

Etude de la migration des chauves-souris en Bretagne (2013-2016)

Thomas LE CAMPION * & Thomas DUBOS*

*GMB, Groupe Mammalogique Breton,
Maison de la rivière, 29450 Sizun.
thomas.le-campion@gmb.bzh &
thomas.dubos@gmb.bzh

Résumé. - La Bretagne est régulièrement fréquentée par des chauves-souris migratrices comme la Pipistrelle de Nathusius (*Pipistrellus nathusii*) et la Noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*). Afin de tenter de caractériser la migration des chauves-souris un protocole d'enregistrement acoustique passif a été déployé pendant trois années consécutives (2014-2016) sur 5 stations d'enregistrement réparties dans toute la région. Après un traitement et une analyse statistique des 461 596 séquences de chauves-souris enregistrées, les résultats de cette étude montrent que la Bretagne est située sur un axe de migration de la Pipistrelle de Nathusius et probablement de la Noctule de Leisler. Les passages migratoires de ces espèces interviennent principalement dans l'est de la région et en période automnale entre le 20 septembre et le 10 octobre. La météorologie influence largement le phénomène. La migration de la Pipistrelle de Nathusius intervient principalement lors de nuits sans pluie et par vents faibles (inférieurs à 20km/h) orientés aux secteurs Nord à Est.

Mots clefs. - chauves-souris, Chiroptères, migration, Pipistrelle de Nathusius, Pipistrelle commune, Noctule de Leisler, enregistrements passifs

Abstract. - Brittany is regularly visited by migratory bats such as the Nathusius's Pipistrelle Bat (*Pipistrellus nathusii*) and the Leisler's Bat (*Nyctalus leisleri*). In an attempt to characterize bat migration, a passive acoustic recording protocol was deployed for three consecutive years (2014-2016) at 5 recording stations throughout the region. After processing and statistical analysis of the 461,596 bat sequences recorded, the results of this study show that Brittany is located on a migration axis of the Nathusius's Pipistrelle Bat and probably the Leisler's Bat. Migratory passages of these species occur mainly in the eastern part of the region and in the autumn period between September 20 and October 10. Meteorology has a major influence on this phenomenon. The migration of the Nathusius's Pipistrelle Bat occurs mainly during nights without rain and in light winds (less than 20km/h) oriented from the North to East directions.

Key words. - bats, migration, Common Pipistrelle Bat, Nathusius's Pipistrelle Bat, Leisler's Bat, passive recordings, acoustic activity.

INTRODUCTION

La connaissance du phénomène migratoire chez les Chiroptères est aujourd'hui encore parcellaire, même si elle fait l'objet d'une attention croissante partout en Europe. L'intérêt que suscitent les migrations est justifié d'une part, par les lacunes dans notre compréhension du phénomène et d'autre part, par l'émergence depuis quelques années, de l'activité de production éolienne. Les premiers parcs ont joué le rôle de révélateurs du phénomène ; les espèces migratrices étant très affectées par une mortalité due aux éoliennes lors de leurs déplacements saisonniers.

La Bretagne est fréquentée, de manière plus ou moins importante, par quatre espèces « grandes migratrices » : la Pipistrelle de Nathusius (*Pipistrellus nathusii*), la Noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*), la Noctule commune (*Nyctalus noctula*) [CHOQUENÉ, 2006] et le Vespertilion bicolore (*Vespertilio murinus*) [SIMONNET, 2015]. D'autres espèces telles que la Pipistrelle pygmée (*Pipistrellus pygmaeus*), ou la Grande noctule (*Nyctalus lasiopterus*), au caractère migrateur moins certain, sont également recensées dans

la région. La façade maritime du grand ouest semble notamment se situer sur une voie de migration privilégiée pour au moins l'une de ces espèces : la Pipistrelle de Nathusius [KURVITS *et al.*, 2011]. Il apparaît donc que le grand ouest et la Bretagne notamment portent une responsabilité importante dans la conservation des chauves-souris migratrices en France, et au-delà en Europe.

Initialement envisagée sur le quart nord-ouest de la France en lien avec les régions Pays-de-la-Loire et Normandie suite à la définition d'un protocole commun sur les bases d'une réflexion menée par le Groupe Mammalogique Normand [BIEGALA & RIDEAU, 2009], cette étude de la migration des chauves-souris a été lancée uniquement en Bretagne en 2013 (année de test) et s'est achevée en 2016. Son objectif principal était d'établir les premières bases d'une caractérisation des flux migratoires de Chiroptères en Bretagne (existence des voies migratoires, caractère maritime et/ou côtier du phénomène, phénologie, conditions météorologiques de la migration...) par l'enregistrement automatique d'ultrasons sur plusieurs sites en Bretagne.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Protocole et sites de déploiement

Cinq enregistreurs passifs ont été déployés pendant 3 années consécutives (2014-2016) pour une durée de 3 mois chacun, lors de trois périodes distinctes :

Printemps : 1 mois de déploiement en avril-mai ; période située après la sortie d'hibernation (courant du mois de mars en Bretagne) et le retour supposé des individus migrateurs en juin sur les colonies de mise bas.

Été : 2 semaines de déploiement en juin-juillet ; période témoin située en dehors des périodes de migration.

Automne : 1 mois et demi de déploiement en septembre - octobre ; période post-mise bas et durant laquelle l'activité de migration en Bretagne (fin de route migratoire supposée) semble être la plus sensible.

Ces cinq stations ont été réparties dans l'ensemble des quatre départements de Bretagne administrative, voir

Figure 1 et dans des contextes différents, voir *Tableau I*.

Les chauves-souris migratrices migreraient à des altitudes supérieures à 30 mètres du sol (hormis le cas des migrations rampantes par vents forts). En conséquence, nous avons placé les enregistreurs sur des points surélevés du paysage à des hauteurs comprises entre 10 et 40 mètres au-dessus du sol. De plus, une attention particulière a été portée à la hauteur des sites d'enregistrement pour éviter d'avoir trop de contacts de chauves-souris dites « sédentaires » (évoluant la plupart du temps entre 0 et 10 m du sol). Ce choix a été fait dans un souci d'autonomie plus importante des enregistreurs (batteries et cartes mémoire), mais avant tout afin de mieux capter les flux migratoires parmi le bruit de fond de l'activité des espèces « sédentaires » au sol.

Le choix des cinq sites émane d'un compromis entre plusieurs éléments :

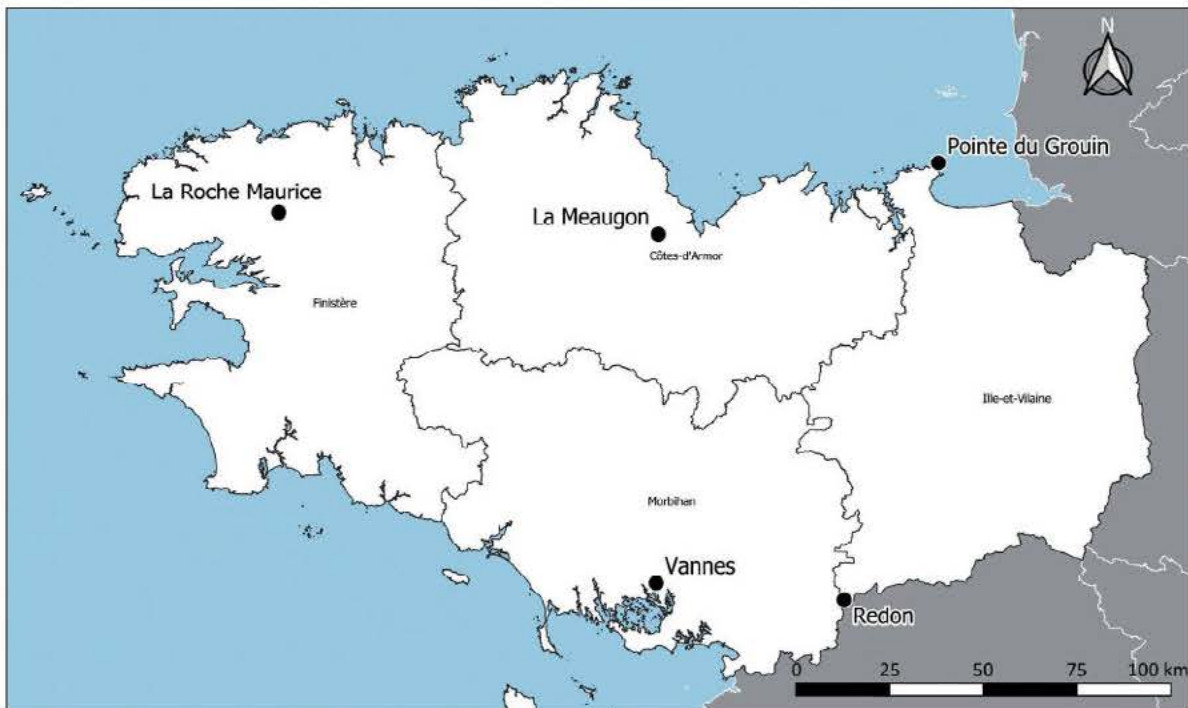


Figure 1. - Carte de localisation des cinq stations d'enregistrements

Département	Commune	Description	Hauteur microphones
Côtes d'Armor	La Méaugon	Eperon rocheux qui domine la vallée du Gouët	10 m
Finistère	La Roche Maurice	Tour médiévale qui domine la vallée de l'Elorn	20 m
Ille-et-Vilaine	Cancale	Sémaphore de la pointe du Grouin – Baie du Mont Saint-Michel	10 m
Ille-et-Vilaine	Redon	Tour gothique qui domine la ville de Redon – marais de Vilaine	35 m
Morbihan	Vannes	Clocher de Saint-Patern qui domine la ville de Vannes – Golfe du Morbihan	35 m

Tableau I - Description des cinq stations d'enregistrement

- La localisation géographique permettant de couvrir l'ensemble des départements de la région, tout en échantillonnant des sites du littoral et de l'intérieur des terres.
- Un site permettant une pose optimale des enregistreurs en altitude et notamment l'obligation d'avoir des microphones protégés placés à l'extérieur et déportés au maximum de toutes structures dans le but de limiter les phénomènes d'échos et donc d'obtenir des sons de qualité.
- Une autorisation de pose du dispositif par les propriétaires du site.
- Une pose et une relève aisée du matériel, liées entre autres, aux conditions d'accès du site et à la localisation géographique des salariés de l'association missionnés pour cette étude.

