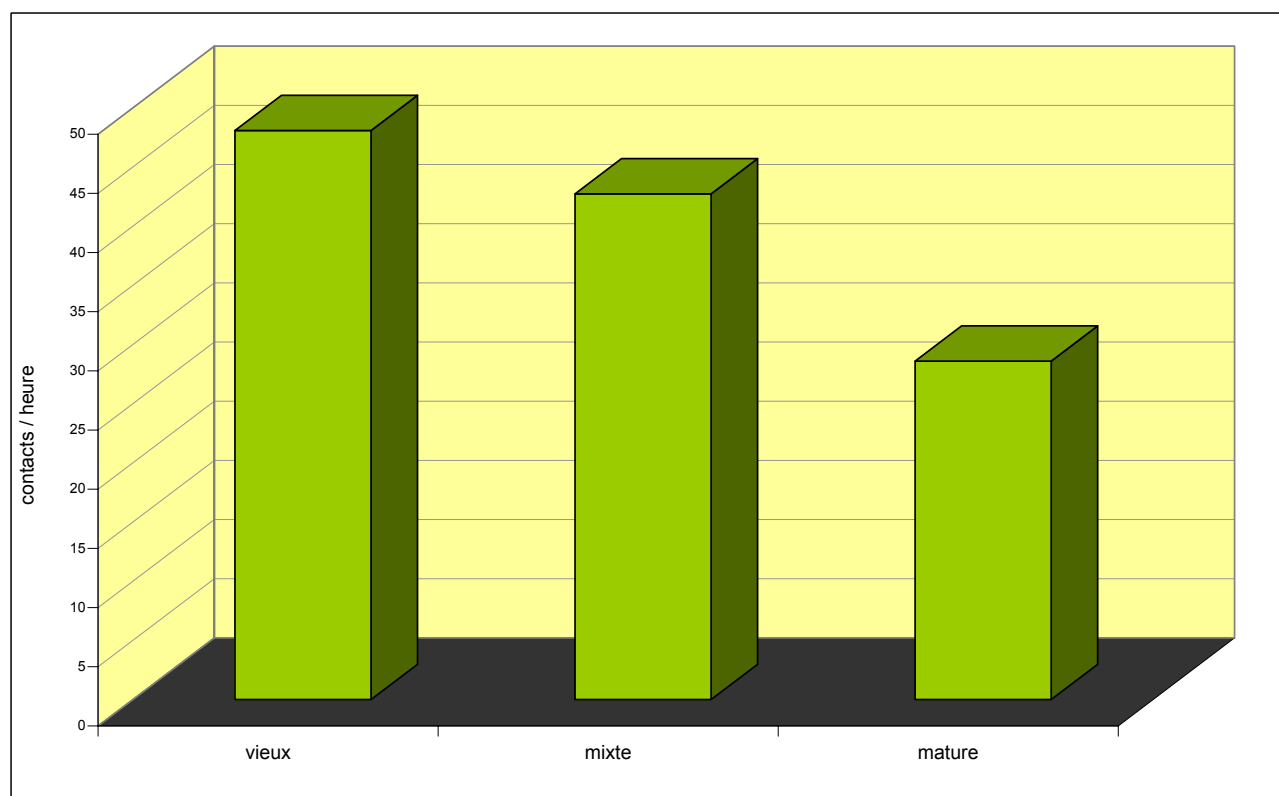


Fig. 9 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon le type de mélèze.

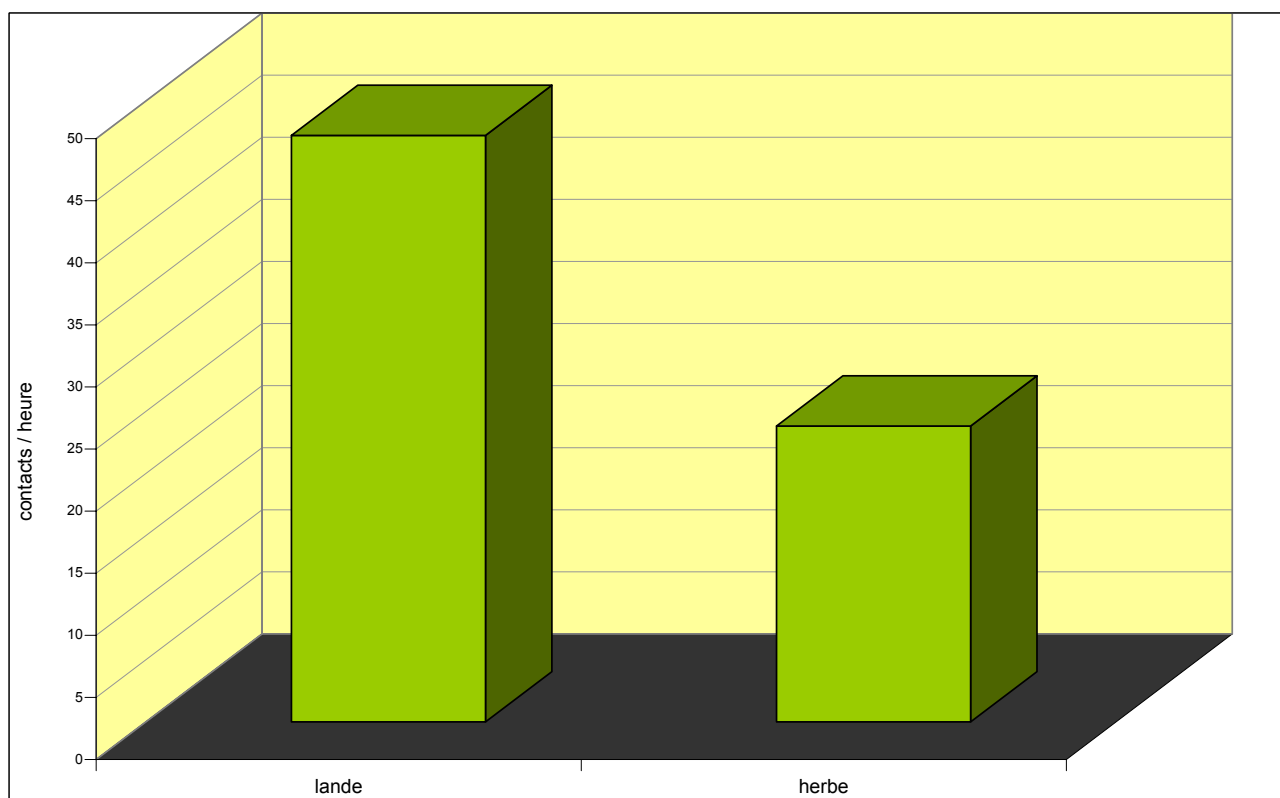


Fig. 10 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon le sous-type (nature du sous-bois) de mélézin.

