

Étude des populations de Grand Murin  
(*Myotis myotis*) du sud Morbihan  
Comité scientifique

F. Touzalin, É. Petit, S. Puechmaille, C. Le Floch,  
É. Picard-Meyer, E. Teeling

28 mars 2018



**Membres du comité scientifique :**

Emmanuelle CAM (Université de Toulouse)  
Guillaume EVANNO (INRA AgroCampus Ouest, Rennes)  
Guillaume GELINAUD (Réserve Naturelle de Séné)  
Eric PETIT (INRA AgroCampus Ouest, Rennes)  
Evelyne PICARD (AFSSA, Nancy)  
Marie CAPOULADE (Directrice scientifique de Bretagne-Vivante)  
Sébastien PUECHMAILLE (UCD Dublin, Greifswald university)  
Emma TEELING (UCD Dublin)

**Présents :** Nathalie Morvan (DDTM), Nicolas Ampen (DREAL), Guillaume Gélinaud (Bretagne-Vivante/SEPNB), Sébastien Guillard (DDTM), Corentin Lefloch (Bretagne-Vivante/SEPNB), Arnaud Le Houédec (Bretagne-Vivante/SEPNB), Éric Petit (INRA, Rennes I), Franck Robin (ONCFS), Frédéric Touzalin (UPS) .

**Excusés :** Emma Teeling (UCD Dublin), Emmanuelle Cam (UPS), Evelyn Picard-Meyer (ANSES), Guillaume Evanno (INRA), Marie Capoulade (Bretagne-Vivante/SEPNB), Olivier Farcy (Bretagne-Vivante/SEPNB), Sébastien Puechmaille (UCD Dublin).

**Programmes de recherche associés :**

- E. Picard-Meyer (ANSES), épidémio-surveillance active et passive de la rage des chiroptères
- E. Teeling & S. Puechemaille (UCD), étude sur les facteurs génétiques des processus du vieillissement et de l'activité inflammatoire

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Dynamique de la population</b>	<b>3</b>
1.1	Généralités . . . . .	3
1.2	Méthodologie . . . . .	4
1.3	Collecte des données . . . . .	5
1.4	Dynamique des populations . . . . .	7
1.4.1	Population bretonne . . . . .	8
1.4.2	Tendance démographiques . . . . .	9
1.4.3	Survie saisonnière . . . . .	11
1.4.4	Structure des populations . . . . .	12
1.4.5	Effet des opérations de capture et de marquage sur l'occupation des colonies . . . . .	13
1.5	Capture automnales . . . . .	15
1.5.1	Matériel et méthode . . . . .	15
1.5.2	Résultats . . . . .	16
1.5.3	Perturbation du site . . . . .	18
1.6	Activité hivernale . . . . .	19
1.6.1	Matériel et méthode . . . . .	19
1.6.2	Résultats . . . . .	20
<b>2</b>	<b>Utilisation de l'habitat</b>	<b>24</b>
2.1	Généralités . . . . .	24
2.2	Matériel et méthode . . . . .	25
2.3	Dispersion . . . . .	26
2.4	Territoires de chasse . . . . .	27
2.4.1	Habitats forestiers . . . . .	28
2.4.2	Habitats agricoles . . . . .	34
2.4.3	Trame verte : le bocage . . . . .	37
<b>3</b>	<b>Processus moléculaires du vieillissement</b>	<b>39</b>
3.1	Méthode . . . . .	39
3.2	Résultats . . . . .	40



<b>4</b>	<b>Épidémiosurveillance de la Rage</b>	<b>45</b>
4.1	Méthode . . . . .	45
4.2	Résultats . . . . .	45
<b>Annexe A</b>	<b>Régime alimentaire</b>	<b>50</b>
<b>Annexe B</b>	<b>Cartographie des territoires de chasse</b>	<b>52</b>
B.1	Les surfaces cultivées . . . . .	52
B.2	Les boisements . . . . .	70

# Introduction

A l'origine de cette étude sur le Grand Murin précède le constat d'un manque de données essentielles sur la dynamique des populations de chiroptère. Les approches classiques (comptage estivaux et hivernaux) sont trop minimales pour avoir une interprétation claire des facteurs influençant ces dynamiques. On commence seulement aujourd'hui à construire des indices pour tenter d'interpréter les tendances des dénombrements annuels à l'échelle nationale ou européenne. L'effondrement brutal et général des populations de chiroptères lié à l'avènement des pesticides et au changement rapide des pratiques agricoles après les années 1950. A l'heure actuelle les populations de certaines espèces sont toujours en déclin d'autres semblent stables comme le Grand Murin, peu connaissent un accroissement de leurs populations.



FIGURE 1 – **Essaim de juvéniles de Grand Murin.** Comptage estival à Férel.

Dans un cadre théorique, une population, sans processus de régulation croît jusqu'à atteindre un certain seuil correspondant à la capacité d'ac-

cueil ( $K$ ) du milieu dans lequel elle vit, c'est le modèle de croissance logistique (Fig. 2). Dans la nature de nombreux processus biotiques et abiotiques peuvent intervenir qui imposent une régulation des populations en affectant la capacité d'accueil du milieu et/ou les paramètres démographiques (e.g. la survie, la fécondité). Des phénomènes de densité-dépendance (la taille de la population évolue de la même façon que la ressource), la dégradation de l'habitat ou encore la diminution de la ressource liés par exemple aux actions anthropiques (fragmentation, destruction, pollution) engendrent une diminution de la capacité d'accueil et un déclin des populations. Mais d'autres facteurs peuvent avoir une incidence directe sur les paramètres vitaux comme la prédation, les toxiques ou encore les pathogènes et engendrer un déclin sans pour autant affecter les capacités d'accueil.

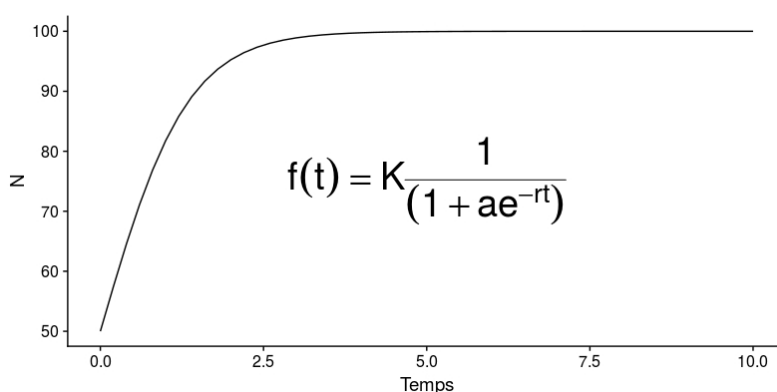


FIGURE 2 – **Évolution de la taille d'une population selon une croissance logistique (modèle de Verhulst, 1840).**  $K=100$ ,  $a=1$ ,  $r=1,5$ .

Les suivis actuels ne permettent pas de saisir la complexité des phénomènes de régulation à l'origine des variations démographiques observés dans les populations bretonnes de Grand Murin, instables depuis des décennies sur la limite nord-ouest de l'aire de répartition (Choquene, 2006). Pour comprendre ces mécanismes, il est apparu que de nouvelles méthodes d'études étaient nécessaires. En effet, il est généralement indispensable d'étudier les histoires de vie individuelles des animaux pour comprendre les facteurs évolutifs de la dynamique de leurs populations. Les politiques de conservation de ces espèces ne peuvent être efficaces et pertinentes qu'en identifiant les principaux facteurs régulant les populations.

# Chapitre 1

## Dynamique de la population

### 1.1 Généralités



FIGURE 1.1 – **Répartition du Grand Murin dans le monde.**  
Source IUCN (International Union for Conservation of Nature).

L'aire de répartition du Grand Murin se cantonne dans le Paléarctique occidentale à l'Europe et la Turquie essentiellement où il est largement réparti (Fig. 1.1). Néanmoins cette espèce a connue une très forte diminution de ces effectifs dans les années 1950 et les populations se sont stabilisées à

de faibles niveaux dans les années 1970 (Schwaab et al., 2009). Son déclin a été particulièrement prononcé dans le nord ouest de son aire de répartition où la Bretagne en est un témoin et récemment encore plus de la moitié des colonies suivies étaient en déclin Choquene (2006). Même si son statut au niveau régionale est classé en préoccupation mineure il est étroitement dépendant des pratiques forestières et agricoles. Le Grand Murin reste en fait une espèce menacée sur toute son aire de répartition avec notamment des signes de rétraction de sa répartition (Lemaire & Arthur, 2000). Mais la dynamique des populations est variable localement avec des populations qui seraient en augmentation en France avec 2,8%/an (Kerbirou et al., 2016), en république Tchèque et en Hongrie (Lemaire & Arthur, 2000), alors qu'elles remontent difficilement en Allemagne (Meschede & Heller, 2002). Néanmoins il y a assez peu de données que ce soit à l'échelle locale ou nationale pour réellement apprécier la situation en dehors des comptages hivernaux à l'échelle Européenne.

## 1.2 Méthodologie

L'étude de la démographie est basée sur le marquage et le suivi individuel. La méthode qui a été privilégiée est la capture annuelle sur site de reproduction, seul lieu et période où les individus sont regroupés en unité de population, avec essentiellement des jeunes et des femelles reproductrices. Pour la capture, des « harp trap » (Fig. 1.2) sur-mesure sont utilisés pour intercepter et recueillir les individus en sortie de gîte. Ces pièges sont constitués de cages aux parois constituées de fils de nylon tendus verticalement, surmontant un entonnoir et une manche en plastique, terminé au sol par une caisse où s'accumulent les individus capturés (Fig. 1.2).

Cette technique à l'avantage d'être moins stressante que les filets japonais qui engendrent à la fois un stress lié à l'immobilisation et l'emmêlement dans le filet puis du fait de la manipulation contrainte pour le démaillage. Les caisses de récupération permettent un regroupement des individus qui se blottissent les uns contre les autres, comme ils le font dans la colonie, autre facteur limitant le stress avant le marquage et les prélèvements.

Le marquage s'effectue à l'aide de transpondeurs ID100 FXD-A (Trovan©) de 0.09gr ( $2.2 \times 11$ mm), soit 0.36% du poids moyen d'un Grand Murin, i.e. correspondant aux recommandations en la matière ( $<5\%$  du poids du corps). Cette technique utilisée sur de nombreux taxons sauvages et domestiques depuis le milieu des années 80 (Bonter & Bridge, 2011) et se révèle fiable et sûre (Freeland & Fry, 1995; Paterson et al., 2011; Walker et al., 2012). Elle offre pour les chiroptères l'avantage de ne pas modifier l'aérody-



FIGURE 1.2 – **Capture et marquage.** Gauche : Système de « harp-trap » utilisés pour la capture en sortie de gîte de reproduction. Droite : Injection sous-cutanée d'un transpondeur.

namisme contrairement à d'autres techniques. Les études menées récemment sur les impacts des transpondeurs ont montré que cette méthode de marquage n'a pas d'incidence sur la survie, le succès de reproduction, la migration ou encore la condition corporelle de nombreux taxons (Britzke et al., 2014; Ficke et al., 2012; Ratnayake et al., 2014; Rigby et al., 2012).