Succès d'enregistrement

En dépit d'une année 2013 (année de test) principalement consacrée à tester la détection d'espèces migratrices en haut de deux clochers (Méaugon (22) et Chapelle de Brains (35)), nous avons rencontré quelques problèmes d'enregistrement lors des trois années de déploiement et notamment en 2014. Le succès d'enregistrement pour chacune des stations est présenté en *Figure 2*. Malgré la pose des enregistreurs, certaines périodes ont été échantillonnées partiellement à la suite de problèmes de saturation de cartes mémoire ou d'autonomie des batteries. Le site Finistérien de la Roche-Maurice n'a lui été échantillonné que lors de deux années (2015 et 2016).

Matériel utilisé

Les enregistreurs passifs utilisés sont des SM2 Bat+ avec micro SMX-US (© Wildlife Acoustics, USA) déportés à minimum 1 mètre de toute structure.

Les micros sont testés avant et durant la saison d'enregistrement afin de vérifier leur sensibilité à l'aide d'un calibre ultrasonore (© Wildlife Acoustics, USA), et sont renouvelés en cas de nécessité.

Les réglages pratiqués sont les suivants et correspondent à un compromis entre la capacité de l'enregistreur à détecter des sons de Chiroptères (Trigger) et à la qualité de ces derniers pour une analyse et une identification ultérieure (Gain).

- Echantillonnage: 384 KHz
- Gain: 48 Db
- Trigger : 6

Les enregistreurs passifs sont alimentés par des batteries Greenalyte de 60 ou de 90 Ampères d'une autonomie de 30 à 45 jours. Les données sont centralisées dans quatre cartes mémoire de 32 Mo de capacité maximale.

Pour éviter une usure rapide des micros soumis aux aléas météorologiques (altération mise en évidence lors de l'année test de 2013), un dispositif de protection équipe chaque station d'enregistrement. Le micro dirigé vers le bas est protégé dans un tube PVC et capte les ultrasons de Chiroptères qui ricochent contre une plaque de plexiglas carré (24 cm de côté). Ainsi le micro enregistre normalement (avec une légère perte de sensibilité et de qualité des signaux) tout en étant protégé des infiltrations d'eau dommageables pour la membrane.



Figure 2. - Succès d'enregistrement obtenu sur les cinq stations

Traitement des données brutes

Le nombre important de séquences de chauves-souris enregistré par les SM2 BAT+ et qui plus est, sur de longues périodes (3 mois) implique un traitement et une analyse automatisée de ces signaux. Dans le cadre de cette étude, ils ont été analysés grâce au logiciel Sonochiro (©Biotope, version 3.3.2). Ce logiciel d'analyse automatique, qui offre de bonnes capacités de détermination de groupes acoustiques d'espèces, propose cependant un niveau de fiabilité de détermination pour chaque séquence et non une identification certaine. Les résultats analysés sont donc des résultats validés en partie manuellement pour quatre espèces (Pipistrelle commune, Pipistrelle de Nathusius, Noctule de Leisler et Noctule commune) et dont le taux d'erreur d'identification a été évalué. Au total 930 séquences ont été validées manuellement pour ces quatre espèces.

Pour la Pipistrelle de Nathusius, l'analyse manuelle de 590 séquences (réparties entre 40 et 66 séquences par classe de confiance) a permis de déterminer les taux d'erreur d'identification automatique de cette espèce par le logiciel Sonochiro (Figure 3).

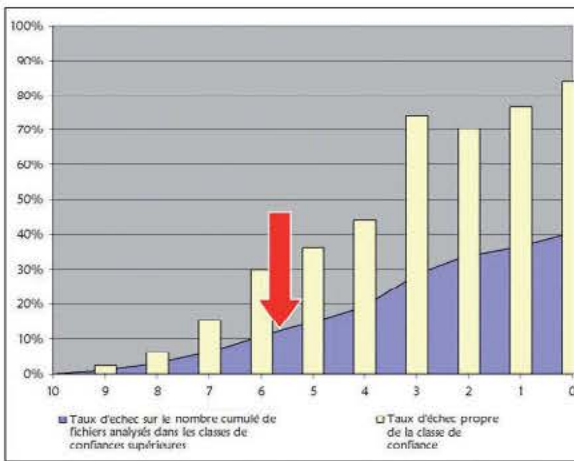


Figure 3. - Taux d'erreur pour l'identification de la Pipistrelle de Nathusius selon les seuils de confiance du logiciel Sonochiro

Ainsi il est possible d'obtenir le taux d'erreur pour les classes de confiance qui ont été conservées pour le traitement des données. Pour la Pipistrelle de Nathusius, les classes retenues sont les classes de confiances supérieures à 5, pour un taux d'erreur d'identification estimé à 10 %.

Malgré un nombre moins important de séquences vérifiées manuellement, nous avons procédé de la même manière pour identifier les classes à retenir pour la Noctule de Leisler (classes supérieures à 3 pour 147 séquences analysées), la Noctule commune (classes supérieures à 7 pour 30 séquences analysées) et pour la Pipistrelle commune (toutes les classes pour 146 séquences analysées). Le Tableau II synthétise l'ensemble de ces résultats. En vert, apparaissent les classes de confiance considérées ici comme « fiables » (moins de 10 % d'erreur) pour chacune des quatre espèces retenues pour l'analyse de données :

Analyses et traitement statistique des données

Analyse des données

L'analyse principale des données est basée sur la comparaison entre les rythmes d'activité par espèce en période de migration (printemps et automne) avec la période estivale. La période estivale correspond à la période de mise bas et donc à l'absence de déplacement migratoire (saison témoin).

De plus, les rythmes d'activité de la Pipistrelle de Nathusius et de la Noctule de Leisler ont été comparés avec ceux de la Pipistrelle commune. Cette dernière est en effet considérée comme « sédentaire » (espèce témoin) et abondante localement.

Pour les autres espèces migratrices recensées en Bretagne (Noctule commune, Grande noctule, Vespertilion bicolore et Pipistrelle pygmée), il n'y a pas eu ou trop peu de contacts pour qu'elles figurent dans les analyses.

L'ensemble des résultats est exprimé en minute positive [HAQUARI, 2013]. Ce choix, au détriment d'un dénombrement de contacts (séquences de 5 secondes [BARATAUD, 2012]), permet notamment de moins accorder d'importance à des comportements de chasse

Espèce	Indice de confiance du logiciel Sonochiro										séquences validées sur
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Pipistrelle de Nathusius (moins de 10 % d'erreur)	Chauve-souris sp					Pipistrelle de Nathusius					590
Noctule de Leisler (moins de 10 % d'erreur)	Chauve-souris sp				Noctule de Leisler						158
Noctule commune (moins de 10 % d'erreur)	Chauve-souris sp							Noctule commune			36
Pipistrelle commune (moins de 10 % d'erreur)	Pipistrelle commune										146

Tableau II. - Indices de confiance retenus (en vert) pour l'analyse des données et indices de confiance écartés de l'analyse (en orange)

« stationnaires » d'espèces sédentaires vis-à-vis des comportements de transit attendus des espèces supposées migratrices : par exemple une Pipistrelle commune qui évolue en permanence pendant une période donnée à distance de détection du micro générera énormément de contacts de 5 secondes mais seulement quelques minutes positives et à l'inverse une Pipistrelle de Nathusius en transit générera une minute positive pour peut-être seulement un ou deux contacts. Enfin, la plupart des analyses ont été conduites uniquement pour les sites présentant une activité significative d'espèces migratrices. Ainsi la majorité des analyses pour la Pipistrelle de Nathusius ont été conduites sur les sites de Cancale (35) et Redon (35). Sur ces deux stations toutes les analyses n'ont pas été conduites pour la Noctule de Leisler qui présente un nombre de séquences trop faible.

Traitement statistique et robustesse des données

Les données ont été analysées statistiquement grâce à des Modèles Linéaires Généralisés (GLM) de lois négatives binomiales ou binomiale suivant les cas. Ceux-ci nous permettent de déterminer les effets sur l'activité chiroptérologique de différentes variables : année, saison, durée de la nuit, localisation des sites, et météo : force du vent, direction du vent, température nocturne minimale, température diurne maximale, pluviométrie nocturne par nuit.

Ces différentes variables ont été testées pour la Pipistrelle commune (espèce témoin), la Pipistrelle de Nathusius et la Noctule de Leisler.

Les variables corrélées ou non significatives (températures maximales, durée de la nuit) ont été écartées de l'analyse des résultats. Les autres variables notamment les plus significatives et celles présentant des différences marquées entre la Pipistrelle commune et la Pipistrelle de Nathusius ont été conservées et seront présentées et dis-

cutées en détail. Comme précisé précédemment certaines variables n'ont pu être testées pour la Noctule de Leisler.

RÉSULTATS

L'ensemble des déploiements effectués sur cinq sites pendant trois années consécutives à raison de trois mois d'enregistrement par an a permis d'enregistrer 461 596 séquences de chauves-souris (séquences de 5 secondes) et l'équivalent de 158 279 minutes positives dont 10 829 pour les trois espèces migratrices (Pipistrelle de Nathusius, Noctule de Leisler et Noctule commune) à un seuil de validité fiable (taux d'erreur potentiel inférieur à 10 %). Les résultats présentés ci-après sont donc les plus robustes.

