

## Fréquentation des paysages sud-alpins par des chiroptères en activité de chasse

Michel Barataud

Valléegeas, F-87400 Sauviat/Vige, France ; email : barataud.michel@wanadoo.fr

**Use of south-Alps landscape by hunting bats.** Transects with bat detectors (heterodyne/time expansion) have been performed during 40 nights between 1993 and 2000, in the south of French Alps. Acoustics contacts of bats have been classified according to habitat, altitude (300 to 2500 m A.S.L.) and activity (hunting, transit). The results show that the activity level is not influenced by altitude up to 2200 m; the 18 species contacted are more or less linked to landscapes (illuminated villages, forests, altitude meadows, lakes and rivers ...), with surprising results, especially for long-eared bats, which are more frequently contacted in wide open meadows above 1500 m.

This method seems very efficient, as it permits to collect more information than with other inventory techniques, especially about habitat preferences for hunting bats.

**Key words:** Bat detector, application of acoustic identification, hunting habitats, mountain habitats, 18 species, Alps, France.

### INTRODUCTION

Les chiroptères européens forment un groupe diversifié d'espèces au régime insectivore plus ou moins spécialisé. Des différences d'adaptation (liées à la forme des ailes et des oreilles, à la taille et au poids, au type de sonar ...) impliquent l'utilisation de différentes strates aériennes et structures d'habitats au sein d'un paysage.

Situées à un niveau élevé dans la pyramide alimentaire, les chauves-souris constituent de bons indicateurs de biomasse pour divers groupes d'arthropodes, avec leurs plantes-hôtes et prédateurs associés. Le nombre et le spectre des espèces de chiroptères en un lieu donné, associés à un indice mesurant leur activité de chasse, devraient permettre une évaluation de cette biomasse.

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 (détection des ultrasons émis par les individus en vol) et d'une méthode associée (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).

### MATÉRIEL ET MÉTHODE

De 1993 à 2000, durant la période de mi-juillet à fin août, 40 soirées ont été consacrées à des transects ou points d'écoute au détecteur; 11 grands types de milieux de montagne ont été inventoriés, en bordure ou au sein de la zone centrale du Parc National du Mercantour (Alpes, France). Les 1670 contacts acoustiques recueillis sont répartis par types de milieux, tranches d'altitude et types d'activité, afin de dresser un schéma d'occupation des paysages montagnards en été, pour les 18 espèces inventoriées.

#### Récolte et identification des données acoustiques

Le décodage des ultrasons était effectué grâce à deux détecteurs Pettersson D980 (hétérodyne et expansion de temps). Les séquences sonores étaient stockées sur un magnétophone DAT Sony TCD-D7, notamment celles présentant des difficultés d'identification immédiate.

Les séances d'écoute débutaient dès le crépuscule pour une durée de 4 heures environ et se déroulaient, selon la configuration du terrain, tantôt à poste fixe, tantôt le long de transects. Le temps d'écoute était divisé en tranches de 5 minutes, à l'intérieur desquelles étaient notés l'altitude, le milieu dominant et le ou les contacts éventuels de chiroptères. L'objectif était de connaître le temps exact passé dans chacun des milieux et tranches d'altitude, ceci dans le but d'établir des moyennes du nombre de contacts en fonction de chacun de ces paramètres.

Un contact correspond à une séquence acoustique bien différenciée, quelle que soit sa durée. Un même individu chassant en aller et retour peut ainsi être noté plusieurs fois, car les résultats quantitatifs expriment bien une mesure de l'activité et non une abondance de chauves-souris. Lorsque les émissions de plusieurs individus sont en recouvrement, le nombre de contacts noté correspond au nombre de séquences perceptibles. Les contacts, selon la qualité de réception (durée, intensité), étaient attribués à une espèce, un genre, un groupe d'espèces ou à un chiroptère indéterminé, ainsi qu'à une activité de transit, de chasse ou inconnue.

La détermination est réalisée sur la base des résultats d'une étude menée en France depuis 1988 (BARATAUD, 1996, 2001). A l'heure actuelle, dans de bonnes conditions d'écoute et avec un détecteur à expansion de temps, 25 espèces sur les 33 présentes en France sont identifiables, les autres étant regroupées par paire ou trio d'espèces d'un même genre. Chacune de ces 25 espèces utilise dans des conditions données des signaux de structure type, jugée discriminante. Lorsque ces signaux, sous des pressions environnementales ou sociales, sont soumis à des variations rendant possible un recouvrement avec une ou plusieurs autres espèces, la détermination est alors limitée à un groupe d'espèces.

Les limites actuelles de la technique du détecteur ne permettent pas de différencier *Rhinolophus mehelyi* de *R. hipposideros*, *Plecotus auritus* de *P. austriacus* et *P. macrotullaris*, *Myotis myotis* de *M. blythii*, *Nyctalus noctula* de *N. lasiopterus*. C'est ainsi qu'elles apparaissent regroupées par paire ou trio (selon les régions considérées) au sein des résultats

L'activité de chasse est décelée grâce à la présence d'accélération dans le rythme des impulsions, typiques de l'approche d'une proie (GRIFFIN *et al.*, 1960). La notion de transit est indiquée par une séquence sonore au rythme régulier, typique d'un déplacement rapide dans une direction donnée, d'un vol linéaire, mais sur une distance inconnue. Ce peut être simplement un changement de terrain de chasse dans une même vallée, ou un trajet plus long, inter-valléen ou de type migratoire. Quelle qu'en soit la signification, le transit indique que le milieu traversé n'offre pas les conditions éventuellement recherchées par l'animal pour son alimentation à cet instant précis. Ce type d'activité est plus aisé à discerner chez une espèce audible de loin (*Nyctalus* sp., *Eptesicus* sp., *Tadarida teniotis*, *Vespertilio murinus*, *Hypsugo savii*), car la séquence, ainsi plus longue, permet de révéler un vol en ligne droite sur 200 mètres minimum (sans retour, ni séquence de capture de proie). C'est ainsi que généralement la plupart des contacts d'activité indéterminée concerne des petites espèces audibles dans un faible rayon.

### Points d'écoute et transects

Le point d'écoute à poste fixe pose occasionnellement un problème de quantification des contacts, lorsqu'une ou plusieurs chauves-souris volent continuellement à l'intérieur du rayon de perception du détecteur : la séquence sonore continue devrait se résumer alors à un contact unique, ce qui exprime mal le niveau élevé d'activité des animaux (on compte arbitrairement dans ce cas un contact toutes les dix secondes pour chaque individu présent). Cependant, la méthode du point d'écoute est la seule utilisable sur des milieux ponctuels (plan d'eau de faible surface, lumière artificielle isolée ou col en montagne par exemple) impossibles à parcourir en transects.

Lorsqu'on compare les nombres de contacts par unité de temps, récoltés successivement lors de points d'écoute et de transects, sur un même site, une même soirée dans des milieux équivalents, on obtient des résultats tantôt similaires, tantôt en faveur de l'une ou de l'autre technique (BARATAUD, 2000). Il n'apparaît ainsi aucune tendance prévisible influençant l'indice d'activité.

Il ne semble donc pas que le choix de la technique, entre point d'écoute et transect, influence quantitativement les résultats (DE WUIS, 1999). Ainsi le choix a été fait de fusionner les deux dans l'exploitation des données. Cependant, la particularité des cols d'altitude dans leur rôle de lieu de transit privilégié inter-valléen a justifié de séparer les points d'écoute sur cols des transects en milieux similaires – landes et rochers sur pentes (Tableau 2).

Dans le Tableau 1, l'ordre d'énumération des espèces a été choisi en fonction de leurs affinités bioclimatiques, afin de mieux visualiser un éventuel gradient dans les colonnes de totaux en % pour chaque unité biogéographique. Le premier groupe (de *E. nilssonii* à *V. murinus*) comprend des espèces tolérantes aux climats continentaux et nordiques ; le deuxième (*B. barbastellus* à *E. serotinus*) inclut des espèces à large distribution, sans affinités particulières ; enfin les espèces du troisième groupe (*R. hipposideros* à *T. teniotis*) sont relativement à franchement thermophiles.