L'autre alternative utilisée pour le marquage permanent est la pose de bague aluminium au niveau de l'avant-bras. Cependant cette technique bien qu'ancienne peut entraîner de nombreuses blessures et elle est parfois délétère pour certaines espèces (López Baucells et al., 2013). Nous avons donc exclus cette alternative, pour une méthode moins traumatisante et offrant l'avantage supplémentaire de pouvoir collecter des données de manière passive.

### 1.3 Collecte des données

Deux grand types de collecte de données sont réalisés. La collecte active par capture qui permet d'obtenir des données biométriques (taille, poids,



statut reproducteur) et de recueillir des échantillons biologiques. La collecte passive qui permet de collecter des données de présence sans interférer dans la vie des animaux.



FIGURE 1.3 – **Enregistrement automatique.** Haut : Lecteur-enregistreur de transpondeur. Bas : Antenne-câble en sortie de gîte.

La collecte active des données a lieu dans trois circonstances :

- la session de marquage (entre le 15 juin et le 15 août) dans chaque colonie, qui permet le marquage des juvéniles et le contrôle des adultes
- la session de capture en site de swarming (regroupement copulatoire automnale) entre le 15 août et le 15 octobre afin de recueillir des données sur le statut reproducteur et l'état corporel des individus, juvéniles notamment
- des captures sur site de chasse qui peuvent avoir lieu entre le 15 mars et le 15 septembre afin de mieux connaître les sites de chasse.

La collecte passive des données a lieu dans trois circonstances :

- aux entrées/sorties de gîte de reproduction (automatique)

- en hivers dans les sites d'hibernation
- dans divers sites à diverses périodes de l'année (automatique) pour mesurer l'activité et connaître l'identité des individus qui fréquentent le site

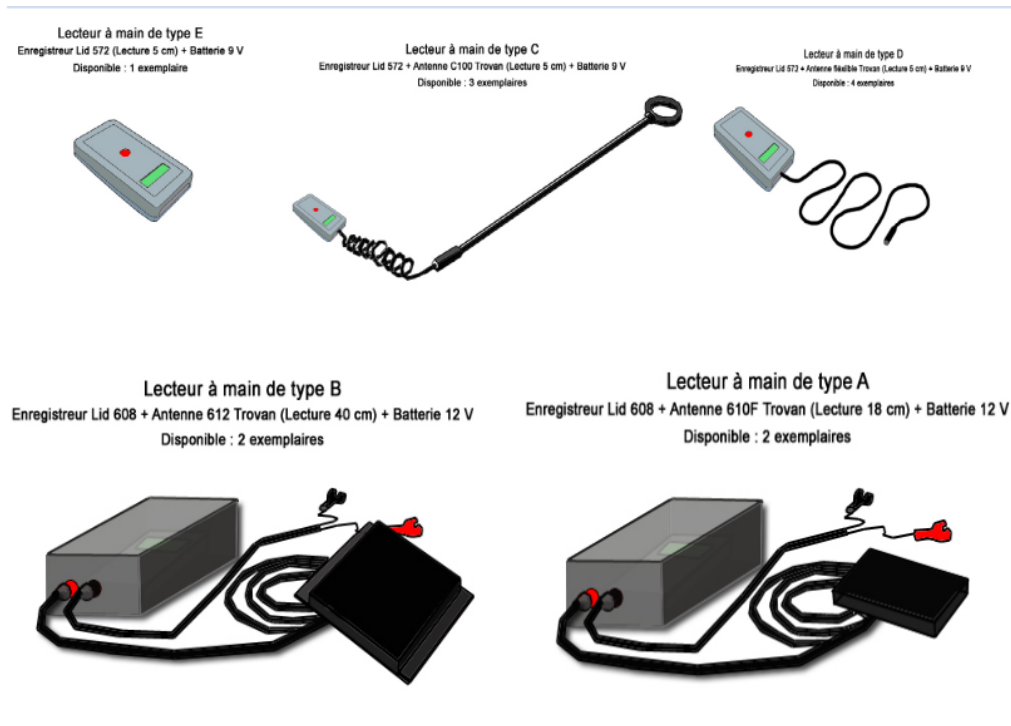


FIGURE 1.4 – **Matériel de lecture pour transpondeurs.** Haut : système de lecture portatif (lecture à faible distance). Bas : antennes plates de différentes tailles qui peuvent être mobiles ou fixées (lecture à distance moyenne).

L'avantage majeur du marquage par transpondeurs est de pouvoir collecter des données de manière automatique avec des systèmes fixes dans les zones de passage des animaux sans interférer sur leur mode de vie. Il est également possible de collecter des données de manière ambulatoire notamment en hivers dans les sites d'hibernation sans déranger les animaux en léthargie.

## 1.4 Dynamique des populations

La compréhension des facteurs responsables des variations d'effectifs dans les populations dépend de notre capacité à estimer les paramètres démographiques. Les facteurs écologiques et évolutifs liés à la dynamique des populations ne peuvent généralement être identifiés et quantifiés que par l'analyse



des histoires de vie individuelles du modèle animal étudié. Depuis près d'un siècle de développement les techniques de capture-recapture et le développement conjoint de modèles dédiés (Lebreton et al., 1992) ont permis de mettre au point des méthodes d'estimations robustes afin de prendre en compte les biais liés à l'étude de populations sauvages (détection, populations ouvertes, émigration partielle, etc.).

### 1.4.1 Population bretonne

Sur les 26 colonies connues en Bretagne, situées toutes à l'est d'une ligne Lorient/St-Malo, 13 sont suivies régulièrement. Si l'on considère la dernière décennie, la population de Grand Murin recensé lors des comptages estivaux, est relativement stable malgré des variations annuelles (Fig. 1.5).

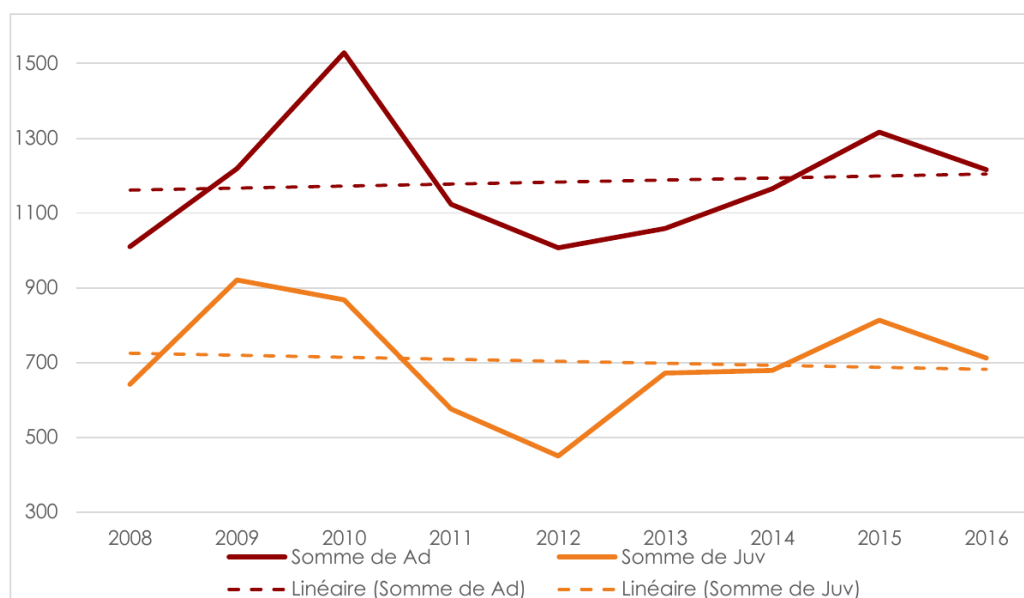


FIGURE 1.5 – **Évolution des effectifs entre 2008 et 2016.** Effectifs adultes et juvéniles de l'ensemble des colonies de reproduction connues en Bretagne.

Si l'on se réfère aux comptages hivernaux dans les sites d'hibernation le constat est approximativement le même, le nombre d'individus est stable voir en légère augmentation (fig. 1.6).

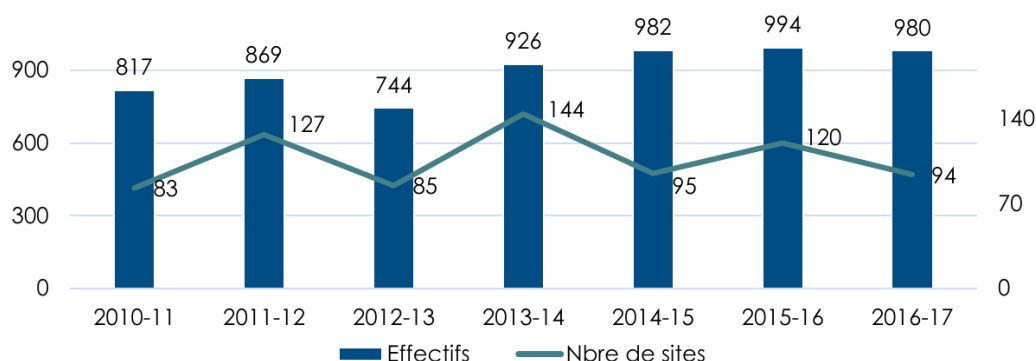


FIGURE 1.6 – **Évolution des effectifs entre 2008 et 2016.** Effectifs recensés dans les sites d’hibernation connus en Bretagne.

Ainsi, si l’on prend en compte le fait que cette espèce a connu un fort déclin de ses effectifs et qu’actuellement les populations sont stables, on est aujourd’hui dans une situation où le déclin est simplement stoppé en Bretagne mais les effectifs restent à des niveaux faibles. Il y a donc des facteurs qui limitent la croissance des populations et la méconnaissance de ces facteurs rend difficile la mise en place de politique de conservation de cette espèce protégée. De plus, dans l’ignorance de ces facteurs, la Grand Murin reste une espèce vulnérable dans la mesure où l’on est pas en capacité d’apporter une réponse adéquate en cas d’évolution défavorable de ces facteurs.

### 1.4.2 Tendances démographiques

Dans le cadre de cette étude, les estimations des tendances démographiques des populations étudiées, confirment les tendances observées par les comptages annuels des colonies de reproduction (Fig. 1.7). Les quatre principales colonies affichent des dynamiques contrastées malgré leur proximité géographique (<20km).