Différences entre sites

Les résultats des analyses (Figure 4) montrent une différence d'activité notable entre les sites chez l'ensemble des espèces, exceptée la Noctule commune qui n'apparaît pas dans les résultats car le nombre de séquences enregistrées est trop faible.

Pour la Pipistrelle de Nathusius l'activité moyenne mesurée est nettement plus élevée en Haute-Bretagne (sites de Redon (35) et de Cancale (35)), alors qu'elle semble particulièrement faible en Basse-Bretagne (sites de la Roche-Maurice (29) et de la Méaugon (22)). Le site de Vannes se situe à un niveau intermédiaire. Les GLM de loi négative binomiale conduits démontrent que l'activité de cette espèce est significativement ($\alpha < 0,001$) plus importante sur les sites de Cancale et de Redon.

Nous n'observons pas ce même gradient géographique pour les deux autres espèces.

L'activité de la Pipistrelle commune semble plus élevée en Basse-Bretagne avec des résultats anormalement bas sur le site de Vannes.

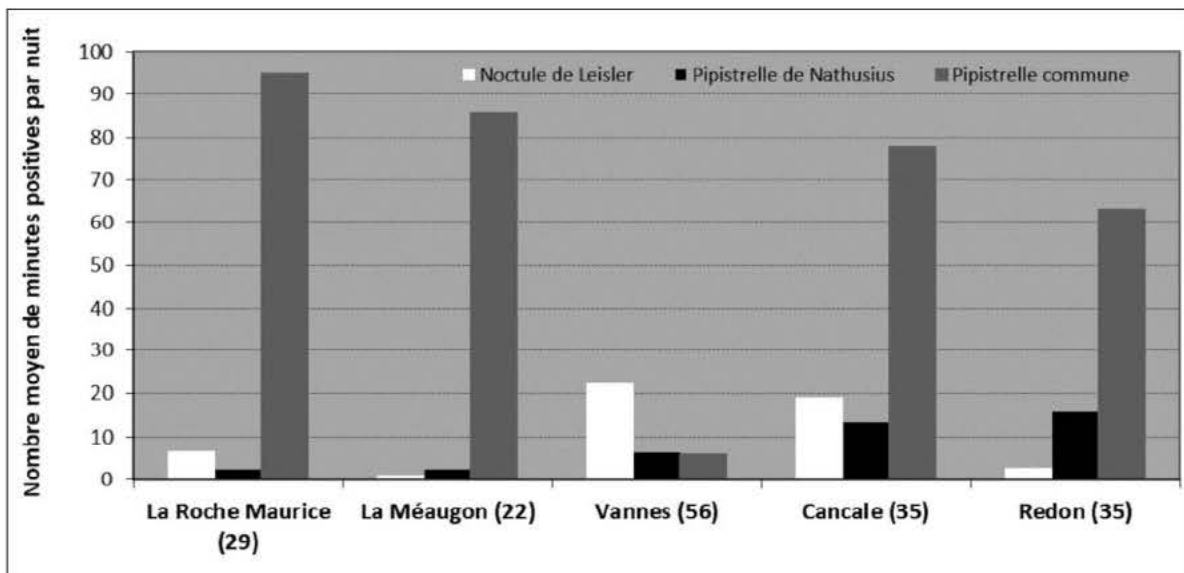


Figure 4. - Activité (exprimée en nombre moyen de minutes positives par nuit) des différentes espèces sur les 5 sites étudiés

La Noctule de Leisler est principalement présente à Vannes et Cancale et peu contactée sur les autres sites.

Ces premiers résultats nous ont permis d'isoler les deux sites de plus forte activité de la Pipistrelle de Nathusius : Redon et Cancale. La suite de l'analyse s'est essentiellement concentrée sur cette espèce et sur ces deux sites en particulier afin de faire émerger des résultats plus facilement interprétables.

Différences entre saisons

La distribution saisonnière de l'activité moyenne à Cancale et Redon montre que la Pipistrelle commune (espèce témoin) a une activité nettement plus élevée que la Pipistrelle de Nathusius et la Noctule de Leisler (Figure 5). Cette activité est cependant relativement stable au fil des trois saisons échantillonnées, ce qui n'est clairement pas le cas pour les autres espèces et plus particulièrement pour

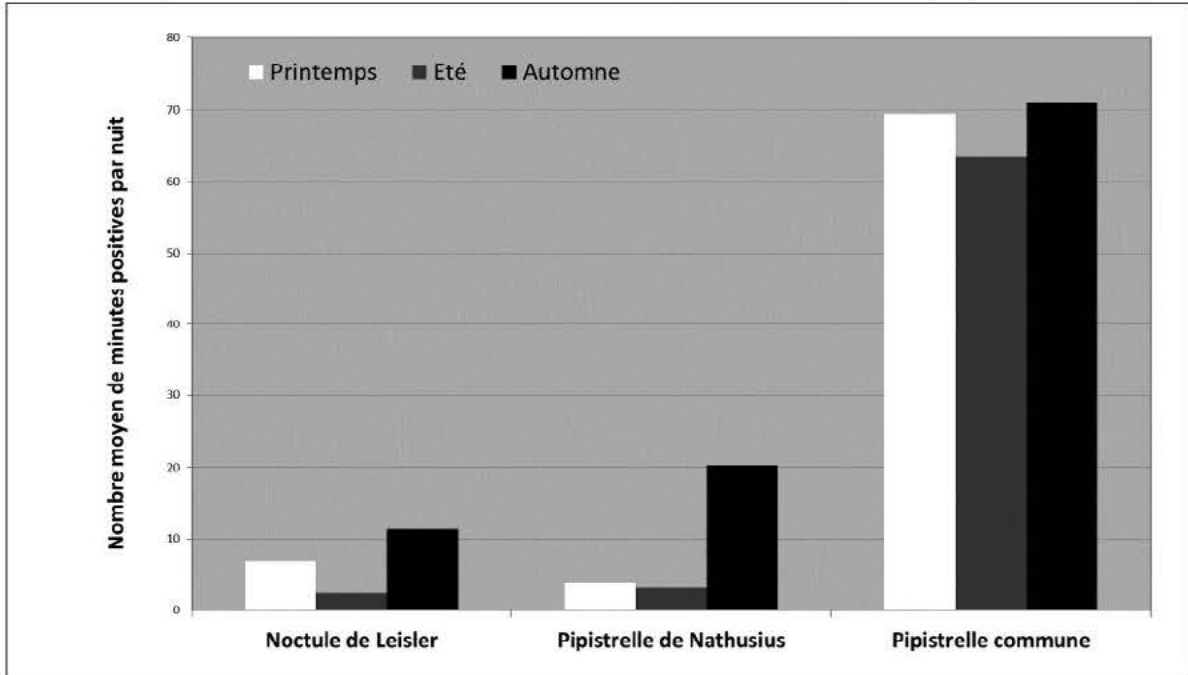


Figure 5. - Distribution saisonnière moyenne de l'activité à Cancale et Redon pour trois espèces

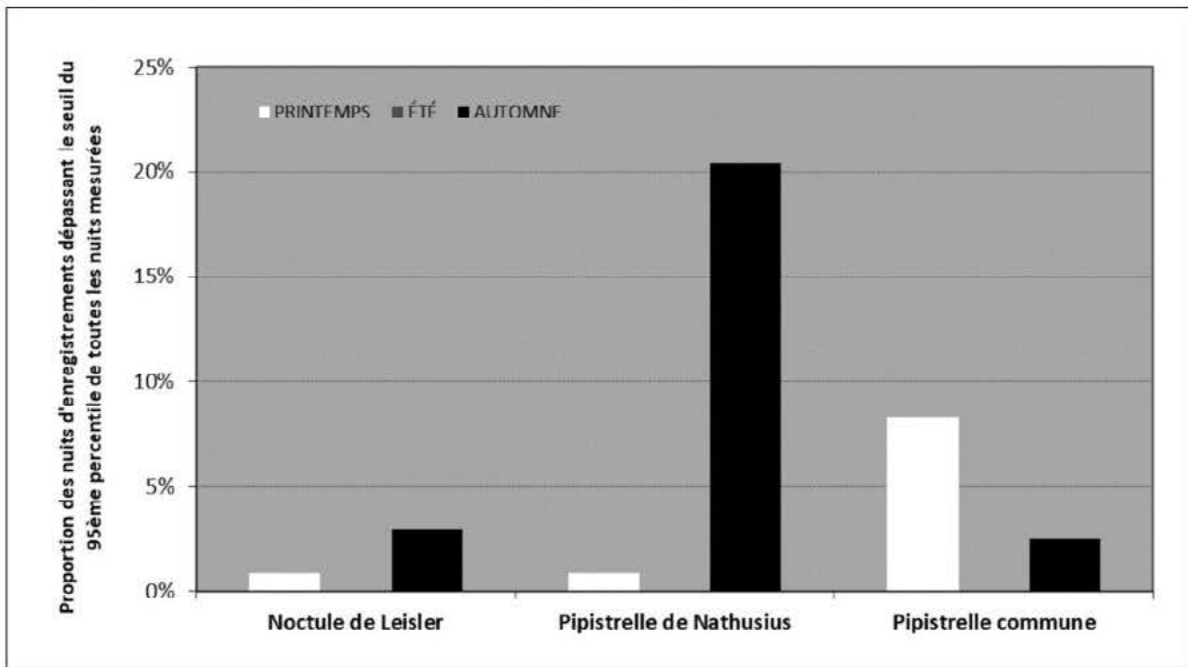


Figure 6. - Distribution des « passages » (nuits de très forte activité basées sur le calcul du 95^e percentile) selon la saison et les espèces sur les sites de Cancale et Redon

la Pipistrelle de Nathusius. Cette dernière montre en effet une activité printanière et estivale restreinte qui augmente fortement en période automnale (effet positif significatif ($\alpha < 0,001$) de l'automne sur l'activité révélé par un GLM de loi négative binomiale). Ce constat peut également être dressé pour la Noctule de Leisler avec cependant une activité printanière sensiblement plus élevée.