Analysé à partir des études phytogéographiques d'OZENDA (1981 ; 1985) et du document interne «Principes d'aménagement du PNM» (1998), le massif du Mercantour peut se résumer en trois grandes influences biogéographiques :

- **alpine ou intra-alpine** : air froid et sec amené du nord par les Alpes ; cette influence concerne plus particulièrement les secteurs Haute-Ubaye et Haute-Tinée. La zone intra-alpine se caractérise par une très forte xéricité ; elle est représentée par le pin à crochets et le mélèze à l'étage alpin avec quelques beaux peuplements de pin cembro (Vésubie) et une série interne de pin sylvestre (Ubaye) à l'étage montagnard,

Tableau 1 : Peuplements spécifiques par secteurs géographiques. Chaque chiffre indique le nombre de sites où l'espèce a été contactée.

Influences biogéographiques  (n. de sites prospectés)  Espèces	Influence alpine		Influence pré-ligure			Influence haute-provençale				Carrefour d'influences Vallon de Mollières (n=2)		
	Ubaye (n=4)	Haute-Tinée (n=6)	TOTAL %	Vésubie (n=4)	Haute-Roya (n=6)	Basse-Roya & Bevera (n=5)	TOTAL %	Haut-Var (n=7)	Haut-Verdon (n=5)		Moyenne-Tinée (n=6)	TOTAL %
<i>Eptesicus nilssonii</i>	1		<b>10 %</b>	1			<b>6,6 %</b>	2			<b>11,7 %</b>	
<i>Myotis nattereri</i>	2	4	<b>60 %</b>	2	2		<b>13 %</b>	2	1	2	<b>29,4 %</b>	2
<i>Myotis mystacinus</i>		2	<b>20 %</b>	2	1		<b>20 %</b>		1		<b>5,8 %</b>	1
<i>Nyctalus noctula/lasipterus</i>								1			<b>11,7 %</b>	
<i>Vespertilio murinus</i>	1		<b>10 %</b>	1			<b>6,6 %</b>		1		<b>5,8 %</b>	
<i>Barbastella barbastellus</i>				2	1		<b>20 %</b>			1	<b>5,8 %</b>	1
<i>Plecotus</i> sp.	3	3	<b>60 %</b>	2	1	1	<b>26 %</b>	5	4	5	<b>82,3 %</b>	2
<i>Myotis daubentonii</i> ( <i>bechsteinii</i> )	4	4	<b>80 %</b>	3	6	3	<b>80 %</b>	5	5	3	<b>76,4 %</b>	2
<i>Myotis myotis/blythii</i>						1	<b>6,6 %</b>					
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	4	5	<b>90 %</b>	4	5	5	<b>93 %</b>	5	5	5	<b>88,2 %</b>	2
<i>Eptesicus serotinus</i>	1		<b>10 %</b>					1		1	<b>11,7 %</b>	
<i>Rhinolophus hipposideros</i>						1	<b>6,6 %</b>	1			<b>5,8 %</b>	
<i>Nyctalus leisleri</i>	1	1	<b>20 %</b>	3	4	3	<b>66 %</b>	3	5	3	<b>64,7 %</b>	2
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>						1	<b>6,6 %</b>					
<i>Myotis emarginatus</i>												1
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	2	2	<b>40 %</b>	4	6	5	<b>100 %</b>	2	2	2	<b>35,2 %</b>	
<i>Hypsugo savii</i>	4	6	<b>100 %</b>	4	6	4	<b>93 %</b>	7	5	5	<b>100 %</b>	2
<i>Tadarida teniotis</i>	1	2	<b>30 %</b>	2	2	2	<b>40 %</b>	5	1	4	<b>58,8 %</b>	
<b>TOTAL nbre d'espèces</b>	<b>10</b>	<b>10</b>		<b>8</b>	<b>12</b>	<b>11</b>		<b>12</b>	<b>10</b>	<b>10</b>		<b>9</b>

- **haute-provençale**: saisons sèches méditerranéennes caractéristiques: Haut-Verdon, Haut-Var et Moyenne-Tinée. La zone haute-provençale se caractérise par de fortes remontées d'essences méditerranéennes comme le chêne pubescent jusque dans l'étage collinéen (supraméditerranéen),
- **pré-ligure**: chaleur et saisons sèches méditerranéennes et humidité venue de l'est (Haute-Vésubie et Roya-Bevera). Terminaison sud-orientale de la zone haute-provençale, la zone pré-ligure s'en distingue par la dominance de l'Ostrya (charme-houblon) à l'étage collinéen (unique en France) et la présence du pin mugo à l'étage subalpin.

Dans les Tableaux 2 et 3, l'ordre d'énumération des espèces a été choisi en fonction de leur comportement de chasse (connu par la bibliographie existante et les expériences de terrain), afin de rendre plus visible au sein des tableaux d'éventuelles tendances convergentes parmi les groupes suivants:

- espèces au vol agile, évoluant généralement au sein ou à proximité immédiate du feuillage: *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis emarginatus*, *M. nattereri*, *M. mystacinus*, *Plecotus* sp. (concernant *M. bechsteinii*: cette espèce étant très rare dans la région prospectée, les contacts légendés *M. daubentonii/bechsteinii* concernent plus probablement la première espèce),
- espèces de lisière, fréquentant souvent la forêt mais plutôt en suivant les écotones (bordures de rivière ou de retenue d'eau, allées forestières, parcelles au sol dégagé, lisières sur milieu ouvert): *Myotis daubentonii*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *M. myotis*, *Barbastella barbastellus*, *Pipistrellus pipistrellus*, *P. kuhlii*, *Eptesicus serotinus*,
- espèces de haut-vol, évoluant généralement au-dessus de la végétation et jusqu'à plusieurs centaines de mètres de hauteur: *Hypsugo savii*, *Eptesicus nilssonii*, *Vespertilio murinus*, *Nyctalus leisleri*, *N. noctula/lasipterus*, *Tadarida teniotis*.

## RÉSULTATS

Le Tableau 1 montre le nombre d'espèces (moy. = 6) rencontrées par secteurs administratifs du Parc national – ceux-ci ayant été arbitrairement regroupés selon les trois types d'influences bioclimatiques – ainsi que le nombre de sites par secteur où elles furent contactées.

Mille six cent septante contacts ont été récoltés, sur 165 heures 50 minutes d'écoute, la moyenne générale est donc de 10 contacts/heure (Tableaux 2, 3). Quatre-vingt-cinq % des contacts ont permis une identification spécifique certaine et 9,7 % une identification limitée à un groupe d'espèces. L'activité de chasse représente 74,5 % des contacts, celle de transit 7 %.

Les indices d'activité (en contacts/heure) ne peuvent être comparés entre espèces que lorsque celles-ci émettent des signaux d'intensités voisines:

- Au sein du groupe d'espèces (n=7) à intensité d'émission faible (de *R. hipposideros* à *R. ferrumequinum* dans les Tableaux 2 et 3), le nombre total de contacts est de 302. Le complexe *M. daubentonii/bechsteinii* arrive en tête avec 52,3 % des contacts. Le genre *Plecotus* est bien représenté, avec 22,8 % des contacts. *M. nattereri* arrive en troisième position d'abondance avec 9,2 % des contacts.
- Le groupe de 4 espèces (de *M. myotis/blythii* à *P. kuhlii*) à intensité moyenne cumule 545 contacts. *P. pipistrellus* domine largement avec 65,3 % des contacts, suivie de *P. kuhlii* avec 33,2 %.
- Le groupe des 7 espèces (*E. serotinus* à *T. teniotis*) à intensité forte cumule 757 contacts. *H. savii* est très abondante avec 73,3 % des contacts, suivie de loin par *N. leisleri* (13,8 %) et *T. teniotis* (11 %).