Ainsi, la colonie de Férel reste en croissance constante depuis sa découverte (2005) alors que la colonie de Béganne qui fut en croissance depuis 2007 et pendant les 3 premières années d’étude (2010-2012) montre une chute importante de ses effectifs pour revenir à des niveaux comparables au début des années 2000. La colonie de La Roche-Bernard a été intégrée en 2011, est une petite colonie qui connaît des variations et montre une légère décroissance depuis 2015. Finalement, la colonie de Noyal-Muzillac montre une grande stabilité depuis sa découverte en 2012. Ces résultats contrastés démontrent l’existence de processus de régulation extrêmement locaux, alors qu’on aurait pu s’attendre à une échelle géographique aussi réduite à des évolutions synergiques.

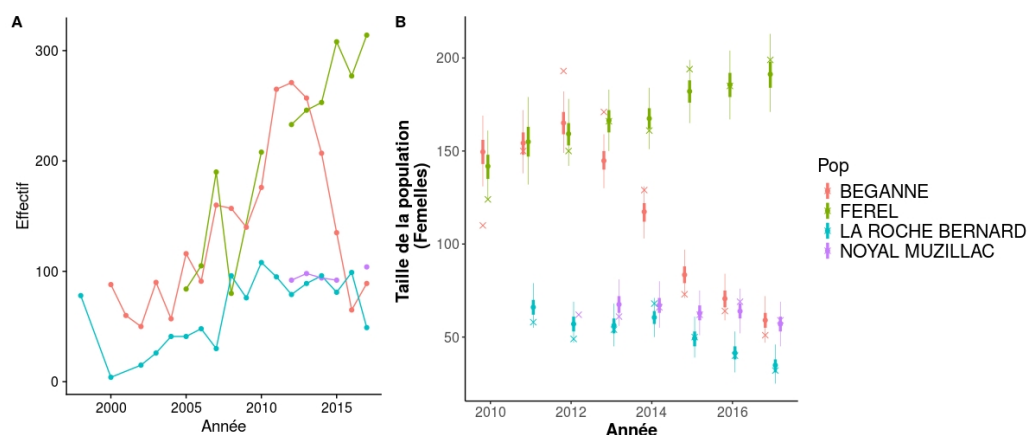


FIGURE 1.7 – **Dynamique des populations.** Comptage annuel en juin des effectifs de chaque colonie. Les adultes sont comptés en sortie de gîte et les juvéniles non volants à l’intérieur du site après départ des adultes.

Par ailleurs, l’analyse saisonnière de la survie a permis d’identifier des périodes clefs dans la dynamique des populations bretonnes. Ainsi, le printemps 2013 a été particulièrement mortifère et notamment pour les chiroptères et en particulier les juvéniles. L’enchaînement d’un automne froid, venteux et pluvieux avec un printemps identique est un facteur de mortalité juvénile notamment. Les indices corporels des juvéniles à l’automne 2012 montre que la plupart des individus étaient maigres avant l’hibernation, ils ont pu passer l’hiver mais les mauvaises conditions météorologiques du printemps ne leur ont pas permis de compenser leur déficit de poids et donc de survivre. Cependant les répercussions de ces deux « mauvaises » saisons n’ont pas été les même dans toutes les colonies et elles ont notamment été faibles à Férel. Cette différence montre que le climat n’est pas le seul facteur en cause mais que d’autres facteurs modulent la réponse au climat. Notre hypothèse principale est celle de la ressource alimentaire qui peut différer en fonction des habitats de chasse autour des colonies.

À ce jour nous pouvons donc confirmer que la capture, le marquage et l’ensemble des manipulations effectuées annuellement sur ces populations de chiroptère n’affecte pas leur dynamique comme l’ont montré d’autres études (Rigby et al., 2012). Ce résultat est important à la fois sur un plan éthique et de conservation mais aussi d’un point de vue scientifique, car il montre l’absence de biais dans les estimations des paramètres mesurés ou estimés par rapport aux populations non marquées. Les résultats de cette étude sont donc non biaisés et interprétables comme tel.

### 1.4.3 Survie saisonnière

L'estimation des paramètres démographiques est une étape préalable pour comprendre quels taux vitaux influence la dynamique de ces populations. Afin de cibler les périodes critiques du cycle de vie des chiroptères, nous avons découpé le cycle annuel en 3 saisons correspondant aux périodes entres les récoltes de données. Ce qui correspond à l'hiver (sur les sites d'hibernation), en été (dans les gîtes de reproduction) et à l'automne lors du swarming, ces sessions détermine 3 saisons :

- le printemps, entre la sortie de l'hiver et la période de reproduction (mars-mai)
- l'été entre la période de reproduction et le regroupement automnale (août)
- l'automne entre le regroupement automnale et l'hibernation (octobre-novembre)

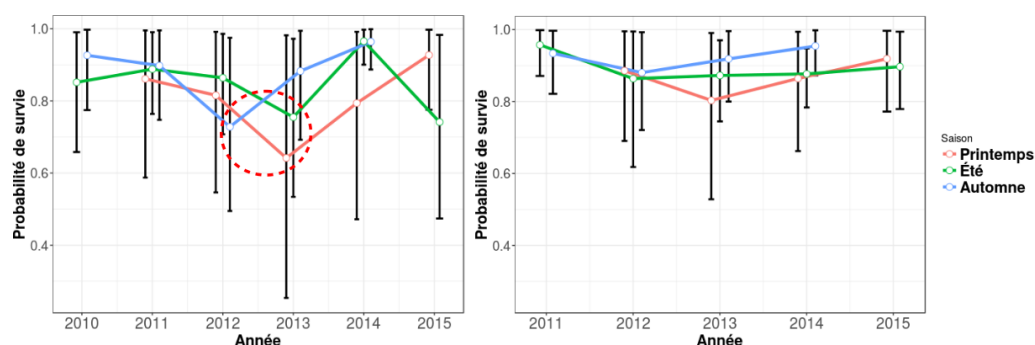


FIGURE 1.8 – **Survie saisonnière des juvéniles.** Gauche : Colonie de Béganne (2010 à 2016). Droite : colonie de Férel (2011 à 2016).

L'intérêt de cette discrétisation de la survie est de pouvoir mettre en évidence les périodes critiques pour identifier les facteurs de risque. On peut ainsi constater que le printemps 2013 (Fig. 1.8, gauche) a connu un déclin important dans la survie juvénile. Et de manière moins marqué, l'automne qui l'a précédé a également été délétaire. Si l'on compare ces résultats aux données météorologiques on peut s'apercevoir que cet automne, l'hiver et le printemps qui l'ont suivi ont été particulièrement pluvieux et froid. Ces conditions sont défavorables au mode de chasse du Grand Murin ce qui est particulièrement pénalisant pour les juvéniles moins expérimentés, d'où la mortalité automnale. Par ailleurs, les juvéniles ayant survécus avaient un poids avant l'hibernation très faible (voir section 1.5). L'enchaînement d'un printemps avec de mauvaises conditions météorologiques n'a pas permis à

de nombreux juvéniles de survivre en raison de leur déficit en réserves corporelles. De plus ces mauvaises conditions ont entraîné de nombreuses mortalités pré et néonatales dues au froid et à un déficit en lait des femelles reproductrices.

Cependant le constat n'est pas le même pour la colonie de Férel, qui a également enregistré son plus faible taux de survie au printemps 2013 mais dans une moindre mesure. Ce résultat peu paraître étonnant étant donné que les conditions météorologiques sont quasiment identiques (15km de distance entre les deux colonies). Il souligne simplement que plusieurs facteurs sont en causes en plus des facteurs climatiques. Des différences importantes existent entre les habitats de chasse des deux colonies notamment en terme de surface de prairies (voir section 2.5) et peut être en terme de qualité de boisement. Ainsi, en cas de conditions climatiques défavorables, la colonie de Bégonne semble plus vulnérable que celle de Férel, probablement lié au fait que les habitats environnants sont moins favorables et donc les ressources alimentaires plus rares. La capacité d'accueil autour de Bégonne est probablement limitée pour le Grand Murin, ce qui rend la colonie vulnérable lorsque qu'un facteur vient diminuer la ressource ou son accès.

#### 1.4.4 Structure des populations

Une image récurrente de la démographie comparée inter-espèces est l'existence d'un continuum lent/rapide d'histoires de vie allant d'espèces à vie longue, à maturation tardive et à reproduction lente à des espèces à vie courte, à maturité précoce et très prolifiques (Gaillard et al., 2016). Le Grand Murin appartient à cette deuxième catégorie, les femelles produisant au maximum un petit par an, ils sont crédités d'une espérance de vie maximale de 37 ans (Gaisler et al., 2003).

Si l'on regarde la structure des population en 2017 (Fig. 1.9), on voit notamment qu'à Bégonne, la première colonie suivie, il n'y a plus qu'une dizaine d'individus de plus de 7 ans (âge inconnu car marqués adulte en 2010), soit 13% des adultes marqués. La structure est très asymétrique avec une diminution assez rapide, selon les colonies et leur dynamique, des effectifs avec l'augmentation de la classe d'âge. Ainsi peu d'individus sont susceptibles d'atteindre l'espérance de vie maximale. Ce résultat contraste fortement avec ce que l'espérance de vie maximale aurait pu laisser présager. De plus, Arlettaz et al. (2017) mentionnent dans leur étude une espérance de vie moyenne après 1 an de 4.3 ans en se basant sur la survie adulte, ce qui est faible. Nos premières analyses suggèrent plutôt une espérance de vie moyenne d'environ 5.5 ans dans la colonie de Férel et de 4 ans dans la colonie de Bégonne. Ces valeurs, obtenues à partir des estimations de survie adulte ne peuvent cepen-

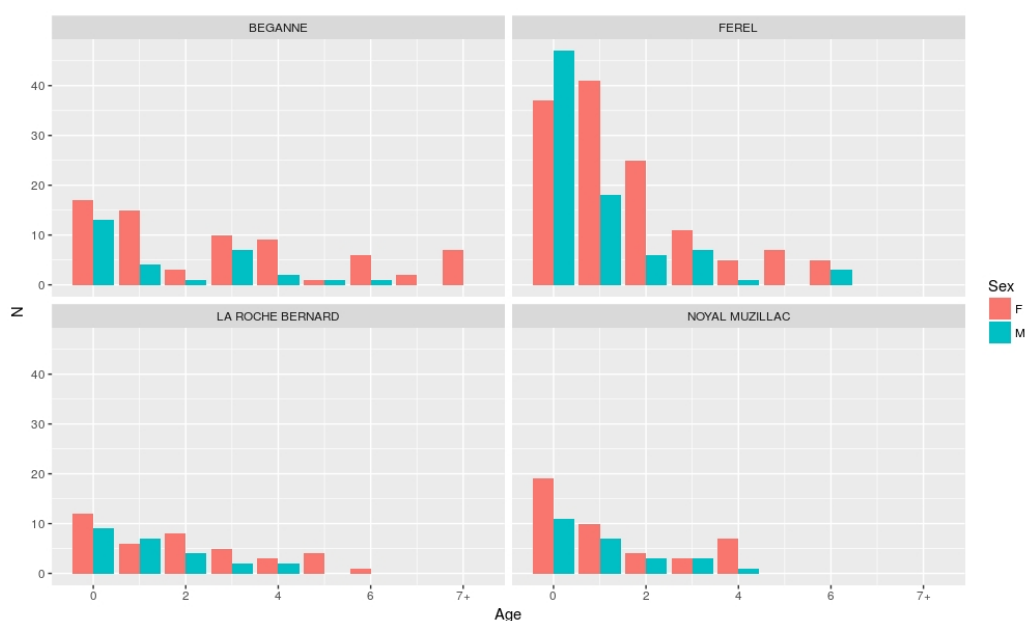


FIGURE 1.9 – **Structure des populations en 2017.** Nombre d'individus observés vivants par classe d'âge et par sexe.

dant pas être comparées étant donné les incertitudes avec laquelle elles sont associées. Des estimations crédibles ne pourront être obtenues qu'une fois que l'ensemble des individus d'une cohorte (e.g., 2010) sera décédée.