L'analyse de la distribution des nuits de très forte activité (considérées comme des nuits avec un nombre de minutes positives supérieur à la valeur du 95^e percentile de toutes les nuits d'enregistrement réalisées pendant les 3 années d'étude dans l'ensemble des sites, *Figure 6*) pour ces trois espèces à Cancale et Redon, nous amène à un constat similaire pour la Pipistrelle de Nathusius. En effet, chez cette espèce, la proportion de nuits de très forte activité est particulièrement élevée en automne (20,40 % des nuits avec une activité très forte) alors qu'elle est particulièrement faible pour le printemps et nulle pour

la période estivale. La Noctule de Leisler présente également un nombre de nuits de très forte activité plus élevé en automne mais dans des proportions beaucoup moins fortes que chez la Pipistrelle de Nathusius.

Il est également intéressant de noter le nombre de nuits de forte activité plus sensible au printemps pour la Pipistrelle commune. Ce résultat assez étonnant mériterait d'être étudié plus finement pour en déterminer les causes.

Différence interannuelle

L'activité varie significativement en fonction de l'année pour la Pipistrelle de Nathusius et la Pipistrelle commune. Il n'existe donc pas de différence marquée entre ces deux espèces.

Cependant, pour un site et une espèce donnée, la répartition du nombre de minutes positives est très variable d'une année à l'autre. Pour la Pipistrelle de Nathusius en particulier, les *Figures 7* et *8* permettent de mettre en évi-

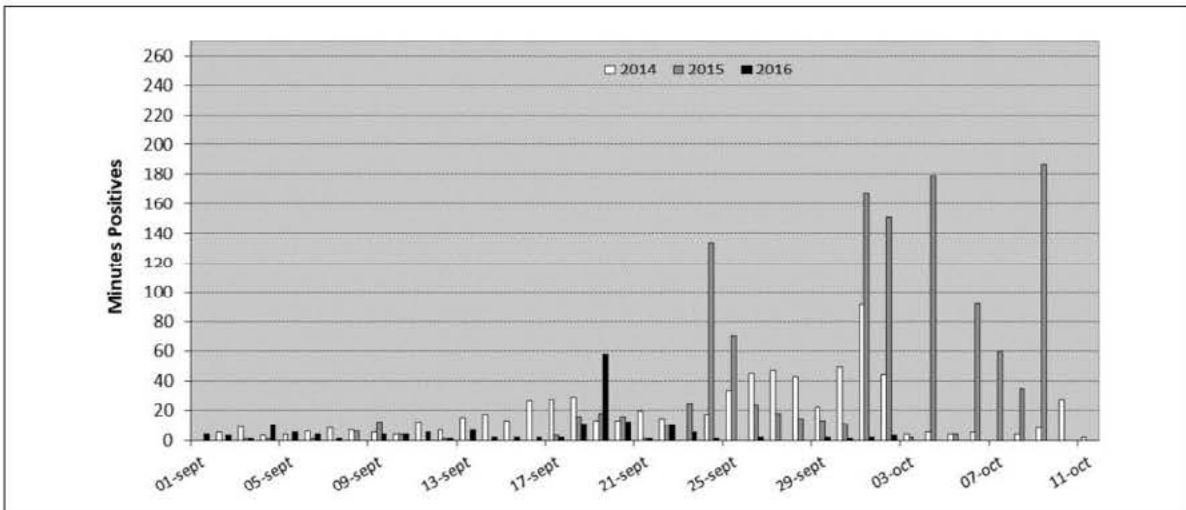


Figure 7. - Activité automnale (minutes positives) de la Pipistrelle de Nathusius à Redon au cours des trois années d'étude

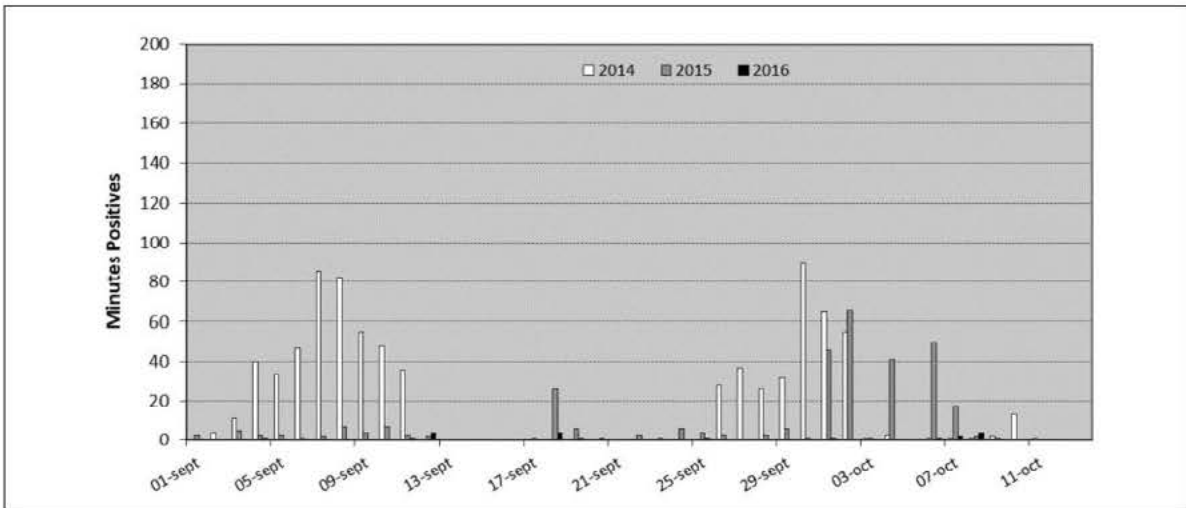


Figure 8. - Activité automnale (minutes positives) de la Pipistrelle de Nathusius à Cancale au cours des 3 années d'étude

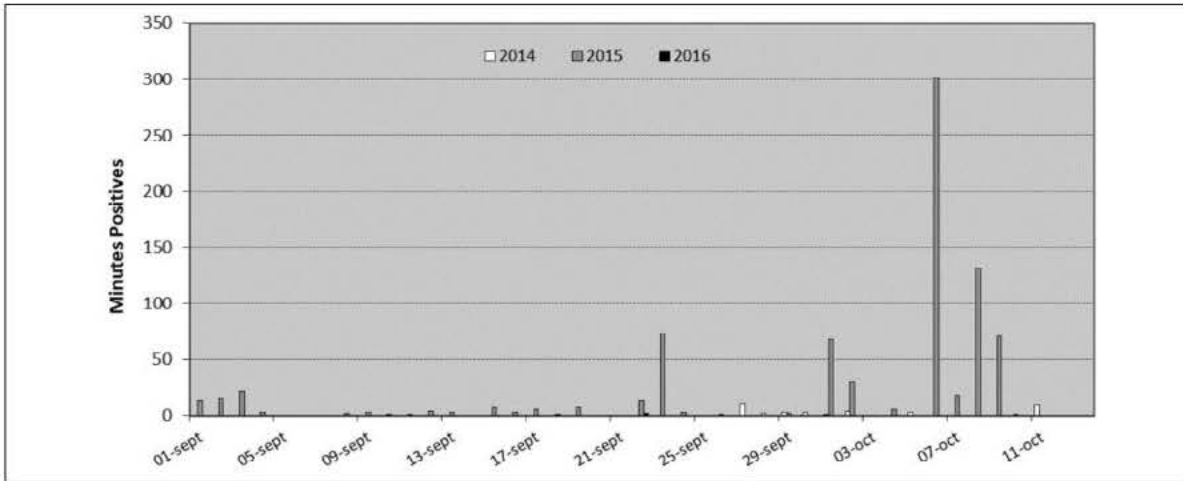


Figure 9. - Activité automnale (minutes positives) de la Noctule de Leisler à Cancale au cours des 3 années d'étude

dence une activité moyenne à forte en 2014 et 2015 alors qu'elle semble particulièrement faible en 2016 sur les sites de Redon et de Cancale. Pour les années 2014 et 2015 les pics d'activité sont principalement concentrés sur la fin du mois de septembre et début octobre dans tous les sites, à l'exception d'un pic d'activité marqué début septembre sur le site de Cancale.

Ce constat peut également être établi chez la Noctule de Leisler à Cancale (Figure 9). Cette espèce est surtout contactée sur ce site en 2015 avec des pics d'activité concentrés fin septembre et début octobre. A contrario, les résultats de Vannes ne sont pas présentés pour cette espèce car ils sont très similaires d'une année à l'autre et sans grande différence d'activité entre la période estivale et automnale, ce qui suggère une présence plutôt sédentaire de l'espèce dans le secteur du golfe du Morbihan, hypothèse accréditée par les connaissances de terrain déjà établies et encore confirmées depuis [LE CAMPION, *com. pers.*]. Ils n'apportent donc rien à la problématique d'explication du phénomène de migration.

Pour une bonne lecture des figures ci-dessus (Figures 7, 8 et 9) il est nécessaire de se reporter au tableau des succès d'enregistrement présenté en Figure 2 avec notamment deux phases sans enregistrements : du 12 au 25 septembre 2014 à Cancale et du 02 au 15 octobre 2016 à Redon.

Effets de la météorologie

L'analyse des effets de la météorologie a été réalisée par des GLM de loi négative binomiale pour la Pipistrelle de Nathusius et la Pipistrelle commune. Concernant la Noctule de Leisler le relatif faible nombre d'enregistrements collectés ne nous permet pas de conduire ces analyses avec suffisamment de robustesse.

Effets de la pluviométrie nocturne

La pluviométrie a un effet négatif marqué et significatif ($\alpha < 0,001$) sur la distribution de l'activité chez la Pipistrelle de Nathusius alors que cet effet n'est pas significatif chez la Pipistrelle commune (Figure 10).