Le Tableau 2 montre que la proportion d'activité de chasse est forte dans tous les milieux boisés, mais le record (95,6 %) appartient aux villages éclairés. Cependant, ces derniers lieux rassemblent une des plus faibles diversités d'espèces (7 seulement avec 4 espèces représentant 98,8 % des contacts en ce milieu). Les villages sans lumière concentrent par contre une activité inférieure à la moyenne.

Les lacs bordés d'arbres sont l'habitat naturel présentant l'indice le plus fort, et la chasse y représente 82,7 % de l'activité totale.

Si les indices d'activité ne peuvent être comparés entre les espèces ayant des intensités d'émission différentes, il est cependant possible de comparer la nature et l'amplitude des différences intraspécifiques d'utilisation de plusieurs types d'habitats. La Figure 1 montre que les espèces au vol agile (genres *Myotis* et *Plecotus*) fréquentent moins les milieux éclairés que l'ensemble des autres milieux, au contraire des espèces de lisière ou de haut-vol (genres *Pipistrellus*, *Eptesicus*, *Nyctalus*).

Le degré de fermeture du milieu (voir Fig. 2, excluant les milieux anthropisés) semble avoir une influence sur le peuplement spécifique. Le genre *Myotis* paraît lié à la végétation arborée et il semble d'autant plus contacté que celle-ci est dense.

Le genre *Plecotus* se distingue du groupe des espèces au vol agile (en théorie liées au couvert forestier), puisqu'il affiche un modèle d'occupation du paysage similaire à celui de *N. leisleri*, qui est au contraire une espèce de haut-vol. En effet, la proportion des contacts d'oreillards en milieux ouverts (31,9 %) est étonnante pour des espèces liées au feuillage, même si presque un tiers de ces contacts représente des transits (la proportion de transits de *Plecotus* en paysages boisés n'est que de 12,7 %).

Tableau 2: Peuplements spécifiques et indices d'activité par types de milieux. Les chiffres entre parenthèses correspondent aux nombres de contacts classés par types d'activité; dans l'ordre : chasse, transit, activité indéterminée.

Types de paysages Espèces	Ouvert sans eau		Ouvert avec eau		Semi-ouvert avec eau		Semi-ouvert sans eau		Fermé	Anthropisé		TOTAL	
	Col sur pelouse et rochers	Pelouse, prairie et pierriers	Ruisseau sur pelouse	Lac sur pelouse	Lac avec arbres	Ruisseau avec arbres	Friche et lande arbustive	Lisière et forêt clairsemée	Forêt dense	Village sans lumière	Village éclairé	Nbre contacts	% au sein de chaque classe d'espèces
<i>Rhinolophus hipposideros</i>								(1) - (2)				(1) - (2)	2
<i>Myotis emarginatus</i>						(1) - -		(6) - -				(1) - -	0,6
<i>Myotis nattereri</i>		(1) - -				(5) - -		(1) - (1)	(8) - -	(1) - (1)		(25) - (3)	19,4
<i>Myotis mystacinus</i>		(2) - (5)	(1) - -		(1) - -	(1) - (2)		(2) (1) (3)	(6) - (1)			(10) - (4)	9,7
<i>Myotis sp.</i>	(- (1) -	(2) (2) (8)	(- (1) -	(1) - -	(- (1) -	(- (1) - (5)		(8) (5) (10)	(1) (1) (4)			(8) (4) (17)	20,1
<i>Plecotus sp.</i>	(1) (3) (4)			(- (1) -	(4) - (1)	(3) (1) (3)			(5) - (5)	(- - (1)		(23) (13) (33)	47,9
<i>Myotis daubentonii/bechsteinii</i>				(2) - -	(14) - (4)	(2) - -	(15) (1) (4)	(30) (3) (12)	(1) - -			(64) (4) (20)	12,4
<i>Myotis daubentonii</i>				(3) (2) -	(37) - (1)	(8) (1) (2)	(8) (1) (2)	(2) - -				(61) (3) (6)	9,8
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>							- - (1)	(1) - -				- - (1)	0,1
<i>Myotis myotis/blythii</i>		(1) (3) -						(1) - -				(1) - -	0,1
<i>Barbastella barbastellus</i>		(15) (1) (7)					(1) - (1)	(73) (3) (16)				(2) (3) (2)	0,9
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>		(5) (4) (2)	(- (2) (1)	(10) (1) (1)	(18) - (1)	(4) (1) (4)	(58) (6) (18)	(21) - (3)	(- (1) (2)			(283) (16) (57)	50,2
<i>Pipistrellus kuhlii</i>			(- - (3)	(- - (3)	(8) - -	(16) (5) (1)	(16) - (7)		(3) - (1)			(149) (10) (22)	25,5
<i>Eptesicus serotinus</i>	(- (2) -				(- (1) -		(1) - -					(1) (3) -	0,5
<i>Hypsugo savii</i>	(19) (7) (2)	(86) (3) (6)	(5) - -	(10) (2) (3)	(16) (4) (3)	(25) (1) (5)	(144) (10) (14)	(86) (3) (9)	(- - (1)			(480) (30) (45)	67,8
<i>Eptesicus nilssonii</i>	(- (1) -			(4) - (1)	(1) - -							(7) (1) (1)	1,1
<i>Vespertilio murinus</i>		(11) (1) (1)		(- - (1)	(4) (2) (1)	(1) - (7)	(2) (1) -	(1) - -				(3) (1) -	0,4
<i>Nyctalus leisleri</i>	(9) (1) (2)			(- - (1)			(1) (4) (10)	(- (1) (2)				(59) (10) (36)	12,8
<i>Nyctalus noctula/lasipterus</i>	(- (1) -	(18) - (2)		(- (2) (3)	(- (2) (3)	(- - (1)	(17) - (3)	(21) - (1)	(- (1) -			- (1) -	0,1
<i>Tadarida teniois</i>	(4) (9) (3)	(- - (6)			(1) (2) (4)		(3) (1) (15)	(- - (18)				(63) (10) (10)	10,1
<i>Chiroptera sp.</i>	(33) (25) (11)	(141) (14) (37)	(6) (3) (1)	(28) (8) (12)	(96) (10) (10)	(107) (6) (46)	(284) (30) (91)	(255) (11) (71)	(6) (3) (8)	(260) - (12)		(1245) (116) (309)	7,4
TOTAL													
Temps cumulé	7h30'	23h55'	4h30	9h	7h55'	21h30'	45h45'	31h10'	2h15'	6h20'		165h50'	
Nb. de contacts/heure	9,2	8	2,2	5,3	14,6	7,4	8,8	10,8	7,5	42,9		10	

Tableau 3 : Peuplements spécifiques et indices d'activité par tranches d'altitudes. Les chiffres entre parenthèses correspondent aux nombres de contacts classés par types d'activité ; dans l'ordre : chasse, transit, activité indéterminée.