La contribution dans l'évolution de la colonie des individus vivant le plus longtemps, bien que peu nombreux, peut être néanmoins importante en fonction de leur âge de recrutement (première mise bas) et de l'intensité de leur investissement dans la reproduction au cours de leur vie. Afin de mieux connaître les processus évolutifs dans la dynamique des colonies, il est indispensable d'étudier les traits d'histoire de vie des différentes classes d'âge. Il faut notamment établir l'âge de première reproduction et le nombre de produits au cours de la vie et finalement si, et à quel moment de la sénescence s'exprime dans la fonction reproductrice. C'est ce dernier point qui pour l'instant ne peut pas être envisagé dans la mesure où l'étude n'est pas assez longue pour accumuler des données sur les classes d'âge les plus vieilles.

#### 1.4.5 Effet des opérations de capture et de marquage sur l'occupation des colonies

L'impact des captures sur la fréquentation de la colonie peut être mesuré par les enregistrements automatiques des allées et venues des individus, grâce

aux antennes positionnées au niveau des sorties des colonies. Si la capture de la majorité des individus constitue un stress majeur et conduit à des désertions on devrait s'attendre à voir une baisse du nombre d'individus sur les enregistrements. Les captures ont lieu en général début juillet.

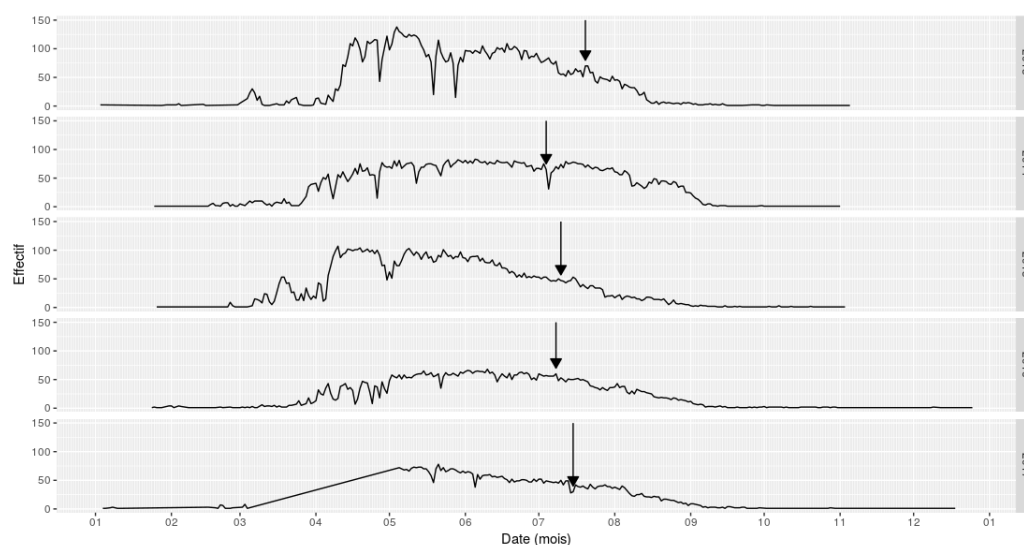


FIGURE 1.10 – Nombre d'adultes quotidiennement enregistrés par les antennes de la colonie de Béganne. Les flèches indiquent la date de la Capture.

Si l'on regarde le nombre d'individus adultes enregistrés quotidiennement à Béganne (Fig. 1.10), on ne note pas de diminution brutale du nombre d'individus à part en 2014. Cette chute est cependant très transitoire et les individus reviennent à la colonie dans les jours qui suivent. De plus comme la capture a lieu quand les juvéniles sont volants, c'est-à-dire que la plupart sont sevrés, les femelles qui n'allaitent plus leur jeune sont plus susceptibles de quitter la colonie. Cependant on n'observe pas de tel phénomène et la pente du départ progressif des femelles n'est pas altéré par la capture. L'effet de cette capture n'a donc pas d'effet mesurable par la fréquentation de la colonie de Béganne

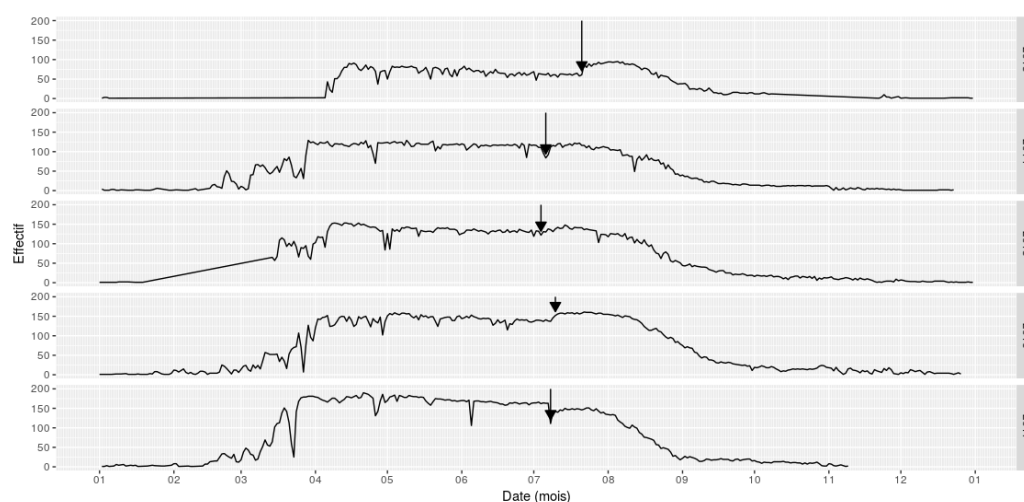


FIGURE 1.11 – **Nombre d'adultes quotidiennement enregistrés par les antennes de la colonie de Férel.** Les flèches indiquent la date de la Capture

Les constats sont les mêmes quand on s'intéresse à la colonie de Férel, il n'y a pas d'effet notable de la capture sur la fréquentation de la colonie par les adultes (Fig.5). Dans les 2 cas, la plupart des adultes ont quitté la colonie en fin août début septembre. Cependant alors que le départ des adultes est progressif à Béganne dès le mois de juillet, il est plus tardif et plus brutal à Férel et a lieu au mois d'août, soit un mois environ après la capture.

## 1.5 Capture automnales

### 1.5.1 Matériel et méthode

Un suivi spécifique est conduit durant la période de regroupement liée aux accouplements, qui a lieu principalement de la mi-août à la mi-octobre. Ce suivi consiste à capturer des individus dans les sites de regroupement afin d'évaluer leur état corporel. Deux sites principaux sont suivis dans ce cadre : Les cavités de Grénébo à Ponchateau (44) et une galerie (Fig. 1.12 des ardoisières de Pluherlin (56)). Les captures ont lieu de la fin août à la mi-octobre, la période pouvant être raccourci en fonction du climat et de l'intensité de la fréquentation des sites. 20 à 33 nuits de captures sont réalisées dans cet intervalle.

La galerie des ardoisières de Pluherlin présente plusieurs avantages pour des captures répétées. Elle est vaste, avec 2 entrées latérale, 7 puits et de



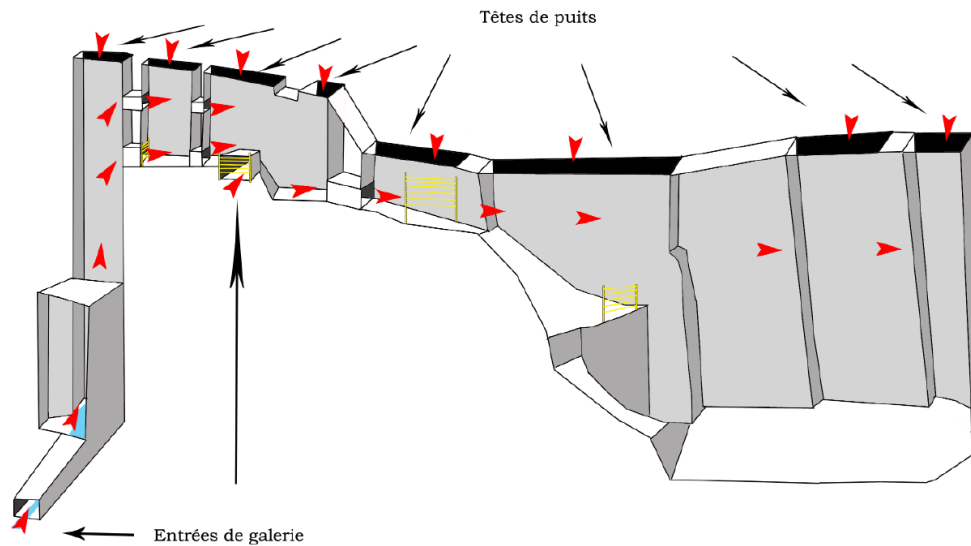


FIGURE 1.12 – Schéma du site de swarming de Pluherlin.

nombreux couloirs à différents niveaux, permettant une importante circulation des chiroptères, impossible à entraver. La capture est réalisée uniquement avec 2 filets et un harp-trap. Ceci sont placés, toujours de la même façon, au niveau de 3 couloirs intérieurs, et ceci chaque année (Fig. 1.12). Ainsi, les animaux peuvent circuler au dessus ou à côté des filets sans être capturés.

### 1.5.2 Résultats

Des individus de toutes les colonies marquées fréquentent en période de swarming le site de Pluherlin, ceci de façon relativement proportionnelle au nombre d'individus marqués respectivement dans chaque colonie. (Béganne 32.8%, Férel 31.2%, La Roche Bernard 5.5%, Limerzel 23%, Noyal-Muzillac, 7,3%). La phénéologie de la fréquentation varie avec l'âge. A partir des captures d'individus marqués on peut s'apercevoir que le nombre de capture de juvéniles croît au cours de la saison alors que celui des adultes ( $>1$ an) diminue (Fig. 1.13).