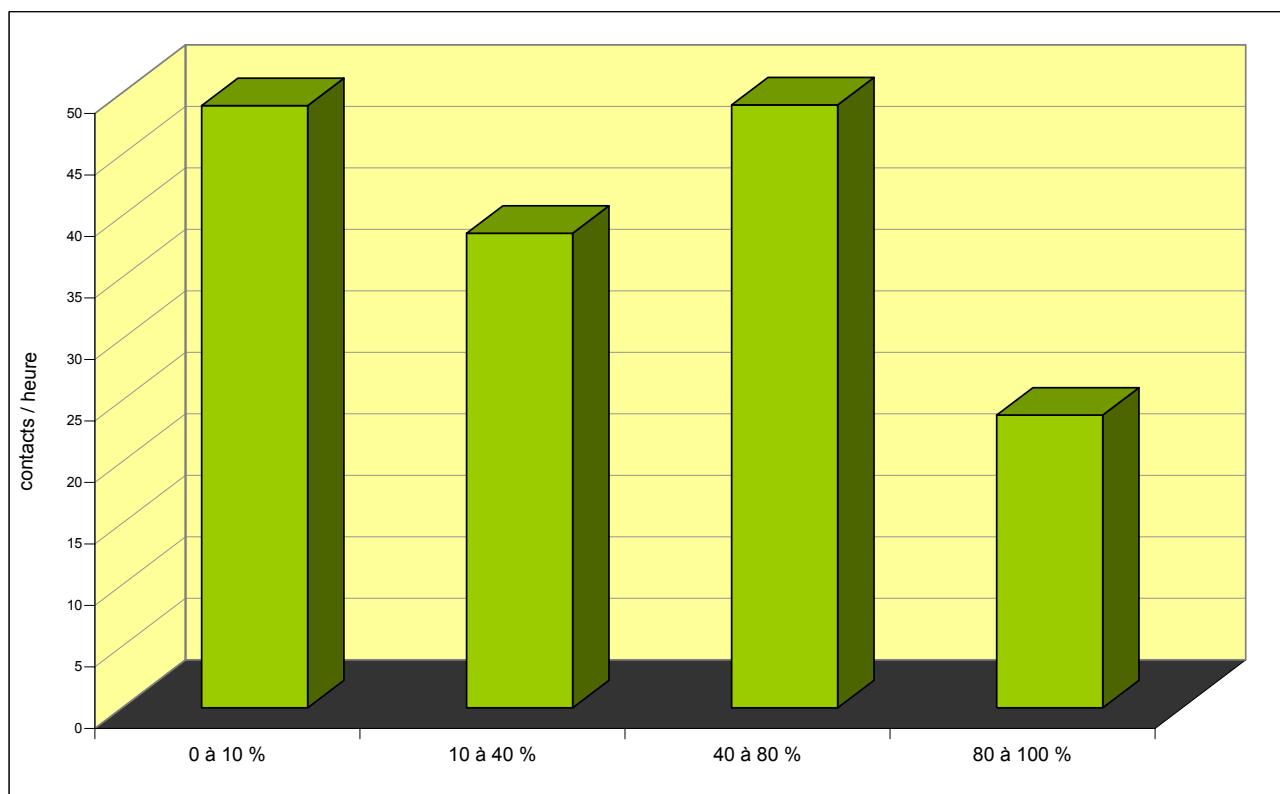


Fig. 11 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon le pourcentage de couverture de la strate herbacée.

typique de la lande (Myrtille, Rhododendron, Genévrier) est absente; en effet cette dernière tolérant souvent jusqu'à 50% de couverture herbacée, les trois premières catégories n'excluent pas la présence de chaméphytes ligneux. L'activité en couverture 80-100% est significativement inférieure ($p < 0,05$) à celles de 0-10% et 10-40% (test de Kruskal-Wallis).

La même analyse avec la couverture buissonnante (Fig. 12) affiche quant à elle une tendance marquée : plus la couverture de Rhododendron, Myrtille et Genévrier est dense, plus l'activité des chiroptères est forte; la couverture de lande entre 80-100% accueille une activité significativement supérieure ($p < 0,05$) à celle de la couverture inexistante (test de Kruskal-Wallis). Le fait que la tranche 10 à 40% ne se conforme pas à l'évolution globale est peut-être dû aux différences de pression d'observation : cinq heures consacrées à cette tranche, contre 60 heures en moyenne pour chacune des trois autres. Cette variable conforte ainsi l'influence positive de la lande : au-delà de 50% de couverture, ce type de végétation favorise l'activité de chasse des chiroptères, peut-être par une productivité en insectes plus abondante, plus diversifiée et/ou mieux répartie dans le temps.

Autres variables :

La distance du point d'écoute à une trouée dans la canopée semble induire des différences dans l'activité des chiroptères; les couvertures arborées les plus denses (distance à une trouée supérieure à 20 m) recueillent en

moyenne 23,6 c/h contre 40,5 c/h pour les stations proches d'une trouée (< 20 m); cependant la disparité entre les données n'a pas permis de valider statistiquement la différence globale.

En théorie, la présence de pâturage (ovins, bovins) au moment des relevés est censée apporter un supplément de biomasse en proies pour les chiroptères insectivores, grâce aux nombreux diptères et coléoptères coprophages. Cette hypothèse n'est pas vérifiée ici : les secteurs pâturés accueillent significativement ($p < 0,05$; test de Wilcoxon) moins d'activité (24,1 c/h) que ceux sans pâturage récent (40,6 c/h). Les zones pâturées sont presque toujours herbacées, or nos résultats montrent que c'est la présence d'une strate buissonnante qui est favorable; il semble donc que l'apport des insectes coprophages (dont la quantité est peut-être par ailleurs limitée par les traitements antiparasitaires du bétail) ne compense pas la productivité de la lande en insectes. Enfin une strate herbacée rendue très rase par un pâturage intensif est sans doute peu productrice d'une entomofaune variée et abondante.

Variations interannuelles : sites de Mollières et Sestrière

Les deux sites de Mollières et Sestrière ont un point commun : ils sont les seuls sites au sein du Parc National, représentatifs respectivement du mélèzin mixte (Mélèze

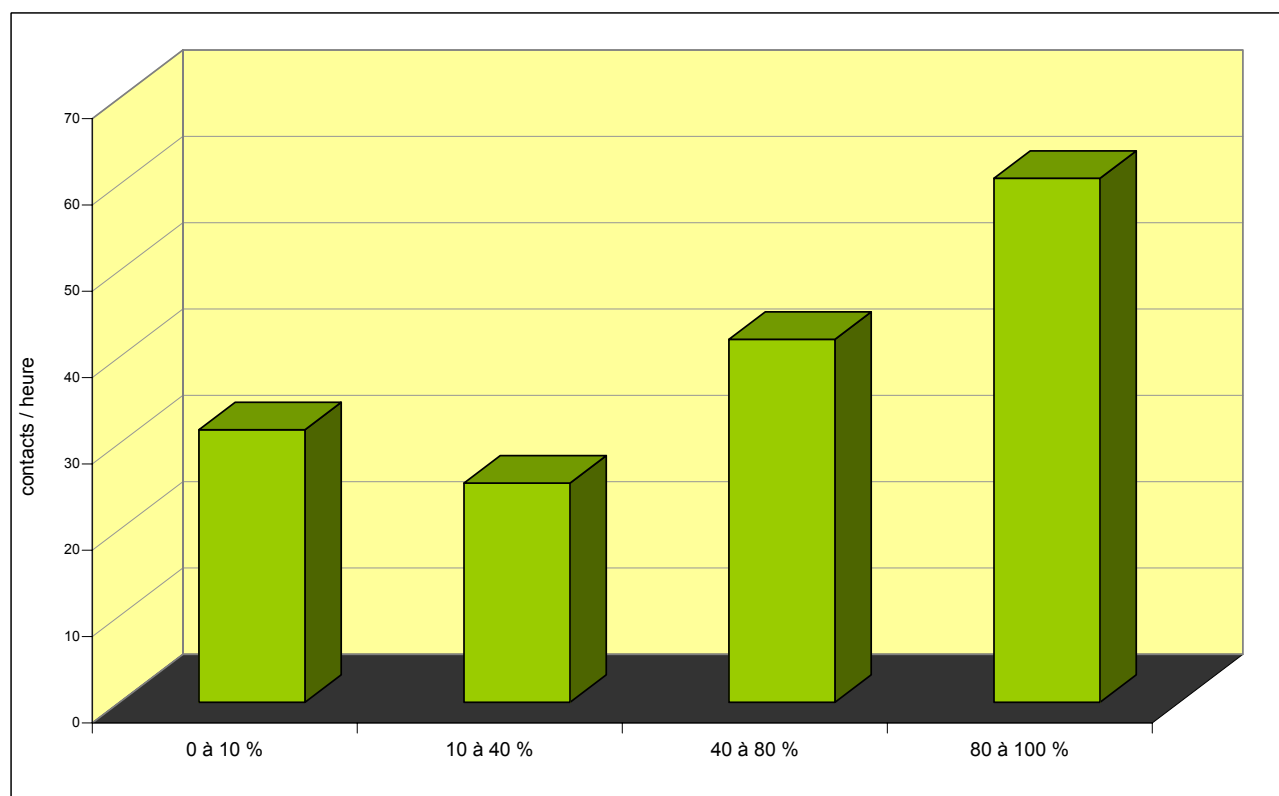


Fig. 12 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon le pourcentage de couverture de la strate buissonnante.