Espèces	Altitudes	300 à 499 m	500 à 699 m	700 à 899 m	900 à 1099 m	1100 à 1299 m	1300 à 1499 m	1500 à 1699 m	1700 à 1899 m	1900 à 2099 m	2100 à 2299 m	2300 à 2520 m	TOTAL
<i>Rhinolophus hipposideros</i>			-- (2)				(1) --						(1) - (2)
<i>Myotis emarginatus</i>							(1) --						(1) --
<i>Myotis nattereri</i>			(1) --				(4) --	-- (3)	(10) --	(8) --	(1) --		(25) - (3)
<i>Myotis mystacinus</i>							(1) --	-- (2)	-- (1)	(6) - (1)	(3) --		(10) - (4)
<i>Myotis sp.</i>		(1) --	(1) - (1)			-- (1)	(1) --	- (1) (4)	(2) (2) (3)	-- (4)	(3) - (3)		(8) (4) (17)
<i>Plecotus sp.</i>						-- (1)	-- (4)	(6) (2) (7)	(7) (2) (3)	(6) (2) (8)	(3) (4) (9)	(1) (3) (1)	(23) (13) (33)
<i>Myotis daubentonii</i> <i>bechsteinii</i>		(1) - (1)			-- (1)	(1) - (1)	(8) --	(13) (1) (8)	(24) (2) (8)	(16) (1) -	(1) - (1)	-- (1)	(64) (4) (20)
<i>Myotis daubentonii</i>		(5) --	(1) --				(17) --	(22) - (1)	(8) (1) (4)	(3) - (1)	(5) (2) -	-- (1) -	(61) (3) (6)
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>		-- (1)											-- (1)
<i>Myotis myotis/blythii</i>							(1) --	-- (1)		(1) (1) (1)			(1) --
<i>Barbastella barbastellus</i>													(2) (3) (2)
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>		(9) (1) (2)	(6) - (1)		-- (1)	(18) (1) (3)	(28) - (4)	(63) (4) (18)	(92) (2) (15)	(48) (5) (9)	(19) (3) (4)		(283) (16) (57)
<i>Pipistrellus kuhlii</i>		(24) (5) (1)	(1) (1) (1)	(5) - (1)	(18) - (1)	(36) - (1)	(17) - (3)	(5) (1) (4)	(30) (3) (4)	(12) - (2)	(1) - (4)	-- (1) -	(149) (10) (22)
<i>Eptesicus serotinus</i>										(1) (1) -	-- (1) -	-- (1) -	(1) (3) -
<i>Hypsugo savii</i>		(6) --	- (1) (2)	(1) --	(3) --	(10) - (1)	(11) - (1)	(67) (5) (10)	(150) (7) (9)	(156) (8) (16)	(66) (7) (5)	(10) (2) (1)	(480) (30) (45)
<i>Eptesicus nilssonii</i>									(2) --	-- (1) -	(1) --	(4) - (1)	(7) (1) (1)
<i>Vesperugo murinus</i>								- (1) -		(3) --			(3) (1) -
<i>Nyctalus leisleri</i>		(2) - (2)	-- (2)	-- (2)	(3) (1) (1)	(16) - (4)	(5) - (3)	(9) (3) (12)	(1) (2) (2)	(3) (2) (6)	(20) (2) (2)		(59) (10) (36)
<i>Nyctalus noctula/lasipterus</i>										-- (1) -		(2) (5) (2)	- (1) -
<i>Tadarida teniotis</i>						(1) -	(2) (1) (1)	(6) - (1)	(12) (1) (1)	(38) (2) (4)	(1) (1) -		(63) (10) (10)
<i>Chiroptera sp.</i>			-- (1)		-- (1)	-- (1)	-- (3)	(1) - (21)	(1) (3) (12)	(2) - (6)	-- (4) (5)		(4) (7) (50)
TOTAL		(48) (6) (7)	(10) (2) (8)	(6) - (3)	(26) (1) (8)	(82) (1) (13)	(97) (1) (19)	(192) (18) (92)	(340) (27) (62)	(303) (24) (58)	(124) (24) (33)	(17) (12) (6)	(1245) (116) (309)
Temps cumulé		4h50'	1h55'	1h20'	3h25'	7h55'	12h10'	37h15'	30h50'	29h45'	25h45'	10h40'	165h50'
Nb. de contacts / heure		12,6	10,4	6,7	10,2	12,1	9,6	8,1	13,9	12,9	7	3,2	10

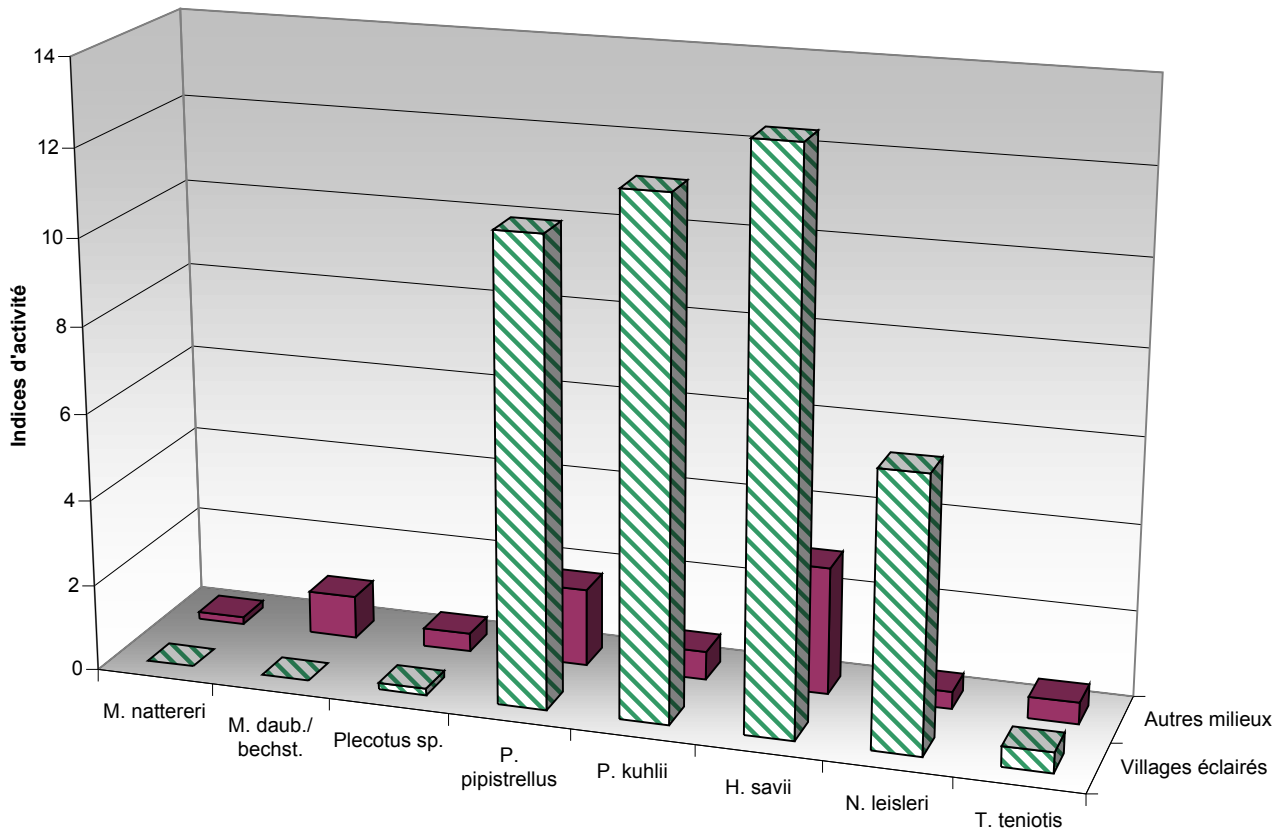


Fig. 1: Comparaison des indices d'activité globale obtenus en villages éclairés et dans l'ensemble des autres milieux.