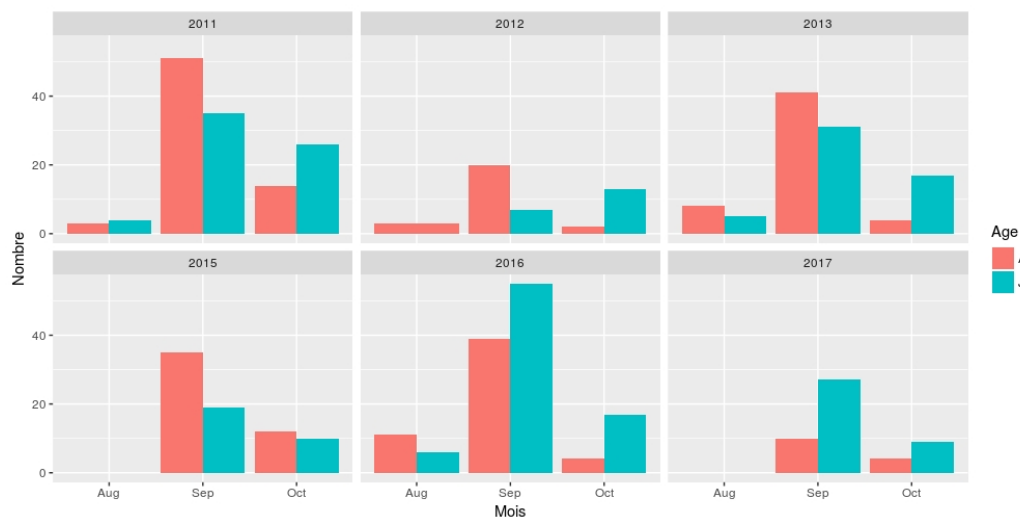


FIGURE 1.13 – Évolution temporelle des effectifs capturés en fonction de l'âge. A : adultes, J : juvéniles.

Si l'on discrétise les poids des individus capturés en trois catégories ( $<24g$ , entre 24 et 28g,  $>28g$ ) on peut s'apercevoir que les proportions entre les différentes classes varient. L'essentiel des adultes ont généralement un poids supérieur à 24g et les juvéniles sont généralement inférieurs à 28g.

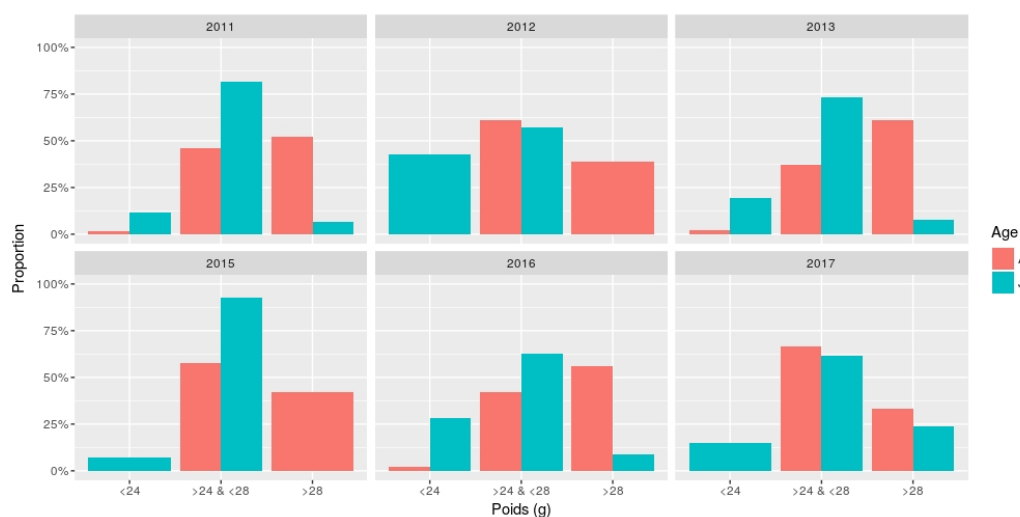


FIGURE 1.14 – Proportion des différentes classe de poids en fonction de l'âge.

Cependant, en 2012, les juvéniles se distribuaient en part quasi égale entre les 2 catégories de poids les plus faibles, indiquant notamment une proportion

anormale d'individus de poids faible ( $<24\text{g}$ ) en comparaison avec les autres années. Cela correspond à une fin d'été particulièrement pluvieuse et fraîche, un climat peu propice à la chasse et à l'émergence de *Carabidea* dont se nourrissent les grands murins. Une part importante des juvéniles se trouvent cet automne 2012 en mauvaise condition corporelles, ce qui est susceptible de diminuer leur survie.

On notera par ailleurs, qu'en 2017 le nombre de juvéniles d'un poids supérieure à  $28\text{g}$  est le plus élevé ce qui peut s'expliquer par un été et un automne particulièrement sec et chaud, favorisant l'abondance de proies et des conditions de chasse optimales.

### 1.5.3 Perturbation du site

L'impact des captures répétées est difficile à appréhender étant donné la forte activité dans ces sites et les faibles taux de captures réalisés, en comparaison du nombre d'individus circulant. Un indice de cet impact serait la désertion du site par les individus capturés et par ceux qui seraient entravés ou perturbé par la présence répétée de filets. On assisterait alors à une baisse progressive et continue de la fréquentation du site. Si l'on regarde l'évolution des effectifs de toutes les espèces au cours des 6 années de capture (Fig. 1.15), on remarque des variations annuelles mais pas de tendance décroissantes dans ces effectifs. L'année 2011 a été particulièrement marquée par l'abondance du Murin de Daubenton (*Myotis daubentonii*) et du Grand Murin et 2013 a nouveau pour le Murin de Daubenton. Ces chiffres ne suggèrent pas d'effet notable sur la fréquentation du site par les 15 espèces capturées.

Le nombre relativement faible de recaptures de Grand Murin (69) parmi les individus marqués, seulement 14%, pourrait indiquer un abandon du site de la majorité des individus ayant fait l'objet d'une capture. Le nombre de recapture de ces individus varie de 2 à 5 fois. Plus de la moitié (54%) ont été capturés pour la première fois au stade juvénile. Dans la moitié des cas (52%) la recapture a eu lieu la même année que la première capture. Ces résultats indiquent néanmoins qu'au moins certains individus continuent à fréquenter le site plusieurs années après leur première capture.

Cependant il n'est pas possible par ces résultats de différencier un défaut de recapture (transient), d'une désertion du site. Le seul moyen de vérifier si la capture affecte la fréquentation du site est de pouvoir vérifier la présence d'individus déjà capturés par un autre moyen que la capture. Un système de lecteur passif a donc été placé fin septembre 2017, après la pose d'une grille protégeant les galeries, dans un couloir étroit, ce qui a permis l'enregistrement passif des individus qui circulaient par ce couloir. Parmi les 75 individus enregistrés de fin septembre à début novembre, 35 ( $<47\%$ ) avaient fait l'objet

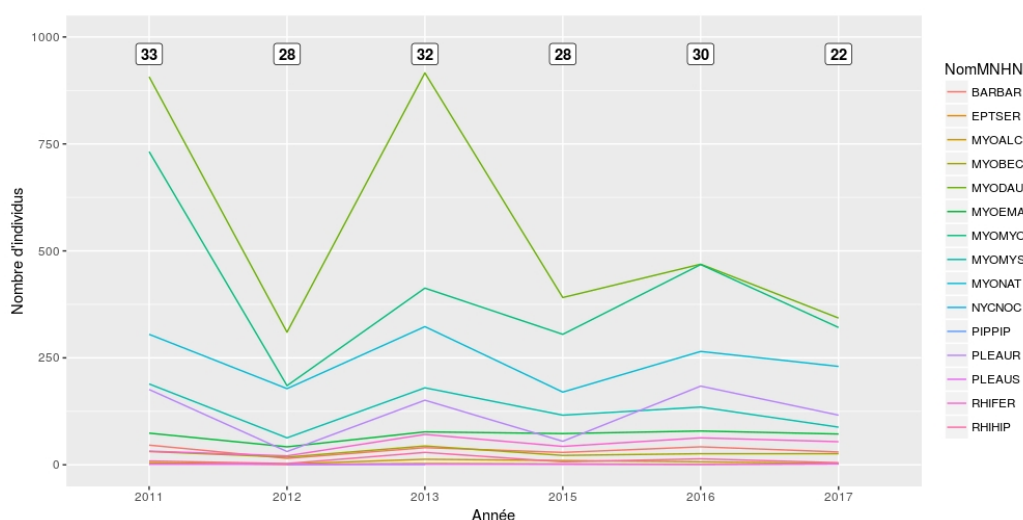


FIGURE 1.15 – **Évolution temporelle des effectifs capturés dans les ardoisières de Pluherlin.** Les étiquettes en haut de graphique représentent le nombre de nuit de capture.

d'une capture et 4 avait été capturés 2 fois. Les dates de captures de ces 35 individus s'étalent de 2011 à 2017. Ces animaux continuent donc à fréquenter le site en 2017.

Parmi les 40 autres individus identifiés passivement mais non capturés, la moitié sont des jeunes de l'année et l'autre moitié des adultes. Ces résultats montrent à la fois la faible pression de capture mais aussi que les animaux capturés n'ont pas abandonnés le site et le fréquentent toujours mais évitent dorénavant les filets. Le Grand Murin est une espèce longévive dont les capacités mémorielles sont une garantie de la survie. Aussi, les individus capturés sont probablement plus méfiants dans leur grande majorité et sont capables d'éviter les secteurs de filet sans que cela n'affecte pour autant leur utilisation du site.

## 1.6 Activité hivernale

### 1.6.1 Matériel et méthode

Les comptages ont lieu dans la première quinzaine de chaque mois de décembre à février avec recherche des individus marqués à l'aide de lecteurs manuels (Fig. 1.4), permettant une récolte de données sans déranger les animaux en léthargie.

### 1.6.2 Résultats

Les effectifs de Grand Murin recensés en Bretagne en hivers sont stables, malgré des variations annuelles (Fig. 1.6). La somme des individus recensés en période hivernale correspond à peine à la moitié des effectifs recensés en période de reproduction (Fig. 1.16), ce qui implique que nous ignorons une grande partie des gîtes d'hivernation de cette espèce.