et Pin cembro principalement) et du mélézin vieux (présence significative d'arbres de plus de 300 ans). Ces caractères uniques ont généré un problème d'application du protocole, la variabilité inter-sites ne pouvant être évaluée pour ces deux types forestiers. Nous avons tenté de le transformer en avantage en répétant tous les deux ans la même pression d'inventaire sur les mêmes stations ; ceci a permis d'évaluer, sur une période de six ans, si des variations se produisaient au sein d'un même site concernant la composition spécifique et l'abondance d'activité des chiroptères. Les résultats sont susceptibles de nous éclairer sur les stratégies d'occupation de l'espace par les différentes guildes de chauves-souris forestières, dans ces habitats et à ces altitudes : présence exclusive de groupes d'individus non structurés socialement dans un but de reproduction (mâles et immatures par exemple), ou existence de colonies de mise-bas, de harems en période des accouplements, etc.

Vallon de Mollières (Vésubie) :

Au total 21 stations correspondant au type « Mmm,la » ont été inventoriées au cours des trois années concernées : 2005, 2007 et 2009 ; parmi ces 21 stations, deux groupes de six stations ont fait l'objet de répétitions.

Composition spécifique : Au total ce sont 18 espèces (Tableau 9) qui ont été contactées, ce qui met ce site, avec celui de Sestrière, dans le peloton de tête de la diversité maximale. La session 2009 affiche un nombre d'espèces inférieur à ceux de 2005 et 2007 (respectivement 10, 13 et 16), elle a cependant permis d'identifier jusqu'à l'espèce (*P. auritus*) deux contacts (sur les cinq recueillis) du groupe *Plecotus*, grâce aux caractéristiques des signaux recueillis.

Parmi les espèces dont la présence est constante sur les trois années, on trouve :

- cinq taxons de sous-bois : *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *Plecotus* sp.
- deux taxons de lisière : *P. pipistrellus*, *H. savii*
- deux taxons de haut vol : *N. leisleri*, *T. teniotis*

À l'exception de *M. alcaethoe*, *M. myotis* et *B. barbastellus*, l'inconstance des autres espèces s'explique logiquement par leur statut migrateur (*P. nathusii*, *N. lasiopterus*, *N. noctula*, *V. murinus*), leur tendance thermophile (*M. emarginatus*, *P. kuhlii*), ou leur rareté dans la zone considérée (*M. bechsteinii*, *E. nilssonii*), caractéristiques faisant d'eux probablement des visiteurs occasionnels.

La mise en évidence de *M. alcaethoe*, *M. myotis* et *B. barbastellus* a certainement souffert en 2009 de



Photo 4 : Partie haute du vallon de Mollières

Tableau 9: Liste comparée des espèces contactées dans le vallon de Mollières en août 2005, août 2007 et juillet 2009.

Nom latin	Session 2005	Session 2007	Session 2009
<i>Myotis alcathe</i>	X	X	
<i>Myotis brandtii</i>	X	X	X
<i>Myotis daubentonii</i>	X	X	X
<i>Myotis emarginatus</i>		X	
<i>Myotis mystacinus</i>	X	X	X
<i>Myotis nattereri</i>	X	X	X
<i>Myotis bechsteinii</i>			X
<i>Myotis myotis</i>		X	
<i>Nyctalus lasiopterus</i>		X	
<i>Nyctalus noctula</i>	X		
<i>Nyctalus leisleri</i>	X	X	X
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	X	X	
<i>Pipistrellus nathusii</i>		X	
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	X	X	X
<i>Hypsugo savii</i>	X	X	X
<i>Barbastella barbastellus</i>	X	X	
<i>Plecotus auritus</i>			X
<i>Plecotus auritus/macrobullaris</i>	X	X	(X)
<i>Tadarida teniotis</i>	X	X	X
TOTAL	13	16	10

conditions qui ont altéré aussi bien la diversité que l'abondance d'activité: un retard très marqué du cycle saisonnier sur la zone (avec de grosses quantités de neige encore présentes en juin) est une cause explicative possible.

Il est donc très probable que le site de Mollières accueille un cortège relativement stable de douze espèces, dont dix sont liées de près à la nature et à la structure de la végétation présente (les espèces de haut vol ont une stratégie qui répond moins étroitement aux conditions locales).

Statut des espèces: Ces douze espèces appartiennent à différentes guildes écologiques (BARATAUD, 2012, p. 274) liées au comportement de chasse et au régime alimentaire (en relation avec des spécialisations morphologiques et acoustiques):

1. La guildes des **forestières glaneuses** au **régime spécialisé** comprend *M. myotis* et le genre *Plecotus*.
2. La guildes des **forestières** chassant en **poursuite** avec un **régime spécialisé** est limitée à *B. barbastellus*.
3. La guildes des **forestières glaneuses** avec un **régime peu spécialisé** est limitée à *M. nattereri*.
4. La guildes des **forestières** chassant en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** est dominante : *M. alcathe*, *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. mystacinus*.

5. La guildes des espèces de **lisières** chassant en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** comprend *P. pipistrellus* et *H. savii*.
6. La guildes des chasseurs **aériens** en **poursuite** avec un **régime spécialisé** est limitée à *T. teniotis*.
7. La guildes des chasseurs **aériens** en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** est limitée à *N. leisleri*.

Les guildes 1 et 2 sont à considérer comme sensibles à cause de leur niche trophique étroite, centrée sur les lépidoptères et les coléoptères carabiques; à l'exception de *M. myotis* (qui gîte en bâtiments ou cavités et chasse jusqu'à 25 km du gîte diurne), leur présence est sous-tendue à l'existence de gîtes adéquats (principalement fissures arboricoles, voire rupestres) dans un rayon de quelques kilomètres, et leur abondance est directement liée à celle de leurs proies.

Les guildes 1 à 4 comprennent des espèces dont la morphologie et stratégie d'occupation de l'espace en font des espèces plutôt sédentaires avec de petits territoires et des déplacements de faible amplitude. Ces considérations, valables en plaine pour des groupes reproducteurs, sont peut-être différentes dans un contexte montagnard avec une saison de chasse limitée à quatre mois environ: des déplacements saisonniers sont très probables, la saison d'hibernation ne pouvant durer aussi longtemps. Les conditions climatiques estivales difficiles à ces altitudes pourraient exclure les femelles en période de gestation et d'élevage des jeunes; aussi il semble hasardeux de formuler le terme de «population» concernant les espèces présentes sur le site. Cependant la constance de présence, sur trois ans, de 65% des espèces notées dans le vallon de Mollières, indique une fidélité révélatrice d'un comportement probable de territorialisation des individus; aussi quels que soient le statut des individus et la part du cycle effectué sur place, les données recueillies indiquent une importance réelle de la place des chiroptères dans ces écosystèmes. Il est à noter à ce sujet un fait remarquable observé en 2007, concernant *N. leisleri*. Chez cette espèce, les mâles en période d'accouplements (de mi-août à fin septembre) tiennent des places de chant sur des troncs d'arbres en vue de former des harems; à cet effet ils produisent des signaux de type social (différents des émissions sonar) de manière répétée (environ 1 par seconde). Entre le 12 et le 14 août, sur six stations de part et d'autres du torrent, 3094 signaux ont été comptabilisés (ils n'ont pas été intégrés dans les analyses présentées dans cette étude, l'activité étant ici liée à un comportement social – sans lien fort avec la qualité de l'habitat – et non à un comportement de chasse). Cette observation apporte une information précieuse: cette phase importante du cycle de reproduction peut donc se dérouler, pour certaines espèces, dans ce genre de milieu.