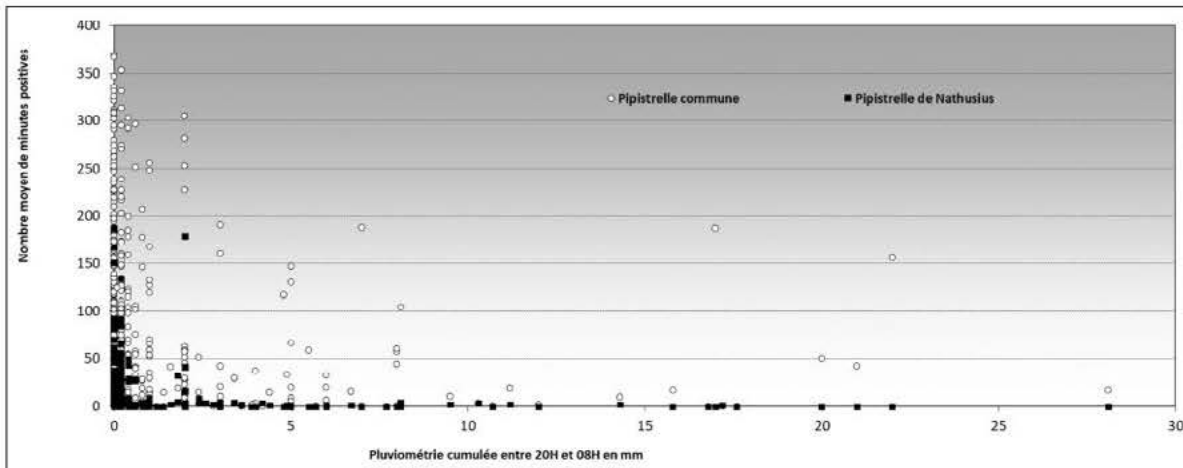


Figure 10. - Distribution de l'activité (moyenne des minutes positives) de la Pipistrelle de Nathusius et de la Pipistrelle commune en fonction de la pluviométrie nocturne (cumuls en mm)

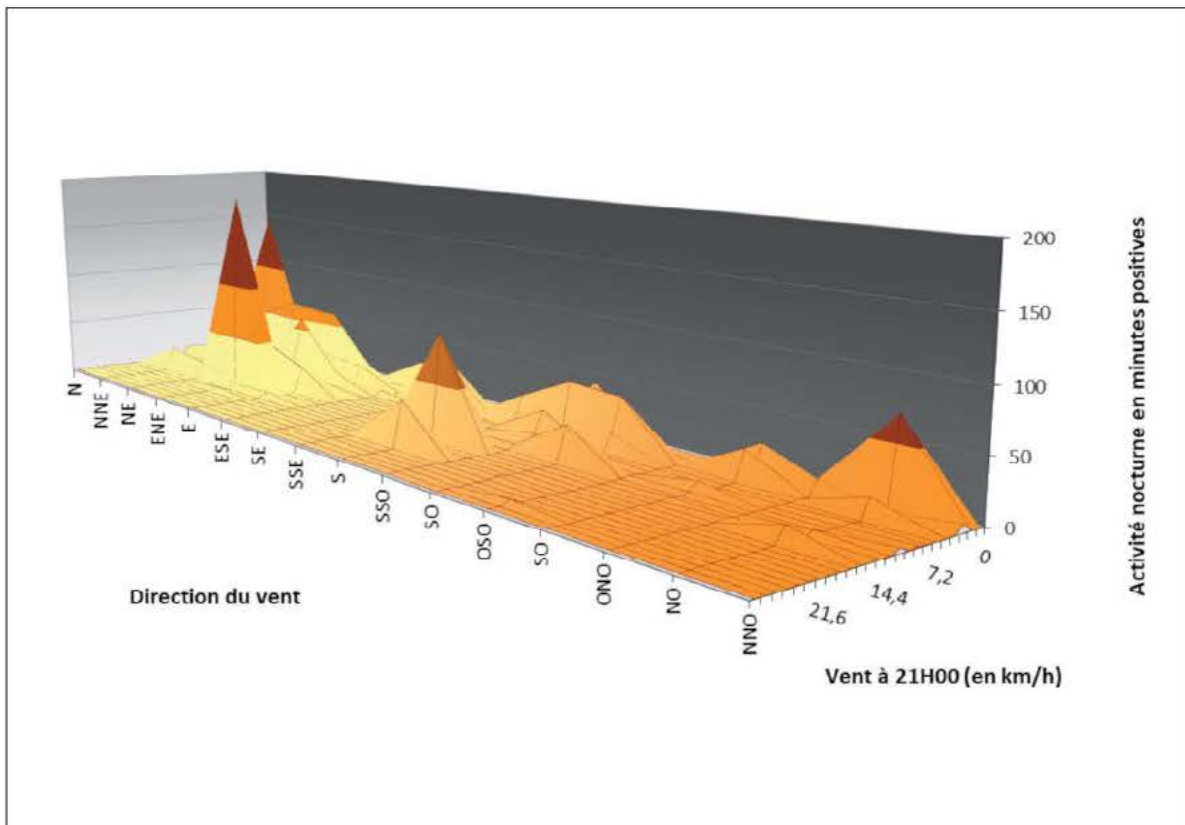


Figure 11. - Distribution de l'activité automnale (minutes positives) de la Pipistrelle de Nathusius en fonction de la force et de la direction du vent

La Pipistrelle commune présente en effet une activité qui peut être élevée malgré des cumuls importants (supérieurs à 5mm), alors que l'activité de la Pipistrelle de Nathusius est anecdotique à très faible au-delà de 2mm de pluviométrie nocturne.

Effets des températures

Les températures ont un effet positif significatif ($\alpha < 0,001$) sur l'activité de la Pipistrelle commune et de la Pipistrelle de Nathusius. Les résultats sont relativement similaires et ne montrent pas de différence marquée entre ces deux espèces pour cette variable.

Effets du vent

La force du vent a un effet négatif très marqué sur l'activité des Chiroptères. Régulièrement mentionné dans

la bibliographie qui traite des problématiques liées à l'éolien, cet effet a également été mesuré lors de cette étude. Ainsi, un vent supérieur à 20 km/h (5.5 m/s) limite considérablement l'activité de la Pipistrelle de Nathusius et de la Pipistrelle commune.

Nous avons également noté un effet très important de la direction du vent. En effet, pour les enregistrements automnaux de Cancale et Redon l'effet de la direction du vent est significatif ($\alpha < 0,05$) et négatif à mesure que l'on s'éloigne d'une origine « nord-est », comme le montre également la distribution de l'activité en fonction du vent de la Figure 11. Cet élément est très intéressant car la distribution de l'activité de la Pipistrelle commune n'est pas influencée par ce facteur de direction du vent (variable non significative dans le GLM de loi binomiale d'analyse de l'activité de cette espèce).



Distribution de l'activité au cours de la nuit

La répartition du nombre de minutes positives au cours de la nuit entre la Pipistrelle commune et la Pipistrelle de Nathusius est assez différente. Cette différence difficilement appréciable au printemps et en été (activité de la Pipistrelle de Nathusius trop réduite) est plus facilement détectable en période automnale (*Figure 12*).

La Pipistrelle commune montre un pic d'activité automnal entre une et quatre heures après le coucher du soleil avant une baisse importante jusqu'à la fin de nuit où une légère reprise de l'activité est notée.

Pour la Pipistrelle de Nathusius, le pic d'activité semble plus tardif (plutôt centré entre quatre et sept heures après le coucher du soleil). De plus cette activité semble se prolonger jusqu'à huit heures après le coucher du soleil avec une baisse progressive.

Ce constat peut également être dressé par site. Par exemple, le site de Redon permet d'apprécier plus finement ces différences lors de l'automne 2015 et d'apporter quelques compléments notamment sur le début d'activité. L'activité de la Pipistrelle commune augmente très rapidement lors de la première heure pour atteindre un pic vers deux et trois heures après le coucher du soleil et baisse fortement six heures après le crépuscule (*Figure 13*). L'activité de la Pipistrelle de Nathusius monte plus progressivement une à deux heures après le coucher du soleil pour atteindre un pic plus tardif après quatre ou cinq heures. Cette activité peut se prolonger ou exploser jusqu'à sept à huit heures après le crépuscule, voir même montrer un pic marqué en seconde partie de nuit (*Figure 14*).

DISCUSSION

Différences entre sites

Concernant la Pipistrelle commune, les différences de rythme d'activité semblent plutôt s'expliquer par la hauteur du micro (effet significatif démontré statistiquement) par rapport aux éléments structurants du paysage. En effet les trois sites présentant l'activité la plus élevée chez cette espèce sont les sites dont les enregistreurs sont placés les moins hauts (10 à 20 m environ). A l'inverse, les postes d'enregistrement de Redon et surtout celui de Vannes sont beaucoup plus élevés par rapport au sol ou aux supports de vol des Chiroptères. Pour Redon, le micro est situé environ à 40 m au-dessus du sol mais l'environnement urbain offre quelques supports de vol proches (toitures d'église, mairie, lycée...). A Vannes par contre, le micro est situé à 35 m au-dessus du sol et à environ 20 m au-dessus des toitures de la ville. Il est donc complètement déconnecté de toutes structures de déplacements de Chiroptères et expliquerait la très faible activité de la Pipistrelle commune sur ce site particulier.

La répartition de l'activité de la Noctule de Leisler semble plus liée à une différence de statut de l'espèce au niveau de chacun des sites. Comme dans la majorité de la région, sa répartition sur les sites de Redon, La Roche-Maurice et La Méaugon serait le reflet de sa situation en Bretagne, c'est-à-dire une espèce peu commune [SIMONNET, 2015]. Pour Vannes, les résultats élevés obtenus permettent d'envisager la présence d'une colonie de mise bas à proximité du site d'enregistrement. Cette étude vient compléter les contacts réguliers avec cette espèce en période estivale autour du Golfe du Morbihan.