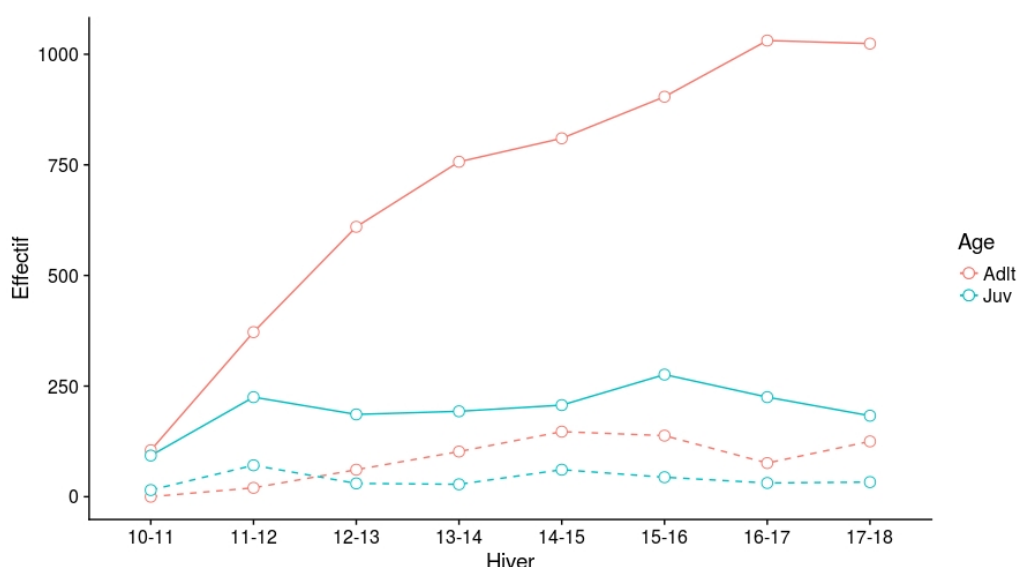


FIGURE 1.16 – **Évolution temporelle des effectifs hivernaux observés.** En trait plein les effectifs marqués en été et toujours vivants l'hiver suivant, en pointillé les effectifs recensés en hiver.

En moyenne, seulement 19% [ $\pm 7$ ] des juvéniles marqués un été sont contrôlés l'hiver suivant. Pour les adultes cette proportion moyenne est estimée à 9% [ $\pm 6$ ], en tenant compte de la mortalité annuelle. Au final c'est en moyenne 13% [ $\pm 4$ ] des individus marqués qui sont recensés en hivers dans les sites suivis (Morbihan et nord de la Loire-Atlantique). Ces chiffres remettent en perspective la réalité des comptages hivernaux qui correspondent seulement à une très faible part des populations locales connues et laissent sous-entendre une forte émigration hivernale venant d'ailleurs et/ou un grand nombre de colonies de reproduction non connues dans la région. On sait par ailleurs que les grand murins sont iconoclastes dans le choix de leurs sites d'hivernation, ceux-ci allant de la cavité souterraine à des bâtiments industriels désaffectés ou encore des caves. Ils sont ainsi capables de se disperser individuellement dans une grande diversité de sites.

Le sexe ratio des individus observés en hiver est relativement équilibré

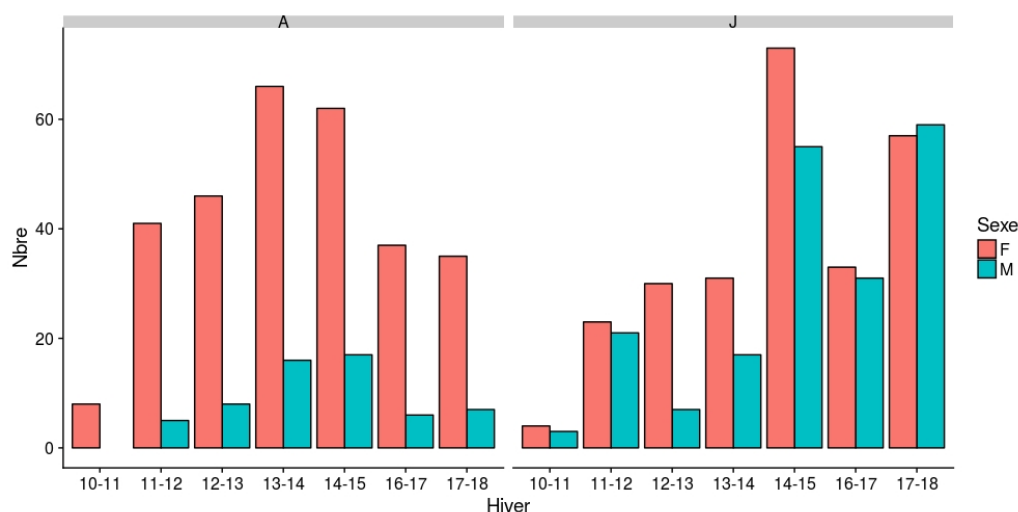


FIGURE 1.17 – **Sexe ratio des individus vu en hiver.** A gauche les adultes et à droite les juvéniles (M=mâle, F= femelle).

chez les juvéniles, mais il est très en faveur des femelles chez les adultes (Fig. 1.17). Ce phénomène peut à la fois s'expliquer par une différence de choix de site d'hibernation entre les mâles et les femelles adultes, contrairement aux juvéniles. La maturité sexuelle pourrait être à l'origine d'une divergence de préférence entre les sexes. Mais ce phénomène peut également cacher plus classiquement une différence dans la dispersion entre les deux sexes. Les mâles étant connus pour disperser beaucoup plus loin (Schober & Grimmberger, 1998; Choquene, 2006; Roué & Sirugue, 2006), participant ainsi à la dispersion des gènes et augmentant le brassage génétique entre les populations.

La dispersion hivernale apparaît cependant identique entre mâles et femelles dans un rayon d'environ 80km autour des colonies (Fig. 1.18). Le rayon moyen de dispersion étant à cette période légèrement inférieur à 20km. Mais les prospections ne s'étendant pas au-delà de 80km, il est possible que de nombreux mâles vont au-delà de cette limite. Cependant la probabilité de détection diminuant proportionnellement à la distance des colonies, il reste difficile de les détecter sans déployer des moyens humains et matériels importants.

Les suivis annuels montrent des variations d'effectifs inter-annuels mais la dynamique est aussi intra-hivernale, ce que montrent les suivis mensuels. Le site de Glénac, qui est un des plus importants sites d'hibernation connus pour le Grand Murin avec en moyenne plus de 100 individus chaque mois, illustre bien ces phénomènes (Fig. 1.19). Un important turn-over explique les

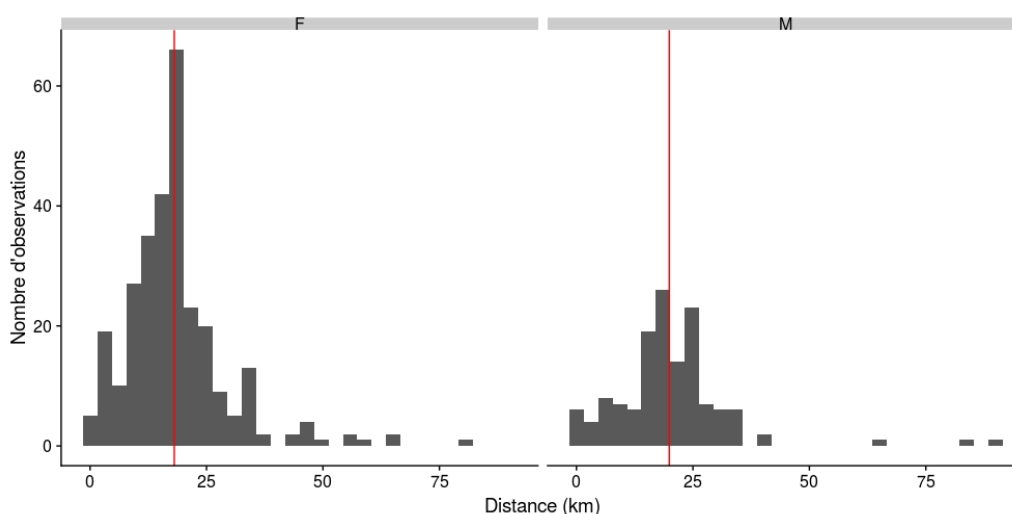


FIGURE 1.18 – **Dispersion hivernale.** Distribution des distances par rapport à la colonie d’origine des individus selon leur sexe (M=mâle, F=femelle). La ligne verticale rouge indique la moyenne.

variations mensuelles dans le nombre d’individus contrôlés. D’un mois sur l’autre le turn-over est en moyenne de 55% [11-100] des individus marqués, montrant les mouvements hivernaux. Certains individus étant détectés dans plusieurs sites le même hiver.

Le Grands Murin comme d’autres espèces ne pratique pas en Bretagne véritablement l’hibernation pendant l’ensemble de la période hivernale mais plutôt des périodes de léthargie qui sont conditionnées par l’accès à la nourriture, c’est-à-dire les conditions environnementales (Wojciechowski et al., 2007). Ces suivis ponctuels mettent en évidence la dynamique hivernale dans ces sites par les chiroptère et montrent également que les comptages annuels offrent une image minimaliste d’utilisation des gîtes d’hibernation par les chiroptères.

Pour mieux comprendre et estimer les flux d’individus et leur usage des gîtes en hiver, les système de lecture passive de transpondeur sont des outils intéressants. La pose de lecteurs automatiques dans des sites clefs adapté au contrôle des mouvement pourrait à terme permettre d’estimer les effectifs et les facteurs qui les font varier dans ces gîtes.

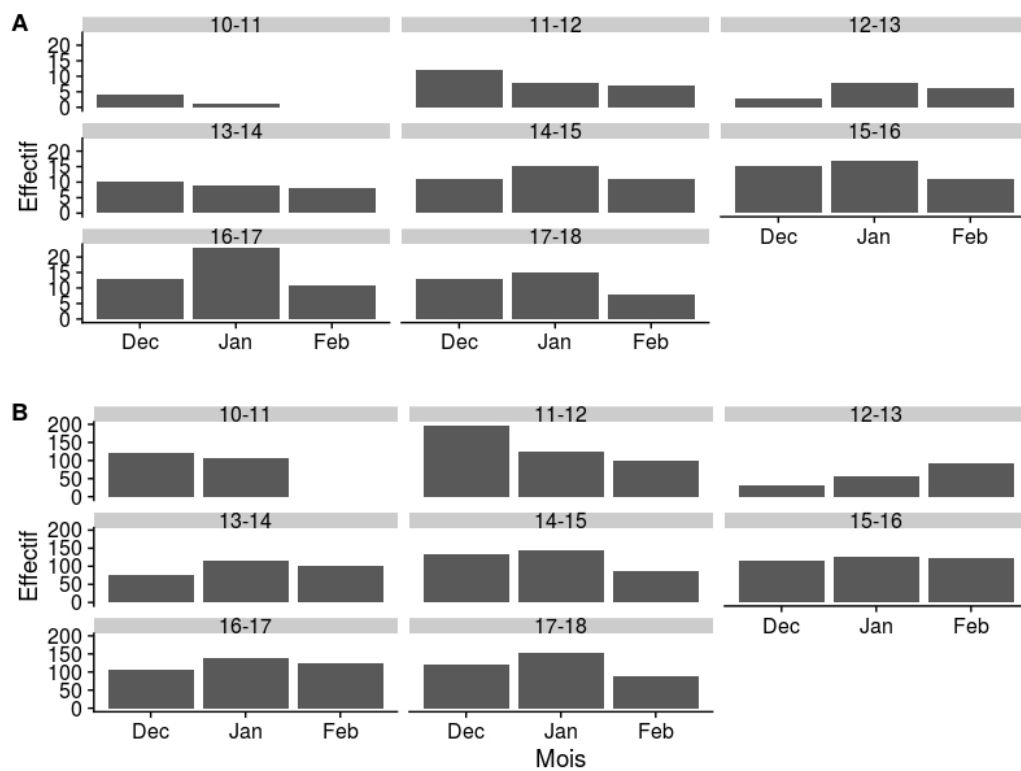


FIGURE 1.19 – **Mouvements hivernaux à Glénac.** Nombre d'individus détecté à chaque passage au cours du suivi hivernal. A : effectif marqué ; B : effectif total observé.