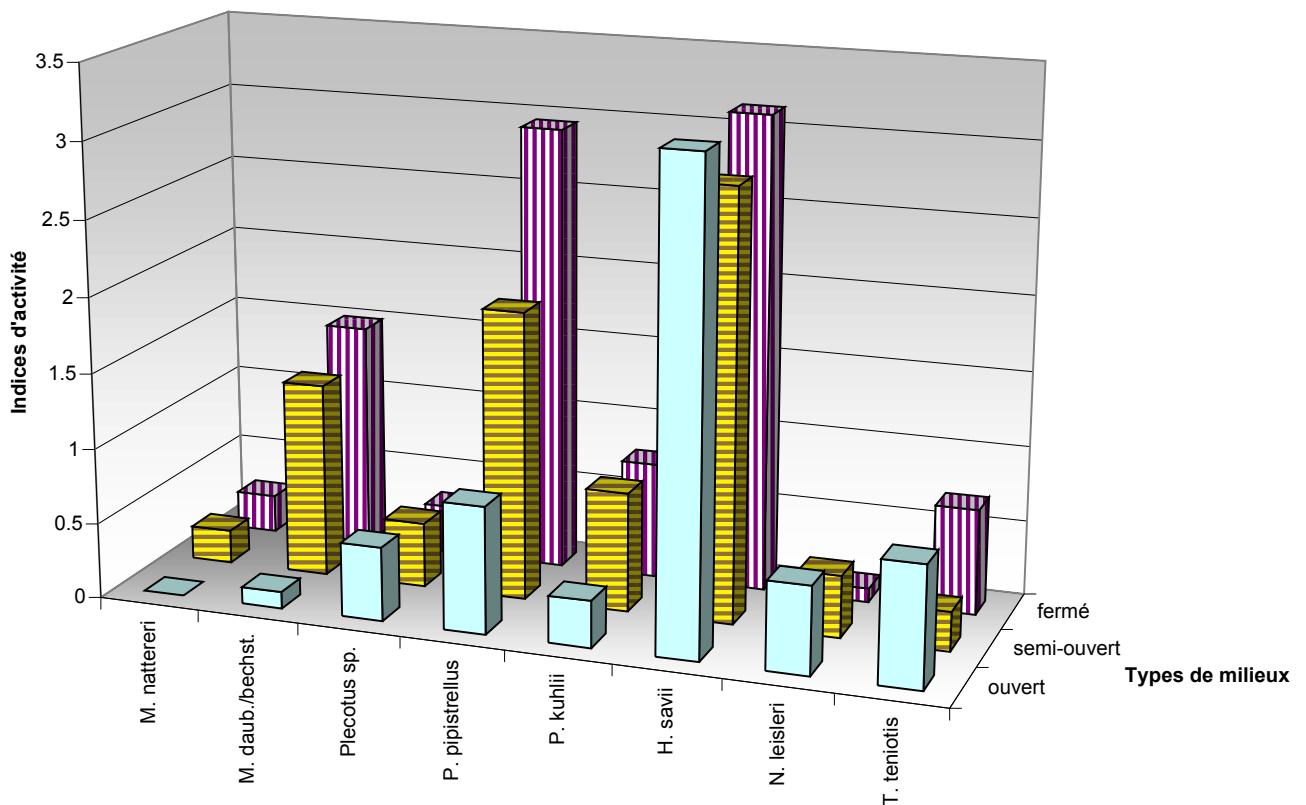


Fig. 2: Comparaison de l'indice d'activité globale en fonction de l'ouverture du milieu.

Une Analyse Factorielle des Correspondances, suivie d'une classification hiérarchique, confirme l'attachement : de *P. pipistrellus* et *P. kuhlii* aux villages éclairés, de *M. daubentonii* aux milieux humides, de *T. teniotis* et *Plecotus* sp. aux pelouses et aux prairies ; le genre *Myotis* forme un ensemble lié aux milieux forestiers plus ou moins humides.

Le Tableau 3 montre que l'indice d'activité reste relativement élevé même au-dessus de 2000 m, avec une bonne proportion d'activité de chasse par rapport à l'activité globale jusqu'à 2300 m.

L'indice d'activité de chasse, toutes espèces confondues, ne diminue pas de manière significative ( $p > 0,5$ ) avec l'élévation de l'altitude (Fig. 3). L'influence méditerranéenne remontant dans la plupart des vallées du massif du Mercantour doit considérablement nuancer les effets limitants liés à l'altitude. Ainsi, à fin juillet 1998 dans la haute-vallée de la Roya, certains transects ont recueilli 28 à 38 contacts par heure entre 1900 et 2200 m d'altitude.

*P. kuhlii*, en dépit de quelques données remarquables (2190 m à Valmasque et 2200 m au Lac Vert de Fontanalbe en Roya), se raréfie très nettement au-dessus de 1500 m. La diminution de son indice d'activité avec l'élévation de l'altitude (Fig. 4) s'avère très significative ( $p < 0,01$ ).

La grande majorité des contacts d'oreillards concerne des altitudes supérieures à 1500 m. L'augmentation de

l'activité avec l'altitude pour ce taxon (voir Fig. 5) est très significative ( $p < 0,01$ ). On pourrait suspecter cette constatation d'être biaisée par la proportion relativement importante des contacts d'oreillards en milieux ouverts (Fig. 2), en supposant que la représentation de ces derniers augmente avec l'altitude. Il est à ce titre important de préciser que le temps de prospection consacré aux habitats forestiers reste dominant même au-dessus de 1500 m (62 % du temps total entre 1500 et 2520 m), et ne baisse drastiquement qu'à partir de 2000 m (34 % du temps total entre 2000 et 2520 m).

Enfin, quelques espèces ont été notées à des altitudes inhabituelles :

- *R. hipposideros* à 1460 m en chasse sous le col de Barelles (Haut-Var)
- *M. emarginatus* à 1320 m en chasse dans le vallon de Mollières (Moyenne-Tinée).

## COMMENTAIRES

### Répartition en fonction des influences bioclimatiques

La fréquence d'apparition (total % dans Tableau 1) des espèces au sein de chaque région bioclimatique correspond bien aux valeurs attendues dans quelques cas :

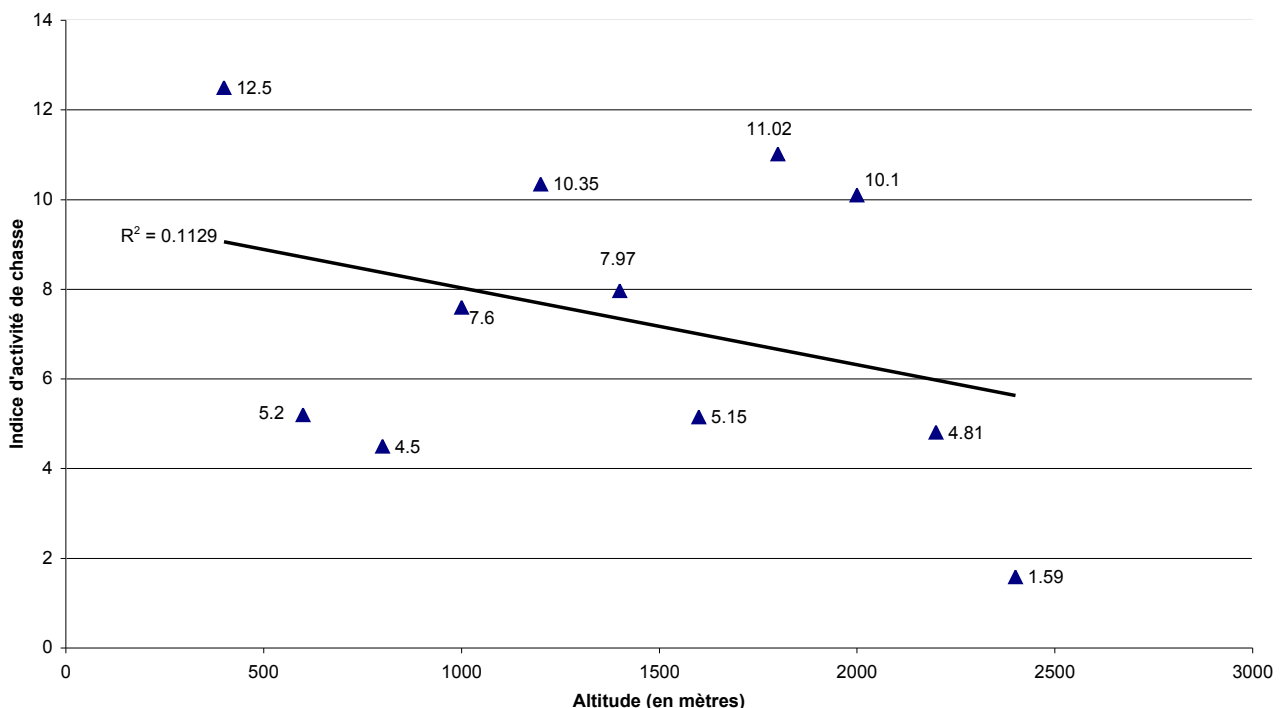


Fig. 3 : Évolution de l'activité de chasse (toutes espèces confondues) en fonction de l'altitude.