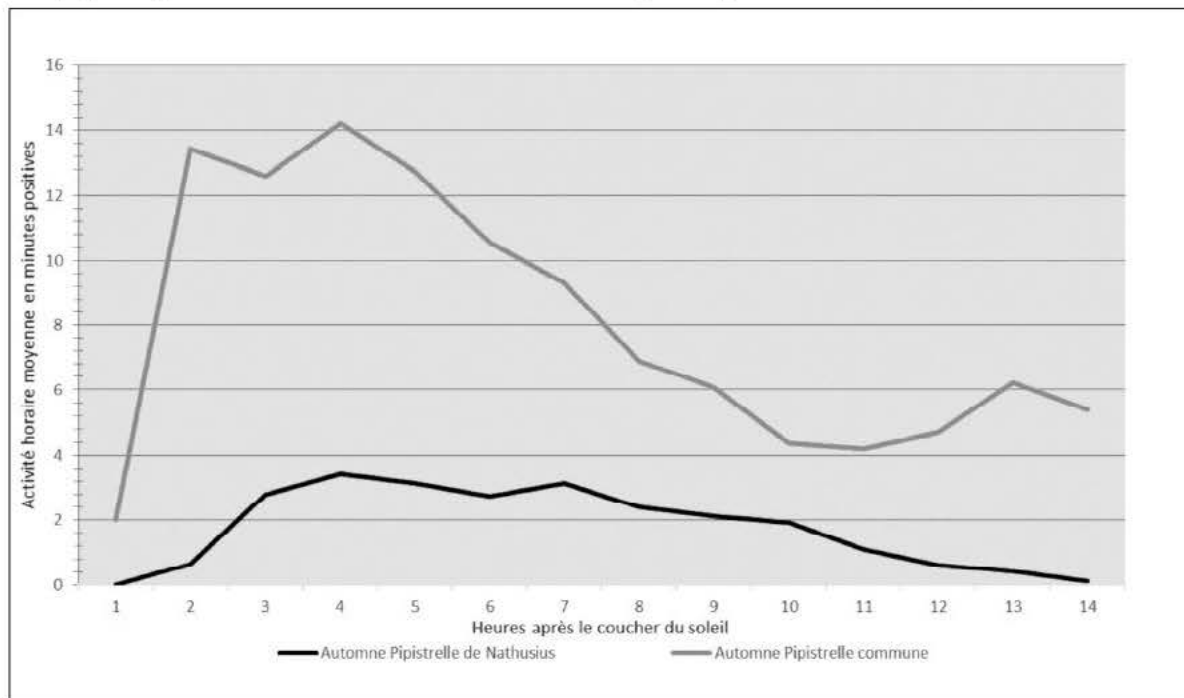


Figure 12. Distribution horaire automnale de l'activité des Pipistrelles de Nathusius et commune à Cancale et Redon

L'augmentation du nombre de contacts au printemps et à l'automne pourrait correspondre à des transits locaux et/ou à des modifications de zones de chasse. Enfin, pour le site de Cancale, l'espèce est anecdotique en été et au printemps. Par ailleurs, la majorité des contacts automnaux a été obtenue lors de la seule année 2015 à l'occasion de courts pics d'activité très marqués. Ce faciès d'activité à Cancale suggère une présence liée à des individus migrateurs.

Pour la Pipistrelle de Nathusius, il existe clairement un gradient est/ouest. C'est une indication précieuse pour la compréhension du phénomène de migration en Bretagne. Il s'agit d'un premier indice sur l'intensité du flux de migration selon la situation géographique. La migration de la Pipistrelle de Nathusius serait beaucoup plus marquée dans l'est de la région (sites de Redon et Cancale) alors qu'elle serait relativement faible à l'ouest d'une ligne Saint-Brieuc/Vannes. L'ouest de la Région et

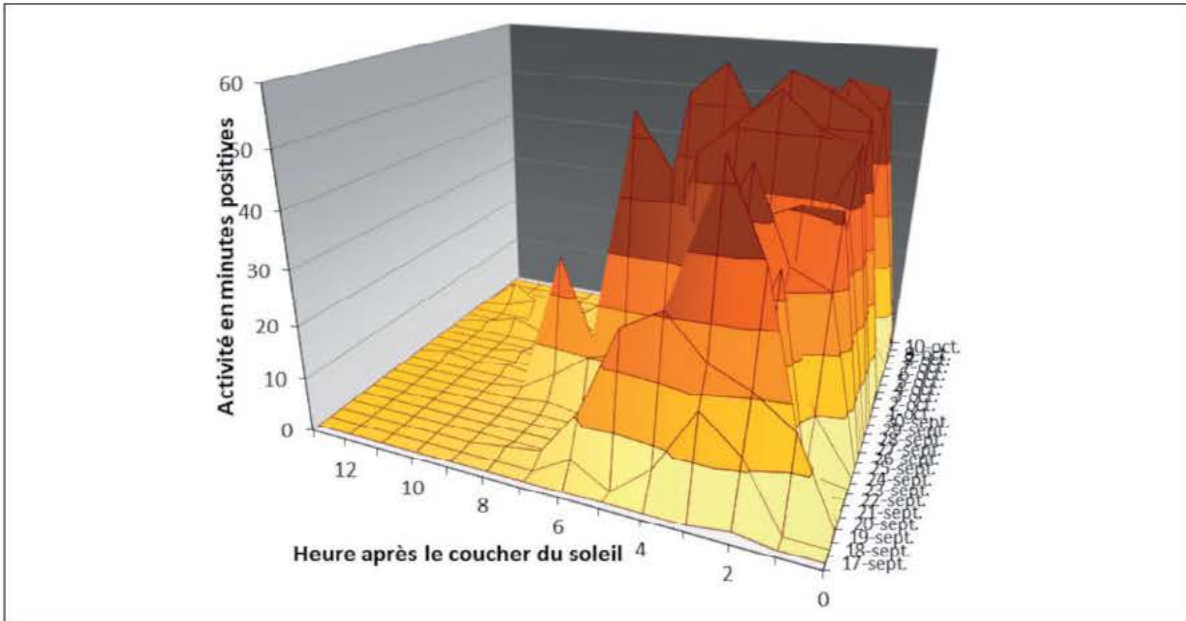


Figure 13 - Distribution de l'activité de la Pipistrelle commune lors de l'automne 2015 à Redon

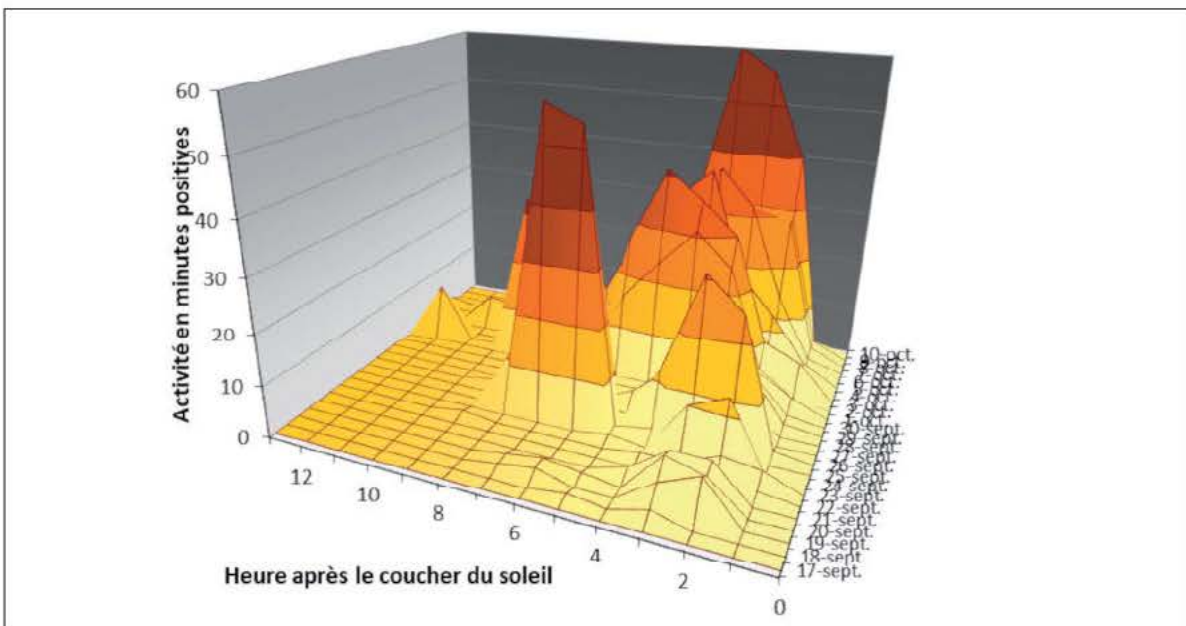


Figure 14 - Distribution de l'activité de la Pipistrelle de Nathusius lors de l'automne 2015 à Redon

notamment le nord de la Basse-Bretagne, serait éloigné du flux principal et la migration y serait anecdotique (site de la Roche-Maurice et de la Méauçon).

Différences entre saisons

Les différents résultats suggèrent une activité très stable entre les saisons pour la Pipistrelle commune et donc un pattern conforme à son statut supposé d'espèce « sédentaire ».

Ce n'est pas le cas de la Pipistrelle de Nathusius pour qui l'activité dans l'est de la région est principalement concentrée à l'automne et se fait visiblement par « à coups » ou vagues de forte activité. L'activité printanière y est très faible, similaire à l'activité estivale et sans pics majeurs.