# Chapitre 2

## Utilisation de l'habitat

Le Grand Murin est une espèce à fort potentiel de dispersion, en atteste une donnée Bretonne de baguage (Beaucornu) d'un individu marqué à Glénac (56) retrouvé au sud de la Sarthe à 146km (Choquene, 2006). D'autres données de baguage attestent des distances de dispersion de 300 à 390 km (Roué & Sirugue, 2006; Schober & Grimmberger, 1998). Cette dispersion est néanmoins essentiellement le fait des mâles qui assurent le brassage génétique entre les colonies. Les femelles sont très fidèles à leur site de mise-bas et se cantonnent généralement à des distances de dispersion plus faibles. Deux types de mouvements sont à distinguer, les mouvements liés à l'alimentation, entre le gîte et les zones de chasse, les mouvements saisonniers, entre gîte d'été et gîte d'hiver et vice versa ou encore entre gîte d'été et site d'accouplement (swarming).

### 2.1 Généralités

Le Grand Murin est la seule espèce du nord-ouest de la France à pratiquer une chasse au sol (Choquene, 2006). Il chasse à faible distance du sol (généralement 30 à 70cm, <3m), à vitesse moyenne (<15km/h) afin de repérer à l'écoute (sans émettre d'ultrason) le déplacement de ses proies sur la litière forestière (Russo et al., 2007; Simon & Boye, 2004) et opère parfois des vols stationnaires lorsqu'il repère une proie. Il est néanmoins capable de se déplacer à grande vitesse entre ses sites de chasse (50km) et il en exploite généralement plusieurs durant la même nuit.

Les analyses de guano dans de nombreux pays Européens montrent que le Grand Murin a un régime tout à fait particulier et spécialisé, dominé par de grands coléoptères (>1cm), certains *Carabidae* (Roué & Barataud, 1999). Ces *Carabidae* constituent l'essentiel du régime alimentaire de l'espèce

(Tab. A.1, Annexe A, p. 51). Les besoins quotidiens du Grand Murin sont estimés en moyenne par individu à 10-15g (Meschede & Heller, 2002). Il capture l'essentiel de ses proies sur la litière forestière mais peut également profiter de la fauche de prairies ou de cultures, lui donnant accès au sol, pour capturer d'autres espèces moins inféodées au milieu forestier. Cependant le Grand Murin peut varier son régime alimentaire au profit d'émergences en abondance d'autres proies telles que les Tipules (*Tipulidae*) ou les Hannetons (notamment *Melolontha melolontha*).

Les études télémétriques confirment une chasse en milieu essentiellement forestier (Audet, 1990; Roué & Barataud, 1999; Rudolph, 1989). Le Grand Murin chasse dans les forêt mixtes, mais montre une préférence pour les forêt de feuillus (Meschede & Heller, 2002; Rudolph et al., 2009), même si on peut également le rencontrer dans certaines plantations denses de conifères (Obs. pers.). Des études de radio-tracking en Suisse ont également révélés l'usage ponctuel de cultures et de prairies notamment dans les jours qui suivent la fauche (Arlettaz, 1995; Güttinger, 1997; Güttinger et al., 2006).

## 2.2 Matériel et méthode

Afin d'identifier les habitats fréquentés par les individus des différentes colonies étudiées et de les caractériser, deux méthodes ont été utilisées : la capture au filet et la télémétrie. La capture consiste à étendre des filets "japonnais" dans des zones considérées propices à la chasse par les données bibliographiques. Les zones ciblées ont été essentiellement les boisements, et parmi ceux-ci les allées forestières ou les zones de futaie sans strate végétale au sol (litière constituées essentiellement de feuilles ou d'herbe éparses), c'est à dire les habitats typiques pour la capture au sol des grands *Carabidae*. Les captures sur zone de chasse ont permis d'authentifier la présence d'individus marqués afin de définir les territoires de chasse des différentes colonies. Les suivis télémétriques (radio-tracking) consistent à suivre les déplacements des individus équipés d'un radio-émetteur collé au dos de l'animal, à l'aide d'une colle chirurgicale. Les sites ayant fait l'objet de capture depuis 2011 ainsi que les données liées au radio-tracking sont résumées sur la Fig. 2.1.

Les lecteurs posés à demeure aux sorties des colonies de reproduction permettent en plus de la détection de la présence des individus d'étudier la phénologie du rythme d'activité nocturne des individus.

L'étude des territoires de chasse a été effectuée en utilisant les ressources cartographiques publiques vectorielles du registre parcellaire graphique (RPG), en ce qui concerne les habitats agricoles (<https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/registre-parcellaire-graphique-rpg-contours-des-parcelles->

et-ilots-cultureaux-et-leur-groupe-de-cultures-majoritaire/ et <http://professionnels.ign.fr/rpg>). La couverture du RGP est de 2011 à 2016 pour le Morbihan et de 2012 à 2016 pour la Loire-Atlantique. Pour l'habitat forestier, les données publiques raster du Centre d'Étude Spatial de la Biosphère (CESBIO), photo-interprétation des images satellites (Sentinel-2) ont été utilisées (<http://osr-cesbio.ups-tlse.fr/~oso/>). Ces données sont disponibles uniquement pour l'année 2016, mais la dynamique sylvicole étant très lente par rapport à la dynamique agricole, ces données sont suffisantes pour les analyses sur la période considérée.

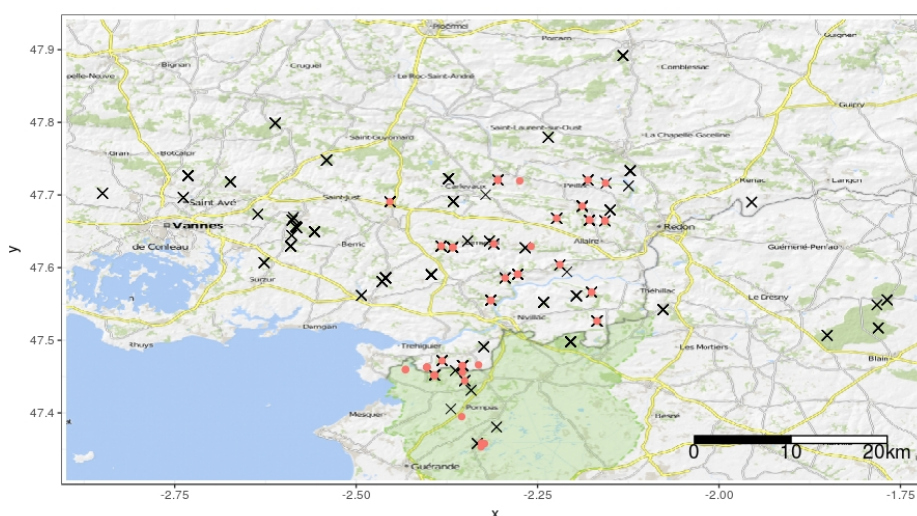


FIGURE 2.1 – **Sites de capture.** Les croix noires représentent les sites de capture et les points rouges les captures avec Grand Murin transpondés. Les points rouges dissocié de croix noires représentent les données issues du tracking.

## 2.3 Dispersion

Les captures et le radio-tracking ont permis d'obtenir 65 données d'individus marqués sur zone de chasse. Les distances de dispersion des individus capturés sur leur zone de chasse sont reportées dans la Fig. 2.2. La distance maximale parcourue par les individus capturés ou traqués est de 14.3km pour la colonies de Férel, 14.7km pour celle de Béganne, 13.6km pour celle de Limerzel et 4.2km pour celle de La Roche Bernard. Ces distances sont en accord avec les autres études sur cette espèce qui indiquent une distance moyenne de 10 à 15km avec des exceptions allant à 20 jusqu'à 35km (Schwaab et al., 2009; Groupe Chiroptère de la LPO Rhône-Alpes, 2014). Le radio-tracking a

montré que le Grand Murin volait de manière directe vers sa zones de chasse et par un vole soutenu. Ainsi nous avons pu établir qu'une femelle de Férel à mis une quinzaine de minute pour rejoindre un zone de chasse en bordure de Brière à près de 14km de son gîte, ce qui correspond à un déplacement d'une vitesse moyenne d'un peu plus de 50km/h.

Les distances de dispersion liées aux activités de chasse sont un paramètre important à prendre en compte pour établir le territoire de chasse des colonies, dont elles dépendent pour leur survie et qui conditionnent la dynamique de leur population. La distance parcourue pour la chasse est un compromis entre le gain lié à la ressource et la dépense liée au déplacement. La densité de la ressource (ici essentiellement les *Carabidae*) dépend de la densité de boisement, de leur mode d'exploitation comme de leur taille et leur composition mais aussi du contexte agricole autour.

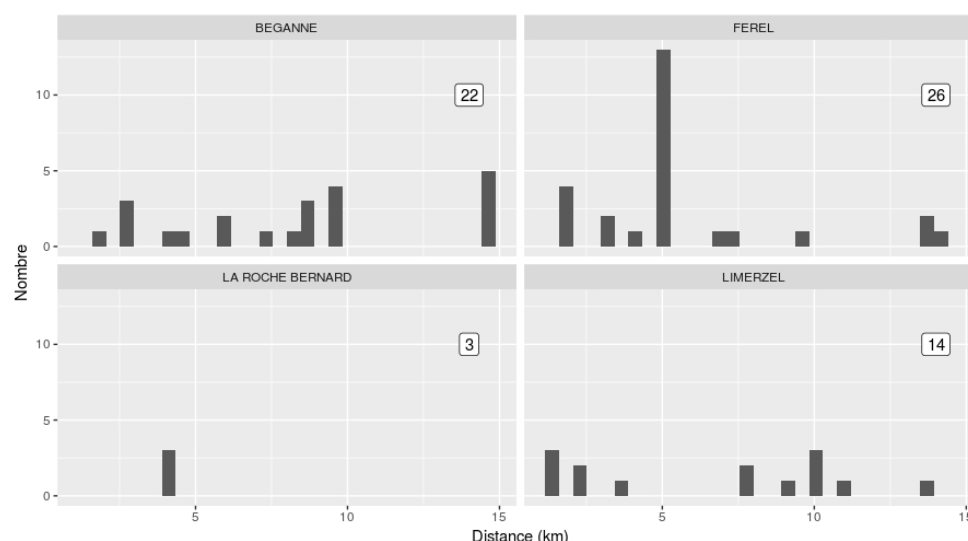


FIGURE 2.2 – **Distribution des distances des zones de chasses.** Distances des zones de chasse en fonction de la colonie d'origine des individus marqués (les étiquettes indique le nombre total de données).