Niveau d'activité: L'activité globale sur l'ensemble des stations et des années est de 43 contacts/heure. Lors de l'année 2005 quinze stations (Ingolf et Chardole) ont été

suivies ; puis en 2007 six nouvelles stations (Germas) ont été décrites, ce qui porte le total à 21 stations. Douze d'entre elles ont fait l'objet de répétition sur deux ans : six stations (Ingolf) en 2005 et 2007, et 6 stations (Germas) en 2007 et 2009. La comparaison des indices toutes espèces confondues pour les stations ayant fait l'objet de répétitions de 2005 à 2009 (Tableau 10) montre une décroissance significative de l'activité entre 2005 et 2007 ($p < 0,05$; test de Kruskal-Wallis), qui est principalement due à une forte activité de *Hypsugo savii* en 2005 ; cette espèce, au vol plus puissant que celui des pipistrelles, a certainement un rayon d'action plus important, les différentes parties de son domaine vital étant exploitées au gré de ses déplacements en fonction des abondances ponctuelles des insectes de lisière.

Si l'on examine l'évolution espèce par espèce, on s'aperçoit que toutes n'obéissent pas à la tendance globale : l'activité de *M. brandtii* et *M. nattereri* (et du groupe *Myotis* sp.), toutes espèces liées au sous-bois, est en augmentation, peut-être en lien avec une amélioration ponctuelle des ressources en proies disponibles.

Vallon de Sestrière-La Braise (Haute-Tinée) :

Au total 13 stations correspondant au type «Mpv» (six stations sur herbe et sept stations sur lande) ont été inventoriées ; parmi ces 13 stations décrites et inventoriées en 2004, deux groupes de trois stations (trois sur herbe et

trois sur lande) situées tout au long du fond de vallon ont fait l'objet de répétitions en 2006 et 2008.

Composition spécifique : Au total ce sont 20 espèces (Tableau 11) qui ont été contactées, ce qui constitue un record (91 % de la diversité constatée, 83 % de la diversité attendue) parmi tous les sites inventoriés. Le nombre diminue de 2004 à 2008, mais ce sont surtout les espèces réputées migratrices (*N. noctula*, *V. murinus*, *P. nathusii*) ou les espèces de haut vol (*N. leisleri*, *E. nilssonii*, *T. teniotis*) qui sont responsables de cette diminution ; les espèces typiques de sous-bois affichent des tendances plus stables. La présence ponctuelle (12 contacts sur une seule station en 2004) de *M. bechsteinii* et celle, faible mais régulière, de *M. emarginatus*, sont remarquables à cette altitude.

Parmi les espèces dont la présence est stable sur les trois années, on trouve :

- cinq taxons de sous-bois : *M. emarginatus*, *M. daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *Plecotus* sp.
- quatre taxons de lisière : *P. pipistrellus*, *P. kuhlii*, *E. serotinus*, *H. savii*.

L'inconstance des autres espèces s'explique logiquement par leur statut migrateur (*P. nathusii*, *N. lasiopterus*, *N. noctula*, *V. murinus*), ou leur rareté dans la zone considérée (*M. bechsteinii*, *M. brandtii*, *E. nilssonii*). Le cas de *N. leisleri*, bien présente sur la zone d'étude,

Tableau 10 : Activité (comparée entre 2005, 2007 et 2009) et représentativité des espèces (réparties selon un gradient vertical croissant d'intensité d'émission) contactées dans le vallon de Mollières. En gras : indices spécifiques les plus élevés pour la catégorie d'intensité et l'année considérées.

Intensité d'émission	Espèces	Indice activité 2005	Indice activité 2007	Indice activité 2009
faible	<i>Plecotus auritus/macrobullaris</i>	1,0	1,3	0,5
	<i>Myotis emarginatus</i>		0,2	
	<i>Myotis bechsteinii</i>			0,5
	<i>Myotis alcathoe</i>	2,2	0,6	
	<i>Myotis mystacinus</i>	3,6	4,0	2,3
	<i>Myotis brandtii</i>	2,4	11,3	18,0
	<i>Myotis daubentonii</i>	0,1	1,8	0,2
	<i>Myotis nattereri</i>	5,6	5,2	11,0
	<i>Myotis</i> sp.	6,9	5,4	13,5
	<i>Barbastella barbastellus</i>	0,2	0,1	
moyenne	<i>Myotis myotis</i>		0,2	
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	11,5	18,3	9,2
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	1,9	1,3	
	<i>Pipistrellus nathusii</i>		0,04	
	<i>Hypsugo savii</i>	34,7	6,2	7,3
forte	<i>Nyctalus leisleri</i>	5,0	6,9	1,5
	<i>Nyctalus noctula</i>	0,04	0,04	
	<i>Tadarida teniotis</i>	0,7	0,9	0,2
Total		75,9	63,3	64,1

Tableau 11 : Liste comparée des espèces contactées dans le vallon de Sestrière en août 2004, août 2006 et août 2008.

Nom latin	Session 2004	Session 2006	Session 2008
<i>Myotis daubentonii</i>	X	X	X
<i>Myotis mystacinus</i>	X	X	X
<i>Myotis alcathoe</i>	X	X	
<i>Myotis emarginatus</i>	X	X	X
<i>Myotis nattereri</i>	X	X	X
<i>Myotis bechsteinii</i>	X		
<i>Myotis brandtii</i>			X
<i>Nyctalus noctula</i>	X		
<i>Nyctalus leisleri</i>	X		
<i>Eptesicus serotinus</i>	X	X	X
<i>Eptesicus nilssonii</i>	X	X	
<i>Vespertilio murinus</i>	X		
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	X	X	X
<i>Pipistrellus nathusii</i>	X	X	
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	X	X	X
<i>Hypsugo savii</i>	X	X	X
<i>Plecotus auritus</i>			X
<i>Plecotus macrobullaris</i>			X
<i>Plecotus sp.</i>	X	X	
<i>Barbastella barbastellus</i>		X	X
<i>Tadarida teniotis</i>	X	X	
TOTAL	17	14	12

est plus étonnant : apparemment il n'existe pas de population proche fréquentant régulièrement le site (Groupe Chiroptères de Provence, comm. pers.) ; d'une façon générale les espèces de haut vol sont rares sur le site (surtout en 2008), ce qui pourrait provenir de caractéristiques abiotiques peu propices à la formation d'essaïms dérivants de petits insectes ; les caractéristiques écologiques de l'habitat forestier ne semblent pas en cause, comme en témoignent la diversité et l'activité des espèces de sous-bois.

Il est donc très probable que le site de Sestrière accueille un cortège relativement stable de dix espèces, dont neuf sont liées de près à la nature et la structure de la végétation arborée présente (*E. serotinus* est une espèce plus plastique, fréquentant surtout les lisières mais aussi les prairies et les sous-bois).