Ces résultats évoquent une activité principalement migratoire en période automnale. La migration de printemps serait plus difficile à mettre en évidence. Nous pouvons émettre l'hypothèse qu'elle soit concentrée et synchronisée dans le temps, et peut-être également moins importante en nombre d'individus (impact de la mortalité hivernale ?) et insuffisamment couverte par notre protocole de déploiement (un mois au printemps).

Pour la Noctule de Leisler, l'activité est très faible mais les différences entre saisons restent marquées avec notamment une activité plus élevée en automne et quelques pics d'activité notables à Cancale en particulier. Ces résultats pourraient illustrer un probable phénomène de migration très variable d'une année à l'autre.

Différences interannuelles

Les patterns annuels de répartition de l'activité automnale de la Pipistrelle de Nathusius sur les sites de Cancale et de Redon permettent d'envisager un fonctionnement relativement similaire au niveau de ces deux sites.

L'automne 2014 a vu une activité relativement régulière de Pipistrelle de Nathusius durant la totalité de l'enregistrement. L'espèce est toutefois contactée plus tôt à Cancale. À Redon, l'activité augmente progressivement jusqu'à un maximum d'activité entre fin septembre et début octobre alors qu'il ne semble pas y avoir ce même pic d'activité marqué à Cancale.

L'automne 2015 est assez différent et présente une activité plus tardive et principalement concentrée lors de la fin septembre et début octobre. L'activité est particulièrement marquée à Redon (très supérieure à 2014) et plus timide sur Cancale (légèrement inférieure à 2014).

Comme pour l'ensemble des espèces, l'automne 2016 est caractérisé par une activité très faible de la Pipistrelle de Nathusius dans les deux sites. Une activité résiduelle est cependant palpable en début de période à Redon (un pic d'activité à la mi-septembre) alors qu'elle est totalement absente à Cancale. Ces résultats 2016 suggèrent une absence de migration de cette espèce en 2016 en Bretagne. Les relevés effectués en écoute active à Redon ont permis de confirmer cette observation puisqu'aucune place de chant ou aucun contact avec la Pipistrelle de Nathusius n'ont pu être établis en 2016 tandis qu'ils étaient réguliers

en 2014 et 2015.

Ces importantes différences interannuelles pourraient être notamment liées à la météorologie automnale, et à des déplacements de « couloirs migratoires » à large échelle (hypothèse de flux plus continentaux en l'absence de vents d'est par exemple).

Effets de la météorologie

La fraîcheur nocturne ainsi que des conditions de vent soutenu réduisent tout autant l'activité de la Pipistrelle de Nathusius que celle de la Pipistrelle commune. Cependant en automne à Cancale et Redon, à la différence de la Pipistrelle commune, ce sont la direction du vent et les précipitations nocturnes qui prennent une part déterminante dans l'explication de l'activité de la Pipistrelle de Nathusius.

Effets du vent

La direction du vent n'influence pas l'activité automnale de la Pipistrelle commune, par contre, elle influence nettement celle de la Pipistrelle de Nathusius. En effet la majorité de l'activité pour cette espèce a été enregistrée lors de vents orientés du nord-est (vents de nord à est). Eu égard à l'axe prioritaire de migration orienté au nord-est/sud-ouest et à la dépense énergétique engendrée par les migrations [HUTTERER *et al.*, 2005], la Pipistrelle de Nathusius pourrait profiter de vents « portants » pour lui permettre d'économiser une énergie précieuse (observations similaires chez les oiseaux). De plus, ces vents « portants » pourraient permettre d'augmenter sensiblement leur vitesse de vol et donc la distance parcourue par nuit.

En examinant de plus près les répartitions d'activités automnales annuelles sur Redon et Cancale et les conditions des vents sur ces périodes, nous obtenons des résultats intéressants susceptibles d'expliquer les variations interannuelles.

Pour le site de Cancale l'importance de l'activité de la Pipistrelle de Nathusius est une transcription pratiquement directe du nombre de jours de vents « portants » entre le 23 septembre et le 12 octobre en 2014 et 2015 (*Figure 15*). L'activité de la Pipistrelle de Nathusius était moyenne en 2014, forte en 2015 et très faible en 2016. Seule l'année 2016 diffère avec 8 jours de vents « portants » alors que l'activité de la Pipistrelle de Nathusius y était faible cette année-là.

Il en est de même sur le site de Redon (*Figure 16*), mais avec une corrélation y compris pour l'année 2016. Comme sur le site de Cancale l'activité de la Pipistrelle de Nathusius était moyenne en 2014, forte en 2015 et très faible en 2016.

Il semble donc exister un lien entre l'intensité de migration et le nombre de nuits avec vents « portants ».

Ces vents « portants » impliquent deux phénomènes qui pourraient agir de façon concomitante sur l'intensité de la migration en Bretagne :

- l'augmentation du nombre de nuits avec des vents « portants », et donc l'augmentation du nombre de jours favorables à la migration, pourrait faire considérablement augmenter le nombre d'individus de Pipistrelle de Nathusius migratrices à arriver ou passer en Bretagne.

- une dominance de vents « portants » engendrerait un décalage du « flux » de migration vers la façade ouest de la France et donc vers la Bretagne.

Effets de la pluviométrie nocturne

La Pipistrelle commune et la Pipistrelle de Nathusius ne réagissent pas de la même façon à la pluviométrie nocturne. Si les cumuls importants ne semblent pas trop affecter la Pipistrelle commune, la Pipistrelle de Nathusius semble beaucoup plus sensible à ce paramètre. Une hypothèse peut être avancée : si la Pipistrelle commune doit pouvoir profiter des quelques accalmies pour chasser au

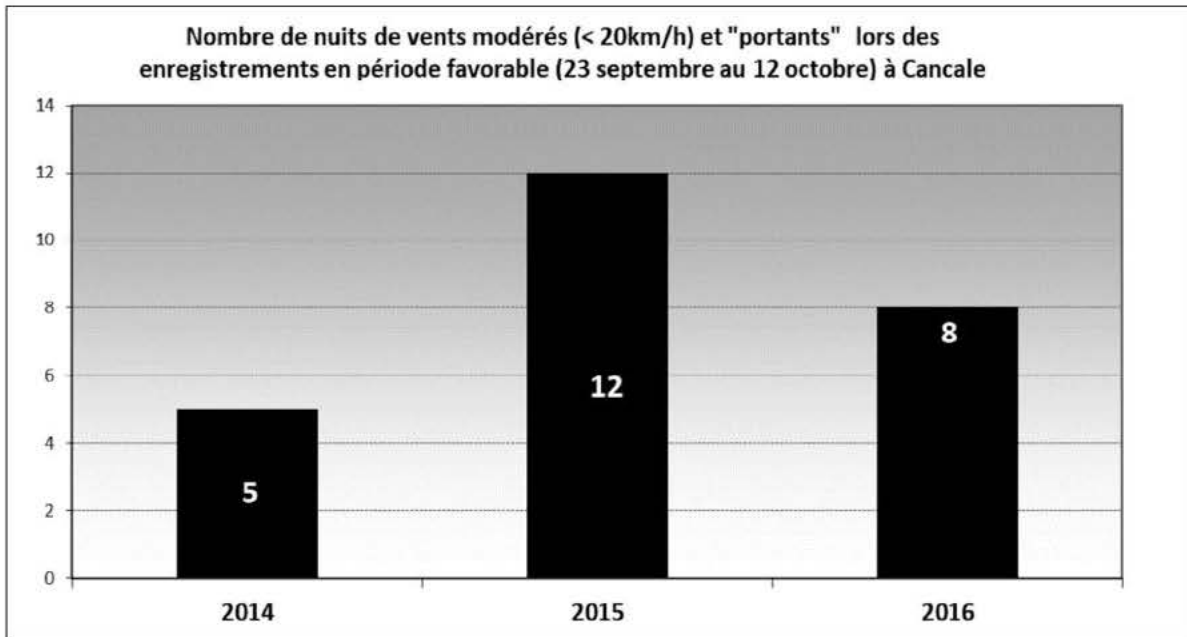


Figure 15. - Distribution de l'activité de la Pipistrelle commune lors de l'automne 2015 à Cancale

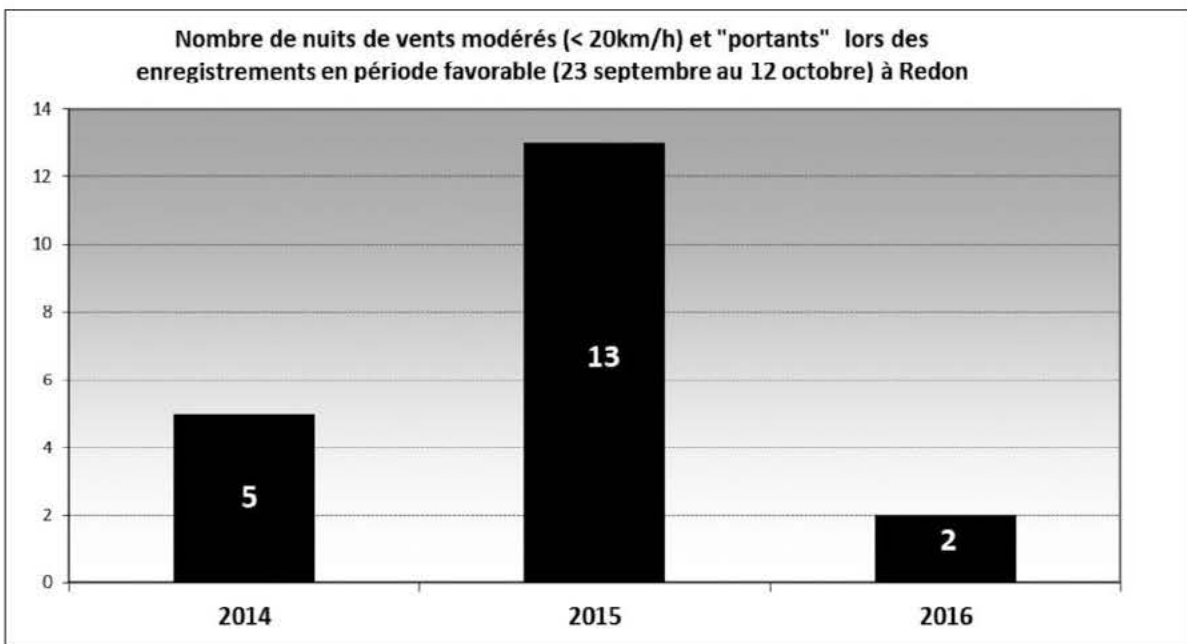


Figure 16. - Distribution de l'activité de la Pipistrelle commune lors de l'automne 2015 à Redon

cours de nuits pluvieuses, la Pipistrelle de Nathusius, elle, serait tributaire de conditions météorologiques idéales lors de nuits complètes pour ses déplacements de plusieurs heures consécutives et ne prendrait pas le risque énergétique de se déplacer lors de conditions variables et pluvieuses.