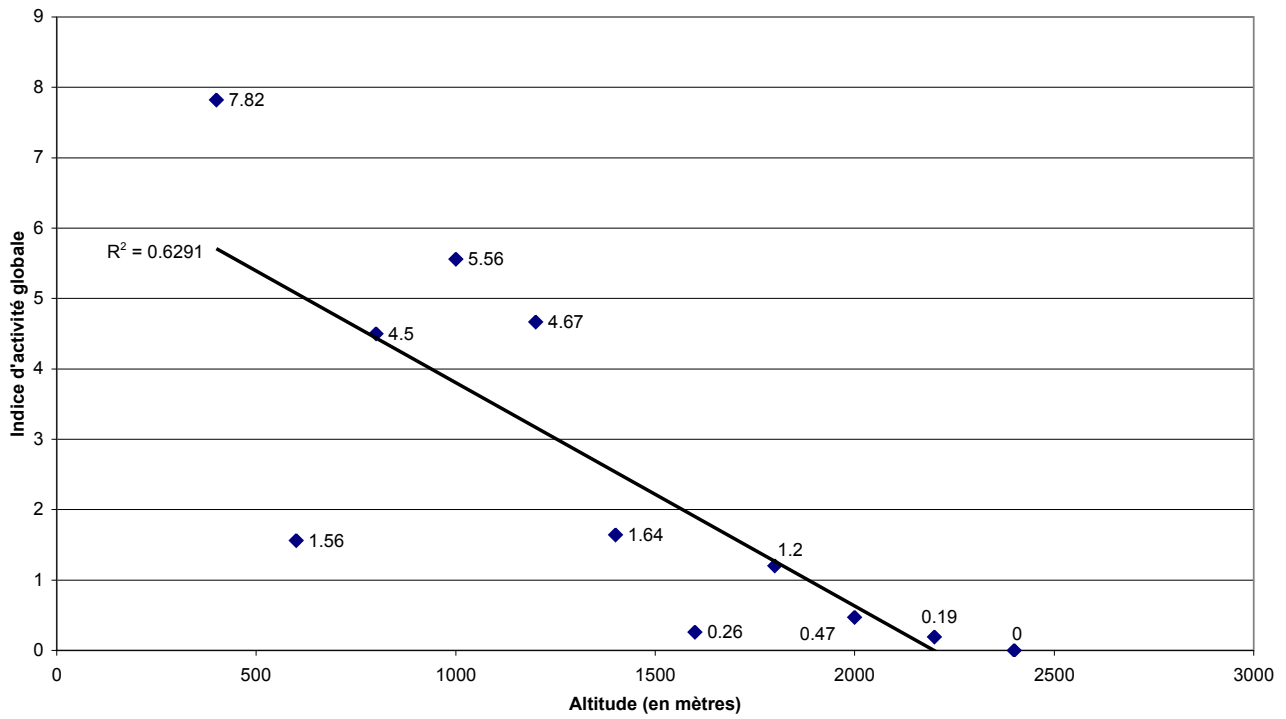


Fig. 4: Évolution de l'indice d'activité globale de *Pipistrellus kuhlii* en fonction de l'altitude.

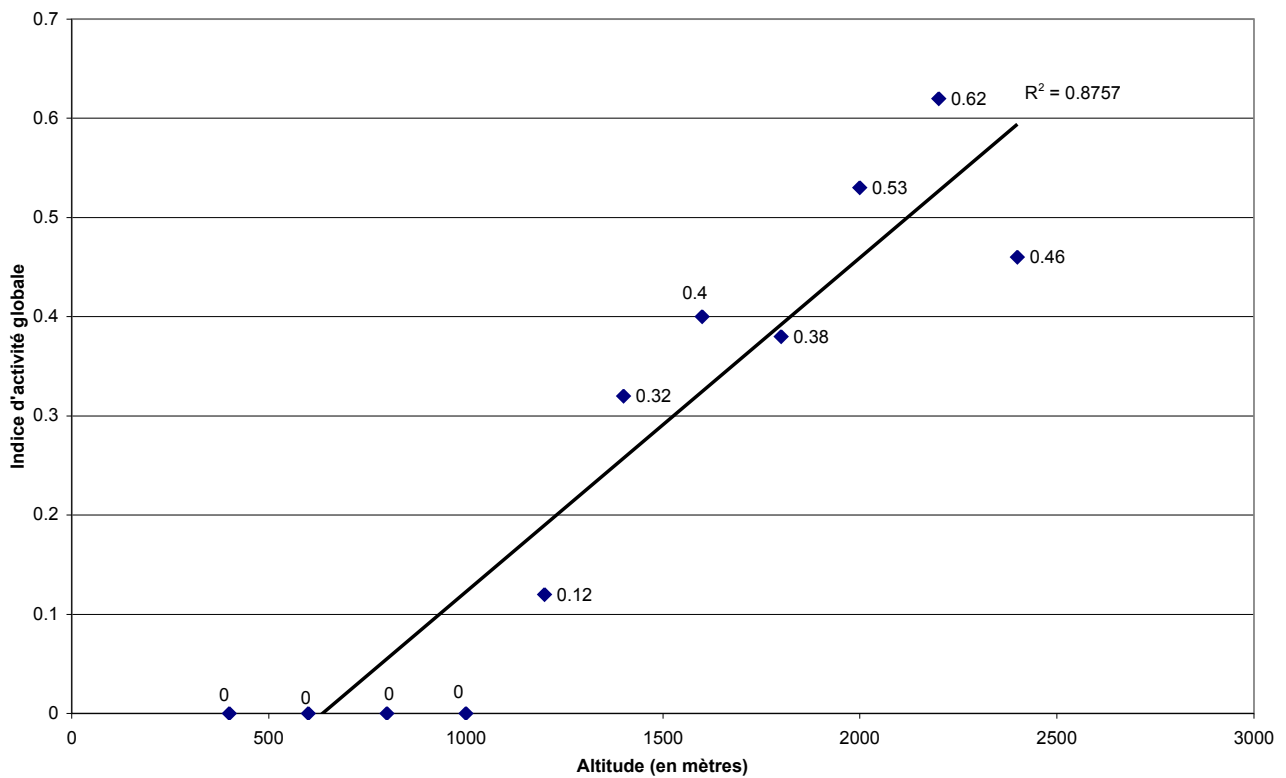


Fig. 5: Évolution de l'indice d'activité globale de *Plecotus* sp. en fonction de l'altitude.

- *M. nattereri*, rare dans toute l'Europe méridionale (MITCHELL-JONES *et al.*, 1999), fréquente ici surtout les forêts de mélèzes sous influence alpine (notamment en Haute-Tinée qui concentre 42,8 % des contacts de cette espèce);
- *N. leisleri* (plus abondante au sud de la France qu'au nord, elle semble également limitée par l'altitude) et *T. teniotis* qui est franchement thermophile car inapte à une hypothermie profonde et prolongée (ARLETTAZ *et al.*, 2000) sont plus présents au sud et à l'ouest, dans les vallées les moins froides. La même tendance a été observée dans les Alpes centrales (BARATAUD, 1994);
- aucune différence n'apparaît par contre pour les espèces communes à large distribution, comme *P. pipistrellus* et *M. daubentonii* (respectivement présents dans 93 et 81 % des sites au total).

Le genre *Plecotus* semble plus présent dans les vallées chaudes et sèches (influence provençale), surtout si l'on considère que les contacts dans les secteurs alpins concernent principalement des individus en transit sur des cols. Malgré son intensité d'émission faible à moyenne, il fut contacté sur 49 % des sites.

À l'opposé, les cas de *P. kuhlii* et *H. savii* sont plus surprenants.

Concernant *P. kuhlii*, la valeur la plus faible se rencontre dans la région à priori la plus favorable (influence haute-provençale), car sous influence méditerranéenne type. Pourtant, c'est dans les secteurs du Haut-Var et du Haut-Verdon que le nombre de villages éclairés (milieu préférentiel de l'espèce) prospectés est le plus important; il ne semble donc pas qu'il y ait un biais lié aux habitats visités.