Ces neuf espèces appartiennent à différentes guildes écologiques (voir tableau en annexe), liées au comportement de chasse et au régime alimentaire (en relation avec des spécialisations morphologiques et acoustiques) :

- La guildes des **forestières glaneuses** au **régime spécialisé** : genre *Plecotus*.
- La guildes des **forestières** chassant en **poursuite** avec un **régime spécialisé** : *B. barbastellus*.

- La guildes des **forestières glaneuses** avec un **régime peu spécialisé** : *M. nattereri*.
- La guildes des **forestières** chassant en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** : *M. daubentonii*, *M. mystacinus*.
- La guildes des espèces de **lisières** chassant en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** est dominante avec *P. pipistrellus*, *P. kuhlii*, *E. serotinus* et *H. savii*.

Niveau d'activité :

Le site de Sestrière montre de grandes variations dans les niveaux d'activité d'une année sur l'autre. Rares sont les espèces qui n'affichent pas des différences très importantes de leurs indices d'activités entre 2004 et 2008 (Tableau 12). L'année 2006 génère moins d'activité de chasse, peut-être à cause de conditions trophiques particulières, la disponibilité alimentaire dans ces forêts à 2000 m devant être irrégulière. Les guildes les plus actives varient fortement d'une année à l'autre, les espèces présentant un indice significatif (> 1) affichent une grande instabilité. Cela plaide pour un schéma d'occupation de ces zones par des individus de type « visiteur opportuniste » (mâles ou immatures). Il est possible que les variations interannuelles de disponibilité alimentaire, associées aux conditions climatiques pouvant se montrer rudes en période de mise bas, soient autant de facteurs limitants à l'installation pérenne de colonies de mise bas à ces altitudes, même lorsque, grâce aux vieux arbres, les potentialités d'accueil en gîtes semblent ici optimales.

Exigences écologiques des guildes de chiroptères forestiers :

Il est apparu intéressant de vérifier si les guildes de chiroptères forestiers (BARATAUD, 2012, p. 274) affichaient des préférences particulières dans les caractéristiques de leurs habitats de chasse. Afin de définir quelles variables influençaient leur pression d'utilisation de l'habitat, des modèles de régression linéaire (GLM) ont été mis en place. Le Tableau 13 présente les tendances s'avérant significatives.

COMMENTAIRES

Composition spécifique

Un cortège de 22 espèces (91,6% de la diversité attendue) relevée à des altitudes de 1800 à 2100 m s'avère étonnant ; des études en montagne basées sur la même méthodologie ont fourni les résultats suivants :

- En Corse, dans des peuplements de Pin laricio (*Pinus nigra corsicana*) allant de la futaie jeune à âgée situés entre 1000 et 1500 m : 17 espèces (85 % de la diversité attendue) (BARATAUD, 2002a).
- Dans le Massif Central (région Auvergne), dans des

Tableau 12 : Activité (comparée entre 2004, 2006 et 2008) et représentativité des espèces (réparties selon un gradient vertical croissant d'intensité d'émission) contactées dans le vallon de Sestrière-La Braisse (Haute-Tinée). En gras : indices spécifiques les plus élevés pour la catégorie d'intensité et l'année considérées.

Intensité d'émission	Espèces	Indice activité 2004	Indice activité 2006	Indice activité 2008
faible	<i>Plecotus auritus/macrobullaris</i>	1,1	7,2	1,6
	<i>Myotis emarginatus</i>		0,3	0,2
	<i>Myotis bechsteini</i>	0,5		
	<i>Myotis alcathoe</i>	0,8	1,2	
	<i>Myotis mystacinus</i>	15,3	3,3	11,6
	<i>Myotis brandtii</i>			1,4
	<i>Myotis daubentonii</i>	0,3	8,5	2,5
	<i>Myotis nattereri</i>	5,1	2,4	3,0
	<i>Myotis sp.</i>	2,4	1,4	7,5
	<i>Barbastella barbastellus</i>		5,0	0,2
moyenne	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	10,1	2,6	36,6
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	5,2	11,0	1,2
	<i>Pipistrellus nathusii</i>	0,7	0,1	
	<i>Hypsugo savii</i>	24,2	2,5	36,9
forte	<i>Eptesicus serotinus</i>	0,9	0,3	1,2
	<i>Eptesicus nilssoni</i>	0,6	0,5	
	<i>Vespertilio murinus</i>	0,1		
	<i>Nyctalus leisleri</i>	2,4		
	<i>Nyctalus noctula</i>	0,2		
	<i>Tadarida teniotis</i>	0,2	0,1	
Total		70,0	46,6	103,8

Tableau 13 : Préférences écologiques des guildes de chiroptères forestiers.

Guildes écologiques			Couverture arborée	Couverture buissonnante	Couverture herbacée	Age peuplement
Forestier	Glaneur	Spécialiste	dense	dense		vieux
Forestier	Glaneur	Ubiquiste			dense & haute	
Forestier	Poursuite	Spécialiste		dense		
Forestier	Poursuite	Ubiquiste			dense & haute	vieux

peuplements de hêtraie-sapinière du Forez situés entre 1200 et 1500 m : 10 espèces (43 % de la diversité attendue) (Giosa & Giosa, non publié).

Rhinolophus ferrumequinum est sans doute trop thermophile pour être présent au-delà de 1000 m dans le massif du Mercantour : les populations connues dans le Parc sont situées dans la basse vallée de la Roya, secteur sous influence méditerranéenne marquée ; lors de l'inventaire 1993-2000 un contact avait été relevé sur cette espèce dans un verger d'oliviers de Breil/Roya à 400 m d'altitude (BARATAUD, 1997) où se trouve une colonie de mise bas ; une autre colonie se situe à Saorge à une altitude équivalente, et les sites d'hibernation sont tous en dessous de 950 m (Groupe Chiroptères de Provence, comm. pers.). *Plecotus austriacus* n'est jamais

noté dans le contexte de végétation typique des Alpes internes, même dans la partie sud du Massif (Favre, comm. pers.) ; sa présence sur le secteur d'étude est donc très improbable.

Seuls *Pipistrellus pygmaeus* et *Rhinolophus hipposideros* n'ont pu être notés lors de ce programme, ce qui indique une rareté voire une absence de ces zones ou de l'habitat étudié. Leur limite altitudinale se situe peut-être en dessous de 1800 m. Lors du programme d'inventaires mené de 1993 à 2000, *R. hipposideros* avait été contacté sur deux sites, respectivement au col de Barels (Haut-Var) à 1460 m (BARATAUD, 1993) et dans le vallon de Gouargas (Roya) à 990 m (BARATAUD, 1998) ; bien qu'un individu ait été trouvé (percuté par une voiture) sous le col de la Cayolle vers 2000 m, les

gîtes d'été (Entraunes, vallée du Haut-Var) et d'hiver (St-Etienne-de-Tinée) se situent à 1500 m maximum.

Myotis myotis est une espèce liée aux habitats dont la strate végétale basse est suffisamment rare ou clairsemée pour rendre accessible les gros invertébrés circulant sur le sol (ARLETTAZ, 1996) ; or les peuplements de Mélèzes, par leur faible ombrage et leur tolérance compétitive, génèrent toujours un sous-bois à strate herbacée et/ou buissonnante haute et dense, ce qui est peu favorable à ce chiroptère et explique certainement sa présence rare et son niveau d'activité faible dans nos résultats.

Niveau d'activité

Le but est ici de déduire la qualité d'un habitat inventorié au détecteur, à partir du relevé de l'activité des chiroptères (nombre et nature des contacts acoustiques). On peut ainsi comparer les résultats entre habitats pour une hiérarchisation basée sur le principe que les chiroptères sont des bio-indicateurs valables, car situés au sommet de leur pyramide alimentaire.