Distribution de l'activité au cours de la nuit

La distribution de l'activité d'alimentation des Chiroptères au cours de la nuit est principalement liée aux rythmes d'activité de leurs proies. Généralement, l'activité des populations d'insectes est maximale lors des premières heures de la nuit et décroît rapidement avec la baisse des températures nocturnes. La répartition des périodes d'activité alimentaire de bon nombre de Chiroptères est assez logiquement identique à cette dernière.

Les résultats de cette étude confirment que la distribution nocturne de l'activité de la Pipistrelle commune est effectivement calquée sur ce modèle. Par contre la répartition de l'activité automnale de la Pipistrelle de Nathusius présente des différences :

- un pic d'activité de trois à quatre heures après le coucher du soleil
- une activité qui semble se prolonger jusqu'à sept à huit heures après le crépuscule.

Cette répartition ne correspondrait donc pas à une activité d'alimentation et de chasse mais bien à une activité de transit révélatrice d'une phase de migration selon notre hypothèse.

Les premières heures de la nuit seraient principalement utilisées par la Pipistrelle de Nathusius pour s'alimenter et s'abreuver sur des sites de chasse très « profitables » comme les zones humides [KRUGER *et al*, 2014] afin de répondre à la nécessité énergétique imposée par la migration. Cette période d'alimentation n'a selon toute vraisemblance pas été captée par nos enregistreurs qui sont situés en hauteur et qui ne sont pas situés au droit de zones de chasse « profitables ». Une fois que les populations d'insectes régressent au cours de la nuit, les Pipistrelles de Nathusius rentreraient alors dans une phase de déplacement. Cette phase de transit pourrait cependant conduire à des captures opportunistes d'insectes [VOIGT *et al*, 2012] ou à des émissions de cris sociaux comme le suggère les quelques séquences (buzz de capture ou vocalises) découvertes parmi les 590 enregistrements analysés manuellement pour cette espèce.

Synthèse des résultats

Les différentes variables testées ont permis de mettre en évidence des similitudes mais également de nombreuses différences entre l'activité de la Pipistrelle commune (espèce témoin « sédentaire ») et la Pipistrelle de Nathusius (espèce migratrice). En effet les variables de saisonnalité, l'existence de pics d'activité marqués et la distribution horaire de l'activité nous permettent de confirmer le statut sédentaire de la Pipistrelle commune et le statut migrateur de la Pipistrelle de Nathusius dans la région.

Au final, la combinaison de ces différentes variables (répartition géographique, répartition saisonnière, répartition annuelle, répartition selon la météorologie et répartition horaire) avec les éléments de bibliographie et de connaissances de ces espèces en Bretagne nous permettent de conclure que :

- la Bretagne est bel et bien située sur un axe de migration de Pipistrelle de Nathusius et probablement de Noctule de Leisler.
- la migration de ces espèces a principalement lieu en Haute-Bretagne. Le flux de migration en Basse-Bretagne serait plus atténué et probablement diffus.
- la migration automnale est plus intense et plus concentrée dans le temps que la migration printanière qui semble plus délicate à mettre en évidence.
- la migration de la Pipistrelle de Nathusius en Bretagne intervient principalement entre le 20 septembre et le 10 octobre lors de nuits sans pluie et de vents faibles (inférieurs à 20km/h) orientés aux secteurs nord à est.

CONCLUSIONS

L'étude de la migration des chauves-souris en Bretagne a permis de mieux cerner ce phénomène particulièrement méconnu. Les différents résultats obtenus permettent d'avancer des certitudes notamment pour la Pipistrelle de Nathusius et de soulever de nombreuses hypothèses qui devront être explorées dans le futur.

Cette étude apporte également les premiers éléments pour une prise en compte nécessaire des migrations de chauves-souris dans les politiques d'aménagements du territoire et notamment dans l'implantation et l'exploitation des parcs éoliens bretons.

Gageons que ce travail serve également la mise en œuvre des trames vertes et bleues au niveau régional et bien au-delà. Cette étude a en effet été menée sur une échelle restreinte comparée aux déplacements effectués par ces espèces aux statuts de conservation précaires. Des études à plus large échelle (inter-régionales, nationales voir internationales) doivent nécessairement être mises en œuvre pour une meilleure compréhension de ces déplacements aux longs cours.

Localement, il y a une nécessité d'aller plus loin dans cette étude et notamment de mettre en place un suivi interannuel de cette migration et d'identifier plus précisément les couloirs de migration prioritaires pour la traversée de la Haute-Bretagne. Une meilleure compréhension de la migration printanière serait également très intéressante.

Ces différents objectifs, bien que nécessitant des protocoles chronophages et coûteux, pourraient être mis en œuvre dans les prochaines années si les politiques publiques nous en offrent les moyens. En attendant, un réseau très dense de sites potentiellement supports d'un suivi de la migration existe déjà en Bretagne, en France et en Europe. Il s'agit des parcs éoliens (en projet ou en fonctionnement) qui pour la plupart sont ou seront équi-

pés à plus au moins long terme d'enregistreurs automatiques d'ultrasons et font l'objet de suivis de mortalité de Chiroptères. Ces nombreuses études, pour peu qu'elles soient réellement bien menées, standardisées et accessibles pour en synthétiser les résultats, pourraient nous permettre d'obtenir une vision plus large et précise de la migration des chauves-souris européennes.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions chaleureusement l'ensemble des financeurs de ce projet sans qui cette étude n'aurait pu voir le jour : La Région Bretagne, les Départements des Côtes d'Armor, d'Île-et-Vilaine et du Morbihan, l'Institution d'Aménagement de la Vilaine et la Ville de Vannes.

Nous remercions également le Service Espaces Naturels du Département d'Île-et-Vilaine (M. Duthion), le service espaces verts de la Ville de Vannes (Mme Le Quintrec, M. Le Toquin et les agents des parcs et jardins), la Ville de Redon (Mme Abran, M. Granville et M. Bourgeon) et le service Voies Navigables de la Région Bretagne (M. Fauchon) pour leur appui technique et l'accessibilité aux différents sites.

Que soient également remerciés, Yves Bas, Jean-François Julien et Christian Kerbiriou du Muséum National d'Histoire Naturelle ainsi que Julien Vittier pour leurs précieux conseils scientifiques et techniques.

Merci également à la bibliothèque mondiale des chauves-souris du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève pour les articles et publications sur la migration des chauves-souris.

Enfin nous remercions l'ensemble des membres du Groupe Mammalogique Breton et personnes qui ont participé à cette étude : Josselin Boireau, Aymeric Boulanger, Célia Colin, Lucie Defernez, Philippe Defernez, Adrien Dubessy, Yves Faguet, Sébastien Gautier, Stéphane Guérin, Max, Aline Moulin, Jean-Pierre Porcher, Jean-Marc Rioualcn, Franck Robin, Thomas Rochard, Aly Roos et Jacques Thibault.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIEGALA L. & RIDEAU C., 2009. - *Comment étudier la migration de la Pipistrelle de Nathusius et des autres Chiroptères, dans l'Ouest de la France ?* 3^e rencontre Chiroptères Grand Ouest en Vendée, 2009.
- 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.
- CHOUQUENÉ G.-L.(COORD.), 2006. - Les Chauves-souris de Bretagne. *Penn ar Bed* n°197-198.
- HAQUART A., 2013. - *Référentiel d'activité des Chiroptères, éléments pour l'interprétation des dénombrements de Chiroptères avec les méthodes acoustiques en zone méditerranéenne française*. Biotope, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 99 p.
- HUTTERER R., IVANOVA T., MEYER-CORDS C. & RODRIGUES L., 2005. - *Bat Migrations in Europe, a review of banding data and literature*. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, 2005.
- KRUGER F, CLARE E, SYMONDSON W, KEIS O, 2014. - Diet of the insectivorous bat *Pipistrellus nathusii* during autumn migration and summer residence. *Molecular Ecology* 23 : 3672-3683.
- KURVITS T., NELLEMANN C., ALFTHAN B., KÜHL A., PROKOSCH P, VIRTUE M., SKAALVIK J. F. (EDS), 2011. - *Living Planet: Connected Planet - Preventing the End of the World's Wildlife Migrations through Ecological Networks*. A Rapid Response Assessment. United Nations Environment Programme, GRID-Arendal. 76p.
- POPA-LISSEANU A. & VOIGT C., 2009. - Bats on the move, *Journal of Mammalogy*, 90(6):1283-1289.
- SIMONNET F, COORD., 2015. - *Atlas des Mammifères de Bretagne*. Locus Solus, Châteaulin, 304 p.
- VOIGT C., SÖRGEL K., SUBA J., KEISS O. & PETERSONS G., 2012. - The insectivorous bat *Pipistrellus nathusii* uses a mixed-fuel strategy to power autumn migration. *Proceeding of the Royal Society of science*. 279 : 3772-3778.