La région sud-est (Pré-Ligure), au climat sous influence méditerranéenne mais plus humide, semble particulièrement favorable à *P. kuhlii*, puisqu'on la rencontre même dans les hautes vallées. Au total, sa présence a été notée dans 58 % des sites, ce qui est remarquable étant donné les altitudes prospectées.

Le cas d'*H. savii* semble plus simple à interpréter. Certes elle présente en Europe une répartition méridionale (MITCHELL-JONES *et al.*, 1999), et l'on aurait pu s'attendre à un déséquilibre des fréquences d'apparition en faveur des secteurs les plus chauds. En fait elle fut présente dans 98 % des sites. Ceci s'explique certainement par ses affinités rupestres qui en font aussi une espèce typique de la zone minérale des montagnes méridionales. Elle est dominante au-dessus de 1500 m d'altitude (Tableau 3), et ceci quel que soit l'habitat. Dans les secteurs les plus froids, elle trouve certainement refuge le jour dans les falaises exposées au sud.

Le cas du vallon de Mollières est intéressant. Il se situe au carrefour des trois influences, ce qui laissait présager l'existence d'une faune plus diversifiée que dans les

autres vallées. On y rencontre effectivement aussi bien *M. emarginatus* que *M. nattereri*, ce dernier ayant une fréquence d'apparition aussi forte que *N. leisleri*, ce qui n'est le cas dans aucun autre secteur. Le nombre de 9 espèces sur seulement 2 transects est également remarquable.

Plusieurs espèces (*E. nilssonii*, *V. murinus*, *N. noctulalasioplerus*) sont ici hors de leur aire de reproduction connue. La rareté des contacts pour ces chiroptères pourtant facilement audibles grâce à leur forte intensité d'émissions, ne plaide pas en faveur de l'hypothèse d'une population autochtone.

### Répartition en fonction des types d'habitats

La différence de peuplements spécifiques entre les zones éclairées et les autres milieux semble être la règle (Tableau 2). Les espèces de lisière et de haut-vol, souvent qualifiées d'opportunistes, ont sans doute développé une stratégie de recherche de concentrations de proies, quitte à parcourir de grandes distances, le coût énergétique de ces déplacements étant faible pour de bons voiliers (JABERG, 1998; LEUTHOLD & JABERG, 2000). De plus, leur système sonar est parfaitement adapté à la recherche de proies (même petites) à moyenne ou longue distance (WATERS *et al.*, 1995). Ces espèces deviennent donc des « spécialistes » des lampadaires (ces derniers attirant par phototropisme de nombreux diptères et lépidoptères), et ce phénomène semble favoriser leurs populations, au dépens des autres espèces dont les stratégies de chasse (repérage à courte distance de proies liées au feuillage) interdisent une telle adaptation (RYDELL & RACEY, 1995).

Dans une étude menée en Suède, ces derniers auteurs montrent que le nombre d'espèces fréquentant les lampadaires (5, avec absence des genres *Plecotus* et *Myotis*) est très inférieur à celui rencontré dans la campagne environnante (10), ce qui est conforme à nos résultats.

Dans notre étude, seul *T. teniotis* semble, parmi les chasseurs de haut-vol, être moins lié aux lumières artificielles, même si son activité y est équivalente à celle de tous les autres milieux réunis (Fig. 2).

L'indice d'activité dans les villages sans lumières est similaire à ceux de la plupart des milieux semi-ouverts; il est en outre près de six fois inférieur à l'indice en villages éclairés, ce qui confirme que ce sont bien les lumières et non les habitations ou d'autres résultantes des activités humaines qui expliquent de telles concentrations de chauves-souris en chasse (RYDELL, 1991).

La proportion relativement élevée des contacts d'oreillards en milieu ouvert (Fig. 2) peut être due au fait qu'ils émettent dans ces circonstances des signaux d'intensité moyenne (comparable à celle d'une pipistrelle), ce qui peut induire une surestimation de l'activité dans

ces habitats, aux dépens des milieux forestiers où leurs émissions sont plus faibles.

D'une façon générale, seules les espèces agiles ont une forte proportion de leur activité en milieu ouvert. Elles n'affichent cependant pas de *preferendum* marqué pour ces derniers (à l'exception peut-être de *N. leisleri*). Ceci peut s'expliquer par leur mode de chasse en vol élevé, exploitant le plancton aérien groupé en essaims, dérivant au gré des thermiques et des vents. Ces espèces sont donc certainement peu en lien direct avec le type de végétation présente au sol.

Les différences d'indices d'activité entre les habitats de milieu ouvert peuvent paraître surprenantes (Tableau 2). L'eau, courante ou stagnante, s'avère souvent être un facteur favorisant l'abondance d'insectes, et par conséquent celle de chauves-souris. C'est le contraire ici et deux hypothèses peuvent expliquer ce phénomène :

- le nombre important de transits sur les cols augmente l'activité générale dans ce milieu, même si la proportion de chasse n'y est pas négligeable : les caractéristiques physiques des cols peuvent favoriser la concentration d'insectes en essaims, amenés par dérive aérienne ;
- les milieux ouverts en montagne se rencontrent surtout à des altitudes supérieures à 1800 m, et dans ce contexte le moindre abaissement de température limite ou stoppe l'activité des insectes et de leurs prédateurs. Les lacs et ruisseaux, situés en fond de cuvette ou vallon, génèrent des courants froids qui pourraient être la cause des indices très bas rencontrés dans ces biotopes.

La différence d'indice entre ruisseaux et lacs bordés d'arbres tient certainement au caractère torrentiel des cours d'eau de montagne, peu propice à de fortes diversité et abondance d'insectes dont le stade larvaire est aquatique, notamment les diptères qui constituent un des taxons clés dans le régime alimentaire des chiroptères européens (BECK, 1994-95 ; VAUGHAN, 1997).

La forêt dense présente un indice conforme à la moyenne générale. Mais des différences sont apparues selon les années : en 1995 dans le Haut-Verdon et en 2000 en Haute-Tinée, les températures fraîches lors des inventaires semblent avoir influencé le niveau d'activité en sous-bois, nettement supérieur ces années-là par rapport aux autres. Cette valeur de refuge des forêts est liée à la température, plus élevée de un à plusieurs degrés par rapport aux milieux ouverts, ce qui peut maintenir ou augmenter l'activité des insectes (DUVERGÉ & JONES, 1994). Ce phénomène doit être particulièrement important en montagne durant toute la saison de chasse des chiroptères.

### Répartition altitudinale

La répartition altitudinale des villages éclairés prospectés, étant donné l'indice très élevé de ce type d'habitat, peut influencer les résultats dans certaines tranches d'altitude :

c'est entre 900 et 1299 m, et surtout de 1700 à 1899 m, que les indices peuvent être biaisés par la présence de villages. Mais la tranche 1900 à 2099 m, qui compte parmi les indices les plus élevés (Tableau 3), ne doit rien aux lumières artificielles. Il y a donc bien une richesse intrinsèque des habitats naturels au-dessus de 2000 m.

Le genre *Plecotus* semble plus abondant en altitude que dans les basses vallées. La majorité des contacts se rapporte donc certainement à *P. macrobullaris* et *P. auritus*, car *P. austriacus* ne monte guère en altitude, y compris dans le sud de l'Europe : FAVRE (2003) le situe principalement en-dessous de 1300 m dans les Alpes du sud, et en Espagne il ne dépasse pas 1600 m (SWIFT, 1998). *P. macrobullaris*, de découverte récente (KIEFER & VEITH, 2001 ; SPITZENBERGER *et al.*, 2003) est connu actuellement des Alpes et des Pyrénées, et passe pour être strictement montagnard. *P. auritus* a été capturé dans les Alpes du sud jusqu'à 1600 m (P. Favre, comm. pers.). Il est possible que certaines notes montagnardes attribuées à *P. auritus* avant 2001 concernent en réalité *P. macrobullaris* : dans les Pyrénées, *P. auritus* est une des espèces les plus fréquemment capturées au filet au-dessus de 1500 m en vallée d'Ossau (MASSON & SAGOT, 1988) et même entre 2000 et 2500 m en Ariège (BERTRAND, 1992).