Une étude (CELUCH & ZAHN, 2008) de modélisation de l'activité de survol, par un chiroptère tout au long de la nuit, d'un paysage composé d'habitats variables en surfaces, semble conclure que le détecteur n'est pas l'outil idéal, et que le radio-pistage apporte moins de biais... Nous prétendons au contraire que cette dernière

technique est limitée par plusieurs inconvénients majeurs : les erreurs fréquentes de localisation à distance par triangulation (qui hypothèquent les chances d'obtenir des informations sur des microhabitats), l'absence ou l'imprécision d'informations qualitatives sur l'activité des animaux, l'extrapolation à partir d'un très petit nombre d'individus suivis, la lourdeur logistique, le caractère vulnérant, etc. Elle apporte des informations complémentaires (données spatiales sur l'utilisation de l'espace pour un individu donné) mais non concurrentes. Le détecteur, avec sa capacité à évaluer le type d'activité (chasse, transit, social... ou nulle : un individu au repos sur un arbre n'émet pas de signaux sonar contrairement à un animal radiopisté) pour tous les chiroptères passant dans son rayon de perception, est à l'heure actuelle l'outil le plus souple d'utilisation et le plus performant pour accorder une valeur de l'utilisation de l'habitat.

Les indices d'activité (toutes espèces confondues) recueillis dans les mélèzins du Mercantour peuvent être comparés avec ceux d'autres milieux forestiers également dominés par les conifères et inventoriés selon une méthode identique (Fig. 13). Avec un indice de 63,4 contacts par heure, les mélèzins du Parc du Mercantour constituent le record actuel pour les altitudes considérées : les valeurs recueillies en Corse dans les peuplements de Pin laricio (*Pinus nigra corsicana*) sont plus élevées (79 c/h), mais à

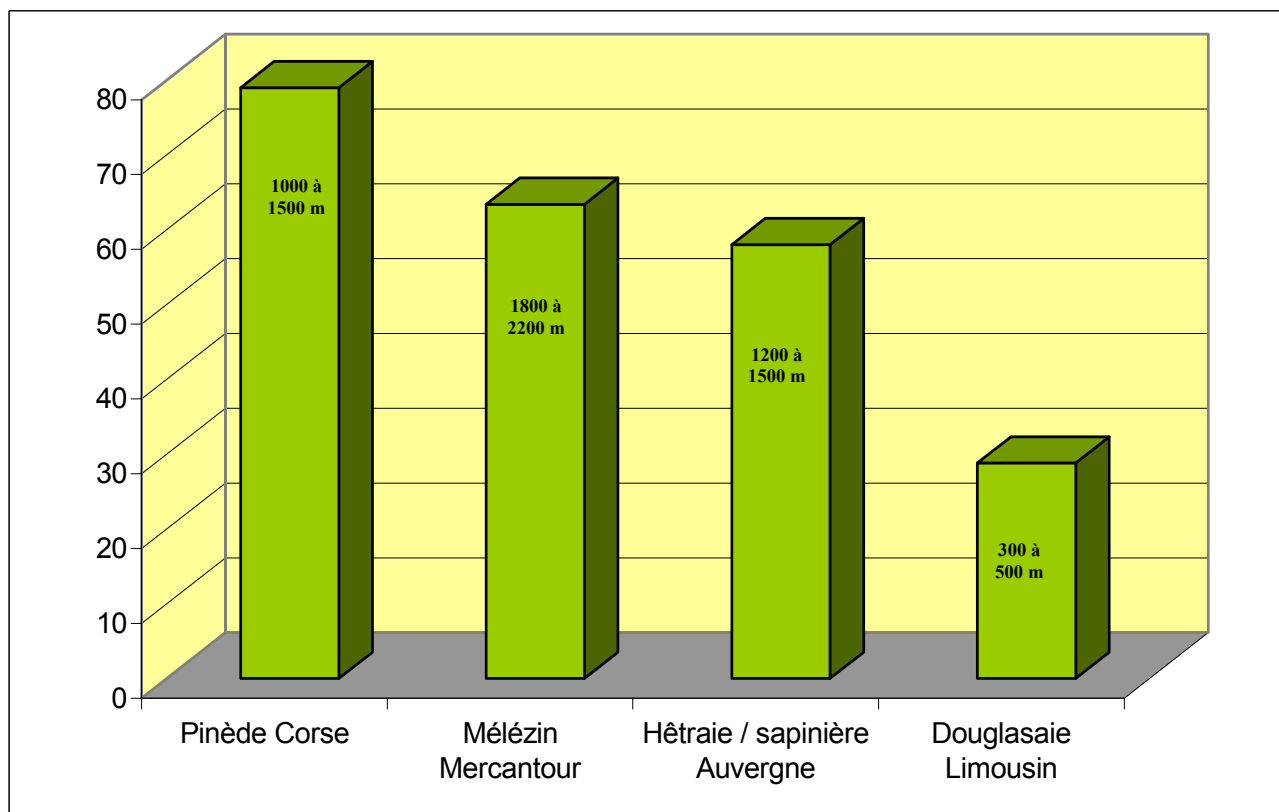


Fig. 13 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) comparés entre plusieurs types de forêts de conifères étudiées en France.

des altitudes bien plus faibles, dans un contexte purement méditerranéen (BARATAUD, 2002a); les autres indices provenant des hêtraies-sapinières (*Fagus sylvatica* & *Abies alba*) du Forez (Giosa & Giosa, non publié) sont légèrement inférieurs (58 c/h); enfin les plantations en futaie régulière monospécifique de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en Limousin font tomber l'indice à 28,8 c/h alors qu'elles sont en contexte collinaire à environ 500 m d'altitude, ces peuplements ne reproduisant pas il est vrai un contexte écologique correspondant au terme de forêt; à titre de comparaisons les forêts de feuillus situées dans la même zone géographique accueillent une activité de 75,1 c/h, typique des peuplements autochtones caducifoliés de plaine (BARATAUD & GIOSA, 2012).

La phénologie de l'activité de chasse au cours d'une soirée montre généralement un pic dans la première demi-heure (BARATAUD *et al.*, 2010; BARATAUD & GIOSA, 2012); dans la présente étude la phénologie est très différente: à part le site de Sestrière en 2004, la tendance globale montre un maximum centré sur le milieu de la soirée. Il est possible qu'une bonne part des individus chassant sur ces sites gîtent plus bas dans la vallée, attirés par des conditions thermiques plus favorables et par une disponibilité plus forte, notamment concernant les gîtes en bâtiments, rares ou absents en altitude; leur arrivée sur leurs territoires de chasse s'en trouverait retardée. Il est possible aussi que la rareté en altitude des points d'eau calme prive les diptères nématocères de leurs lieux de ponte et limite leur biomasse; leur pic d'activité étant au crépuscule, ils conditionnent sûrement en grande partie la présence ou l'absence du même phénomène chez leurs prédateurs.

Concernant le site de La Gasta (Roya) l'activité de chasse exceptionnelle (345 c/h) n'est pas facile à interpréter. Si l'on s'intéresse aux variables descriptives des six stations, dispersées sur une surface de 6 hectares environ, elles ne sont pas significativement différentes de celles relevées sur les autres sites. Par exemple le site de Sanguinière (Haut-Var) présente sensiblement les mêmes variables alors qu'il affiche des valeurs très faibles (15,9 c/h). L'exposition nord du site de La Gasta et sa situation (trois stations en bas de pente, trois à mi pente), sont des facteurs qui ressortent comme favorisant dans certaines analyses de sites. Quelques observations de terrain peuvent constituer un faisceau de facteurs positifs, sans pour autant permettre d'évaluer leur influence: le mélézin de La Gasta encadre un fond de prairie parcouru de plusieurs bras de torrent formant un fond de cirque en pente douce; une vacherie et quelques cabanes peuvent constituer des gîtes proches particulièrement favorables à l'accueil de groupes d'individus; la prairie comme le sous-bois présentaient une végétation haute presque «luxuriante» avec de nombreuses ombellifères riches en coléoptères, hyménoptères et diptères butineurs. Sa suppression du jeu de données pour les analyses d'habitats forestiers a évité de générer un effet site qui masquait les variations entre les autres stations; la raison

de cette forte activité sur La Gasta n'étant pas explicable par les variables décrites par le protocole, cela peut inciter à augmenter les variables descriptives lors de prochaines études au contexte général autour des stations d'écoute.

La végétation de lande en sous-bois en tant que facteur favorisant l'activité de chasse des chiroptères pourrait s'expliquer par l'existence d'un cortège d'insectes liés à ce type de végétaux, qui viendrait augmenter la biomasse entomologique générée par les graminées (toujours associées aux chaméphytes). Il manque ici des relevés qualitatifs et quantitatifs qui pourraient éventuellement valider l'hypothèse d'une différence de production en proies entre herbe et lande. Nous avons observé cependant que tous les sites sur lande inventoriés présentaient systématiquement une forte abondance de lépidoptères géométrides: durant la journée, chaque pas dans la lande provoquait l'envol de phalènes (jusqu'à plusieurs dizaines à chaque pas sur le site de Mollières en 2007); ce fait à lui seul pourrait expliquer la présence de *B. barbastellus* (spécialisée sur les petits lépidoptères) exclusivement dans les mélézins sur lande. Ce phénomène n'a jamais été noté dans les mélézins sur herbe.

Variations interannuelles: sites de Mollières et Sestrière

Des séances de capture au filet ont été réalisées à quelques reprises sur ces deux sites par C. Joulot et E. Cosson (comm. pers.) en même temps que nos points d'écoute.

A Sestrière (2004, 2008), 41 individus de cinq espèces (*M. mystacinus*, *M. nattereri*, *P. pipistrellus*, *H. savii*, *P. auritus*) ont été capturés; les mâles étaient au nombre de 31 (76%) et les femelles au nombre de 10; parmi ces dernières, aucune n'était allaitante et une était clairement immature (*M. nattereri*).

A Mollières (2005), 32 individus adultes de sept espèces (*M. mystacinus*, *M. nattereri*, *P. pipistrellus*, *H. savii*, *N. leisleri*, *P. auritus*, *T. teniotis*) ont été capturés; la sex-ratio était de 1; parmi les femelles, six étaient allaitantes (cinq *P. auritus* et un *M. nattereri*); il est troublant de constater que les deux espèces ayant fait l'objet de captures de femelles allaitantes sont toutes jugées stables dans leur niveau d'activité entre 2005 et 2009.

Il semble donc bien que ces zones d'altitude puissent accueillir des populations reproductrices, au moins pour les espèces de sous-bois à petit territoire et faible rayon d'action. Cependant cette capacité doit être très variable d'un site à l'autre en fonction des possibilités de gîte, des conditions climatiques et de l'historique des peuplements locaux. Ainsi Sestrière présente toutes les caractéristiques d'un site d'accueil très riche, mais surtout (voire uniquement) pour des populations en estive, non reproductrices; à Mollières l'existence de colonies de mise bas est très probable à certaine pour quelques espèces typiquement forestières.

Perspectives de gestion

Le milieu forestier est de plus en plus considéré, à juste titre, comme un habitat-clé pour une majorité de chiroptères européens (MESCHEDE & KELLER, 2000). Si les milieux forestiers de plaine commencent à être un peu mieux connus, beaucoup d'aspects restent à étudier sur les capacités d'accueil des forêts de montagne pour les chiroptères.

Nos résultats concluent de façon nette vers la prédominance de deux facteurs explicatifs de l'activité des chiroptères dans les mélézins du Parc National du Mercantour :

- L'âge des peuplements : la présence de vieux Mélézes âgés de plus de 300 ans augmente l'activité en moyenne de 50 %.
- La couverture de la sous-strate : lorsqu'elle dépasse 50 % de lande à rhododendron, myrtille et genévrier, l'activité s'en trouve augmentée de 99 %.

Ces deux facteurs sont intimement liés aux usages sylvicoles et pastoraux.

La déforestation générale opérée durant la période historique a justifié des opérations de reboisement pour la protection des sols sur pente, qui restent encore récentes en regard des cycles de succession forestière dans ces zones d'altitude. Aussi les Mélézes issus des reboisements RTM (fin XIX^e - début XX^e siècles) sont malgré leur âge à considérer comme jeunes, d'autant que si leur rôle de stabilisateur des sols sur pentes fortes est en partie réalisé, celui de reconstitution d'un sol forestier est encore loin d'être accompli. D'où la difficulté de trouver à l'heure actuelle au sein de la zone Parc des peuplements anciens et mixtes.

Une des priorités urgentes serait donc d'accorder une protection intégrale aux rares stations contenant encore de vieux Mélézes (Sestrière tout particulièrement, car d'une surface significative et d'un accès facile pouvant générer des velléités d'exploitation du bois). Il serait opportun de prévoir rapidement la mise en protection d'une surface conséquente de mélézin (parcelles de 300 ha minimum) dans chaque secteur du Parc, en vue de programmer l'existence dans l'avenir d'un réseau cohérent de vieilles forêts (évoluant naturellement vers la cembraie avec taches de Mélézes dans les zones de chablis). Le statut de RBI (réserve biologique intégrale) ou de réserve intégrale (prévu par la loi d'avril 2006 régissant désormais les parcs nationaux) correspondent bien à l'esprit des mesures nécessaires.

La présence de lande en sous-bois est très probablement sous contrainte de plusieurs facteurs, édaphiques notamment. La disparition des chaméphytes ligneux dans de nombreuses zones est généralement liée à une destruction mécanique pour favoriser le pâturage (les troupeaux évitant les couvertures buissonnantes fortes (> 50 %)). Par la suite un pâturage même mesuré peut hypothéquer les chances de réimplantation d'une lande là où elle a disparu et empêcher son extension là où elle subsiste à l'état relictuel. La volonté de préserver

et d'étendre les surfaces de mélézin sur lande passe donc par des plans de pâturage qui tiennent compte de cette contrainte. A cet effet le pâturage bovin est souvent considéré comme moins traumatisant pour la lande que le pâturage ovin ; l'exemple de Mollières, pâturé chaque année par des bovins, vient nuancer cette hypothèse : les pentes les plus riches en landes (versant nord et Ingolf) sont justement les moins pâturées et la lande est absente des secteurs où la pression de pâturage s'exerce.

Les peuplements sur lande les plus remarquables (Mollières, Sestrière, Amprène) pourraient faire l'objet d'une surveillance particulière, afin que le pâturage, lorsqu'il existe, ne vienne pas dégrader l'état actuel ; une reconstitution de la lande sur les versants sud s'imposerait même sur un site comme Mollières, afin d'enrayer un processus possible de régression.

Un recensement des taches de lande dans les mélézins sur herbe pourrait être effectué, sur la base du travail de LAURENT (1983) actualisé par des vérifications sur le terrain ; certaines (comme dans le vallon de Fontanalbe, au-dessus de La Minière) restent bien dynamiques mais sont trop limitées en surface. Une formation d'exclos sur le long terme, pour éviter l'abroustissement par les troupeaux dans toutes ces zones, est la seule mesure capable de préserver et de restaurer cet habitat précieux ; ces mesures seraient à préciser et adapter en fonction des usages pastoraux locaux.