La distinction de ces espèces n'étant pas à l'heure actuelle possible au détecteur, nous ne pouvons esquisser ici aucune répartition en fonction de l'altitude et de l'habitat. Simplement, la forte proportion de contacts en altitude rend probable la présence de *P. macrobullaris* sur les secteurs prospectés. La fréquence d'apparition d'oreillers en pelouse alpine pourrait indiquer une tendance de cette dernière espèce à exploiter ces milieux, *P. auritus* étant reconnu comme essentiellement forestier (SWIFT, 1998).

### REMERCIEMENTS

Merci à la direction du Parc National du Mercantour d'avoir accepté ce programme et au service scientifique de l'avoir soutenu.

Parmi les agents de terrain s'étant impliqués, Daniel Demontoux, Christian Joulot et Jean-Pierre Malafosse méritent une mention particulière d'efficacité. Sébastien Roué, Michel Genest, Pascal, Sylvie et Alain Giosa, Julien Barataud, Jacques Ros, Daniel Sirugue ont participé aux relevés de terrain.

### RÉSUMÉ

Durant 40 soirées réparties entre les étés 1993 et 2000, des transects et points d'écoute ont été menés dans divers types de paysages alpins, entre 300 et 2500 m d'altitude. Les contacts acoustiques de chiroptères, relevés grâce à un détecteur hétérodyne et expansion de temps, ont été

classés en fonction du type de milieu, d'activité, et de l'altitude. Les résultats montrent un indice d'activité peu dépendant de l'altitude jusqu'à environ 2200 m, le niveau d'activité de certaines espèces comme l'oreillard étant même positivement corrélé à l'altitude. Les grands types de milieux (anthropisés, forestiers, ouverts, humides ou non) montrent également des regroupements spécifiques particuliers : les espèces de lisière ou de haut-vol (genres *Pipistrellus*, *Hypsugo*, *Nyctalus*) fréquentent surtout les villages éclairés, à l'inverse des espèces manœuvrables (genres *Myotis*, *Plecotus*). Le genre *Plecotus* est fréquemment contacté en pelouses sommitales.

Les résultats montrent également l'efficacité de cette méthode dans des milieux difficiles à inventorier grâce aux méthodes classiques, et ses prolongements sur une meilleure connaissance de l'occupation des habitats par les chiroptères.

## 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., C. RUCHET, J. AESCHIMAN, E. BRUN, M. GENOUD, P. VOGEL. 2000. Physiological traits affecting the distribution and wintering strategy of the bat *Tadarida teniotis*. *Ecology* 81(4): 1004-1014.
- BARATAUD, M. 1994. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères fréquentant les zones d'altitude du Parc National des Ecrins (Alpes, France). Rapport d'étude. 48 p.
- BARATAUD, M. 1996. *Ballades dans l'in audible*. Méthode d'identification acoustique des chauves-souris de France. Double CD + livret. 51 p. Ed. Sittelle.
- 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* 11(2): 38-40.
- BARATAUD, M. 2000. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères en vallée d'Asco (Corse) et bioévaluation des peuplements forestiers à Pin laricio. Rapport d'étude. 14 p. + annexe.
- BARATAUD, M. 2001. Field identification of european bats using heterodine and time expansion detectors. *Proceedings of the 4th European Bat Detector Workshop*. Poland. *Nietoperze* 2(2): 157-167.
- BECK, A. 1994-1995. Fecal analyses of european bat species. *Myotis* 32-33: 109-119.
- BERTRAND, A. 1992. Données préliminaires sur les chauves-souris de la haute chaîne pyrénéenne (Pyrennées Ariégeoises). *Mammalia* 56(2): 290-292.
- BOONMAN, M. 1996. Monitoring bats on their hunting grounds. *Myotis* 34: 17-25.
- DE JONG, J. 1995. Habitat use and species richness of bats in a patchy landscape. *Acta Theriologica* 40(3): 237-248.
- DE WIJS, W.J.R. 1999. Feasibility of monitoring bats on transects with ultrasound detectors. *Travaux Sci. du Musée National d'Histoire Naturelle de Luxembourg* 31: 95-105.
- DUVERGE, P. L. & G. JONES. 1994. Greater horseshoe bats activity, foraging and habitat use. *British Wildlife* 6: 69-77.
- FAVRE, P. 2003. Inventaire des chiroptères ; Montagne de Lure. Rapport d'étude ONF, 43 p.
- GRIFFIN, D. R., F. A. WEBSTER & C. R. MICHAEL. 1960. The echolocation of flying insects by bats. *Animal behaviour* 8: 141-154.
- HAYES, J. P. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy* 78(2): 514-524.
- JABERG, C. 1998. Influence de la distribution des ressources alimentaires sur le comportement de chasse et la sélection de l'habitat d'une chauve-souris insectivore aérienne, *Vespertilio murinus* (L.). *Le Rhinolophe* 13: 1-15.
- KIEFER, A. & M. VEITH. 2001. A new species of long-eared bat from Europe (Chiroptera: Vespertilionidae). *Myotis* 39: 5-16.
- LEUTHOLD, C. & C. JABERG. 2000. Sélection de l'habitat et comportement de chasse d'une colonie de mâles chez la Sérotine bicolore, *Vespertilio murinus*, L. (Mammalia: Chiroptera) en Suisse occidentale. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles* 123: 95-104.
- MASSON, D. & F. SAGOT. 1988. Les chiroptères de la haute vallée d'Ossau (Pyrennées occidentales): résultats des recherches estivales 1985-1986-1987. *Doc. Ecol. Pyr.* 5: 173-196.
- MITCHELL-JONES, A. J., G. AMORI, W. BOGDANOWICZ, B. KRYSSTUFK, P. J. H. REINDERS, F. SPITZENBERGER, M. STUBBE, J. B. M. THISSEN, V. VOHRALIK & J. ZIMA. 1999. *The Atlas of European Mammals*. Poyser Natural History eds. 484 p.
- MOESCHLER, P. & J.-D. BLANT. 1990. Recherches appliquées à la protection des chiroptères. 3) Bioévaluation de structures paysagères à l'aide de chauves-souris en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 7: 19-28.
- OZENDA, P. 1981. *Végétation des Alpes sud-occidentales*. Edition CNRS.
- OZENDA, P. 1985. *La végétation de la chaîne alpine (dans l'espace montagnard européen)*. Edition Masson.
- PARC NATIONAL DU MERCANTOUR. 1998. Principes d'aménagement et de gestion. Rapport.
- RYDELL, J. 1991. Seasonal use of illuminated areas by foraging northern bats *Eptesicus nilsoni*. *Holarctic Ecology* 14: 203-207.
- RYDELL, J. & P. A. RACEY. 1995. Street lamps and the feeding ecology of insectivorous bats. *Symp. Zool. Society of London* 67: 291-307.
- SPITZENBERGER, F., P. STRELKOV & E. HARING. 2003. Morphology and mitochondrial DNA sequence show that *Plecotus alpinus* and *Plecotus microdontus* are synonyms of *Plecotus macrobullaris*. *Nat. Croat.* 12(2): 39-53.
- SWIFT, S. M. 1998. *Long-eared bats*. Poyser Natural History Ed. 182 p.
- VAUGHAN, N. 1997. The diets of British bats (Chiroptera). *Mammal. Revue* 27(2): 77-94.
- VAUGHAN, N., G. JONES & ?? 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.
- WATERS, D. A., J. RYDELL & G. JONES. 1995. Echolocation call design and limits on prey size: a case study using the aerial hawking bat *Nyctalus leisleri*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 37(5): 321-328.