Perspectives d'études

Plusieurs questions restent sans réponse à l'issue de cette étude :

- Quelle est la disponibilité en gîtes arboricoles des différents types de mélézins étudiés ?
- Quelle est la part entre gîtes arboricoles, gîtes rupestres et gîtes en bâtiments pour chaque espèce concernée, avec quelles préférences ?
- Quel rôle joue la densité de gîtes dans l'abondance d'activité de chasse de chaque espèce sur un même lieu ?
- Quel est le statut précis (reproducteur *versus* visiteur) des individus chassant dans ces peuplements ? La mise bas peut-elle avoir lieu sur place malgré les conditions climatiques ?
- Le nombre de gîtes arboricoles est-il un facteur prioritaire ou secondaire à la présence de colonies de mise bas ?

Les réponses nécessitent d'autres moyens d'investigation que ceux utilisés dans cette étude : notamment la capture (données biologiques sur les individus) et le marquage (pose d'émetteurs pour suivre les individus dans leurs déplacements sur plusieurs nuits et jusqu'à leurs gîtes).

Ces données seraient précieuses pour conforter le rôle de ces peuplements pour les guildes de chiroptères présentes.

RESUME

Les connaissances sur les peuplements de chiroptères en montagne sont lacunaires. De 2004 à 2009 de nombreux points d'écoute au détecteur ont été réalisés dans des forêts de Mélèze d'Europe *Larix decidua* du Parc National du Mercantour (Alpes du sud) entre 1800 et 2200 m d'altitude. Les résultats montrent une forte diversité avec 21 espèces, et un niveau d'activité global comparable à certaines forêts de plaine (63,4 c/h). La comparaison de l'activité entre espèces et selon les variables de l'habitat forestier montre une attractivité plus forte pour les peuplements de Mélèzes âgés sur lande buissonnante, et des préférences de certaines guildes écologiques de chiroptères pour certains sous-types forestiers. Des hypothèses sont formulées sur le statut plus ou moins sédentaire des populations inventoriées. Outre l'intérêt des résultats pour une meilleure connaissance des chiroptères en altitude, ils permettent de préconiser des orientations de gestion pour une bonne prise en compte de ces espèces dans l'écosystème montagnard.

REMERCIEMENTS

Cette étude n'aurait pu être réalisée sans la volonté active et les financements du Parc National du Mercantour; merci à Benoît Lequette et Alain Morand (service scientifique), et à Pierre Commenville (directeur adjoint) pour avoir soutenu ce programme.

L'ONF a participé en mettant à notre disposition des journées de travail des membres de son réseau Mammifères, grâce à l'action de Laurent Tillon.

Il m'est très agréable de citer les personnes ayant participé au déroulement de ce programme dans une ambiance aussi amicale qu'efficace :

Emmanuel Cosson et Christian Joulot ont réalisé des séances de captures au filet sur certains sites pour apporter des informations qualitatives sur les individus présents. Ont participé aux points d'écoute : Roberto Toffoli, Mara Calvini, Paola Culasso (Italie); Boris Guerin, Laurent Tillon (ONF); Arnaud Dorgere, Géraldine Kapfer, Delphine Quekenborn (Groupe Chiroptères de Provence); Cathie Boleat, Allowen Evin, Pascal Giosa (SFEPM); Jimmy Grandadam (stage Master 2 au PNM).

Merci à Jean-François Desmet pour sa relecture du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE :

- AHLEN, I. & J. BAAGØE. 1999. Use of ultrasounds detectors for bat studies in Europe : experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1 (2): 137-150.
- ARLETTAZ, R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living Mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour* 5: 1-11.
- BARATAUD, M. 1993. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères fréquentant les zones d'altitude du Parc National du Mercantour (secteurs Haut-Var et Ubaye). Rapport d'étude. 18 p. + annexes.
- BARATAUD, M. 1996. Ballades dans l'inaudible. Méthode d'identification acoustique des chauves-souris de France. Double CD + livret. 51 pp. éd. Sittelle.
- BARATAUD, M. 1997. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères fréquentant les zones d'altitude du Parc National du Mercantour (secteur Roya). Rapport d'étude. 11 p. + annexes.
- BARATAUD, M. 1998. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères fréquentant les zones d'altitude du Parc National du Mercantour (secteurs Roya et Moyenne-Tinée). Rapport d'étude. 12 p. + annexes.
- BARATAUD, M. 1999. Etude qualitative et quantitative de l'activité de chasse des chiroptères et mise en évidence de leurs habitats préférentiels : indications utiles à la rédaction d'un protocole. *Arvicola* XI (2): 38-40.
- BARATAUD, M. 2002a. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères en vallée d'Asco (Corse) et bioévaluation des peuplements forestiers à Pin laricio. Rapport final. 20 pp. + annexe.
- BARATAUD, M. 2002b. Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France. Mise à jour 2002. CD + livret 14 p. Ed. Sittelle, Mens.
- BARATAUD, M. 2005. Bioévaluation des peuplements de Mélèze commun (*Larix decidua*) dans le massif du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse; session août 2005 : Vallon de Mollières, Vésubie. Rapport d'étude. 15 p.
- BARATAUD, M. 2006. Bioévaluation des peuplements de Mélèze commun (*Larix decidua*) dans le massif du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse; session août 2006 : Vallons de Fontanalbe (Roya) et Sestrière (Haute-Tinée). Rapport d'étude. 15 p.
- BARATAUD, M. 2012. Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse. *Biotope*, Mèze; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2012. Biodiversité des chiroptères et gestion forestière en Limousin. Rapport GMHL. 30 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, G. ISSARTEL & J. JEMIN. 2010. Bio évaluation des forêts de Martinique par l'étude de l'activité des guildes de chiroptères; session mars 2010. Rapport d'étude. 30 pp.
- BOONMAN, M. 1996. Monitoring bats on their hunting grounds. *Myotis* 34: 17-25.
- CEL'UCH, M. & A. ZAHN. 2008. Foraging habitat preferences of bats : new question in interpretation of bat detector data. *Vespertilio* 12: 3-9.
- DE JONG, J. 1995. Habitat use and species richness of bats in a patchy landscape. *Acta Theriologica* 40 (3): 237-248.
- GORRESEN, P.M., A.C. MILES, C.M. TODD, F.J. BONACCORSO & T.J. WELLER. 2008. Assessing bat detectability and occupancy with multiple automated echolocation detectors. *Journal of Mammalogy* 89(1):11-17.
- HAYES, J.P. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy* 78 (2): 514-524.
- LAURENT, J.L. 1983. Carte des faciès paysagers du Parc national du Mercantour. Rapport P.N. Mercantour.
- MACKENZIE, D.I., J.D. NICHOLS, B.B. LACHMAN, S. DROEGE,

- J.A. ROYLE & C.A. LANGTIMM. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83(8): 2248-2255.
- MESCHEDE, A. & K.-G. KELLER. 2000. *Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern unter besonderer Berücksichtigung wandernder Arten*. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 66, Bonn, ca.472 Seiten, ISBN 3-7843-3605-1.
- MOESCHLER, P. & J.D. BLANT.1990. Recherches appliquées à la protection des chiroptères. 3) Bio évaluation de structures paysagères à l'aide de chauves-souris en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 7: 19-28.
- VAUGHAN, N., G. JONES & S. HARRIS. 1997. Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of broad-band acoustic method. *Journal of Applied Ecology*, 34: 716-730.
- WALSH, A.L. & B.A. MAYLE . 1991. Bat activity in different habitats in a mixed lowland woodland. *Myotis* 29: 97-104.
- Manuscrit soumis le 27.09.2011
Accepté le 1.09.2012