## 2.4 Territoires de chasse

20 individus ont été capturés provenant de la colonie de Béganne, permettant d'identifier 13 sites de chasse (Fig. 2.3), 11 individus provenant de la colonie de Limerzel, permettant d'identifier 9 sites de chasse (Fig. 2.3) et 13 individus provenant de la colonie de Férel, permettant d'identifier 13 sites de chasse (Fig. 2.3). 3 individus ont été capturés provenant de la colonie de La

Roche Bernard, permettant d'identifier 1 seul site de chasse (Fig. 2.3). On peut noter que les territoires de chasse des colonies de Limerzel et Béganne se chevauchent en partie mais que celui de Férel est bien distinct.

### 2.4.1 Habitats forestiers

Les milieux forestiers ont fait l'objet de captures ciblées, car le Grand Murin est surtout connu, à travers de nombreuses études allemandes comme une espèce principalement forestière (Arlettaz, 1995; Steck & Brinkmann, 2006).



FIGURE 2.3 – **Enveloppe convexe minimum des territoires de chasse.** Surface obtenue en reliant les points les plus externes du polygone contenant toutes les données de capture relatives à chacune des colonies (Béganne, Limerzel et Férel). En rouge pour Béganne, en bleu pour Limerzel et en vert pour Férel.

Pour définir les territoires de chasse, la méthode des surfaces minimum

convexes a été utilisée, consistant à considérer le polygone constitué de la limite externe de l'ensemble des sites identifiés comme zone de chasse d'individus marqués appartenant respectivement à chacune des colonies (Fig. 2.3).

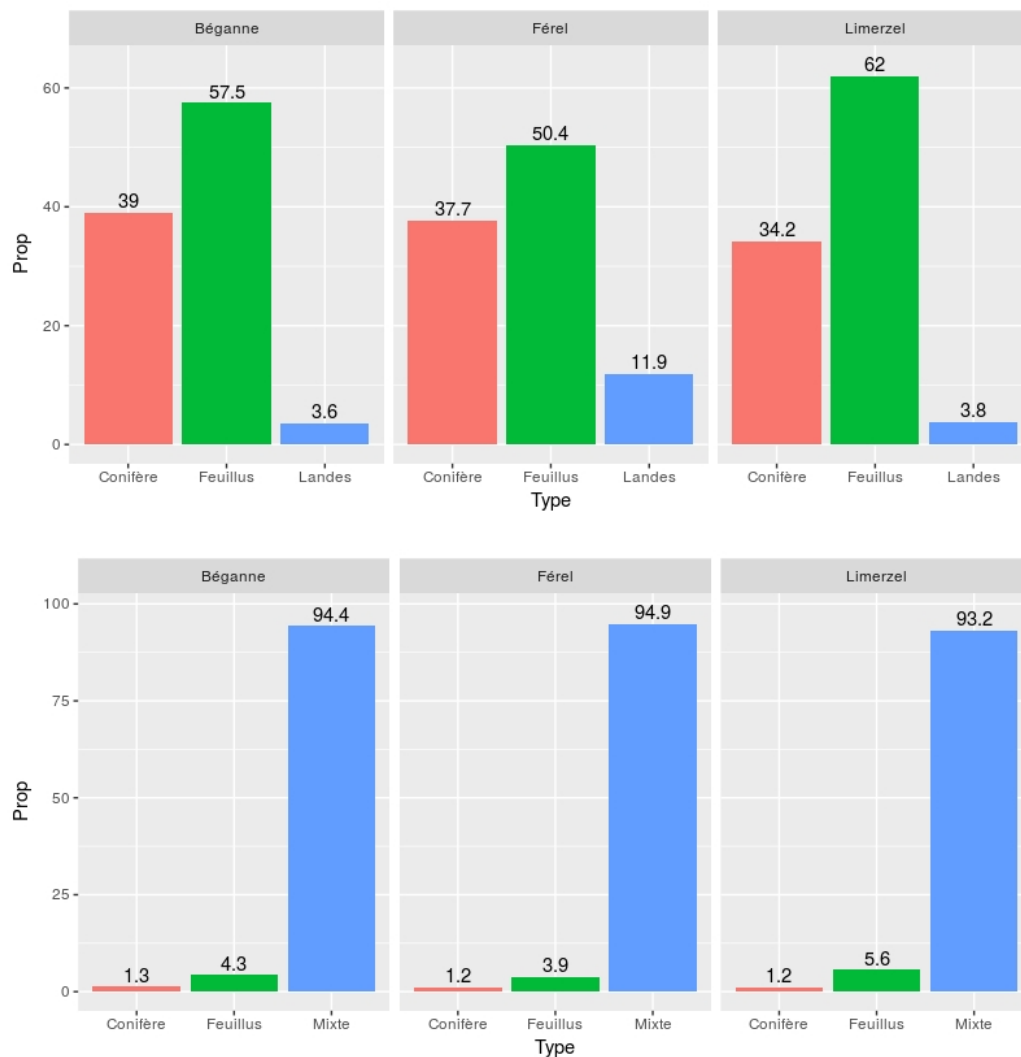


FIGURE 2.4 – **Proportion et composition des espaces boisés.** Haut : proportion des différents types de surface ligneuse selon les territoires de chasse. Bas : typologies de surface ligneuse selon les territoires de chasse (données CESBIO).

Les territoires de chasse qui ont pu ainsi être identifiés correspondent aux colonies de Béganne, Limerzel et Férel, et s'étendent respectivement sur 22398ha, 16182ha et 5699ha (Fig. 2.3). Pour les colonies de La Roche Bernard

et Noyal-Muzillac, il n'a pas été possible de définir un territoire de chasse en raison du manque de données de capture sur terrain de chasse.

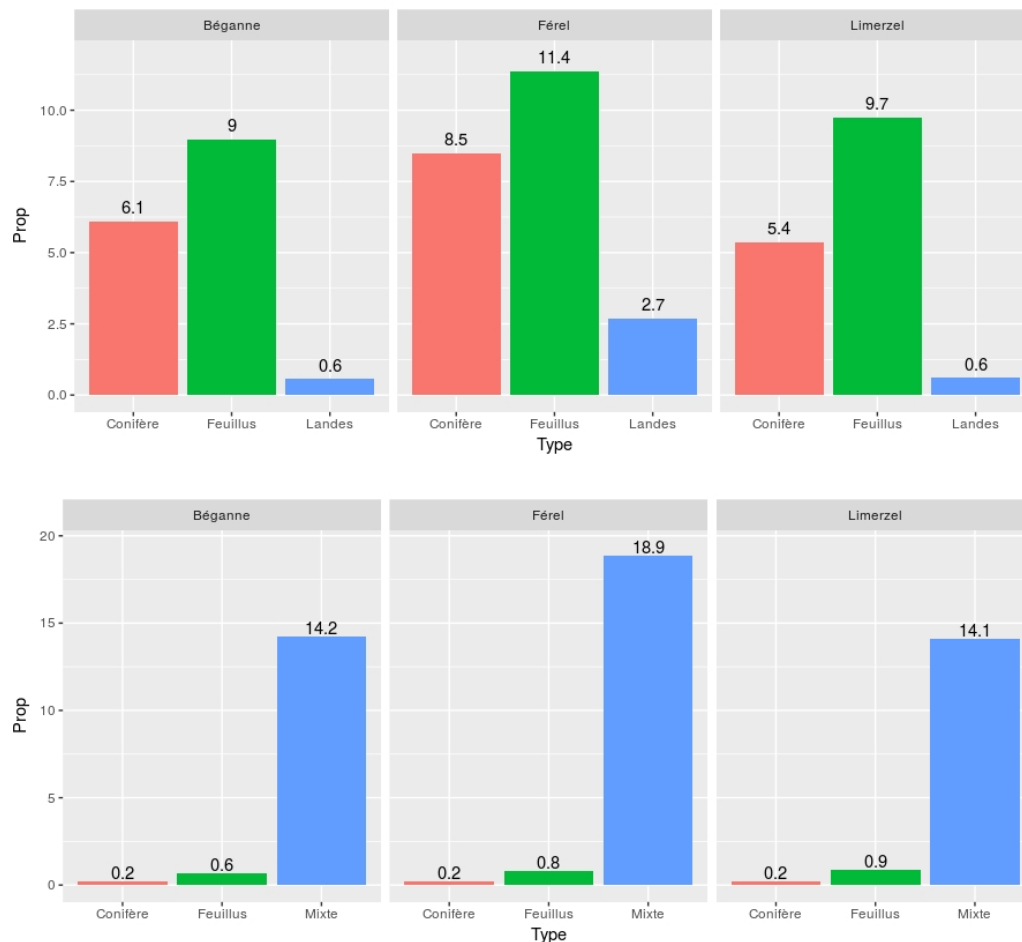


FIGURE 2.5 – **Proportion et composition des espaces boisés par rapport aux surfaces agricoles.** Haut : proportion des types de boisement au sein de chacun des territoires de chasse. Bas : typologies des surfaces boisées au sein de chacun les territoires de chasse (données CESBIO).

Les composition des surfaces ligneuses (boisement et landes) sont comparables ainsi que celle des typologies de boisement (conifère, feuillus et mixte) avec une forte dominance de boisements mixtes (Fig. 2.4). On notera néanmoins des surfaces de feuillus légèrement inférieures et une plus grande proportion de lande, ici humide, dans le territoire de chasse de la colonie de Férel. Il s'agit des milieux décrits précédemment, qui ont été identifiés comme zones de chasse par radio-tracking puis confirmés par capture au filet.

Les proportions des différents types de ligneux au sein de chaque territoire de chasse sont proches, avec néanmoins une plus grande proportion pour chaque type concernant la colonie de Férel, notamment plus de landes (humides) (Fig. 2.5, haut). Les surfaces boisées représentent 15% du territoire de chasse pour les colonies de Béganne et de Limerzel mais 20% en ce qui concerne la colonie de Férel (Fig. 2.5, bas).

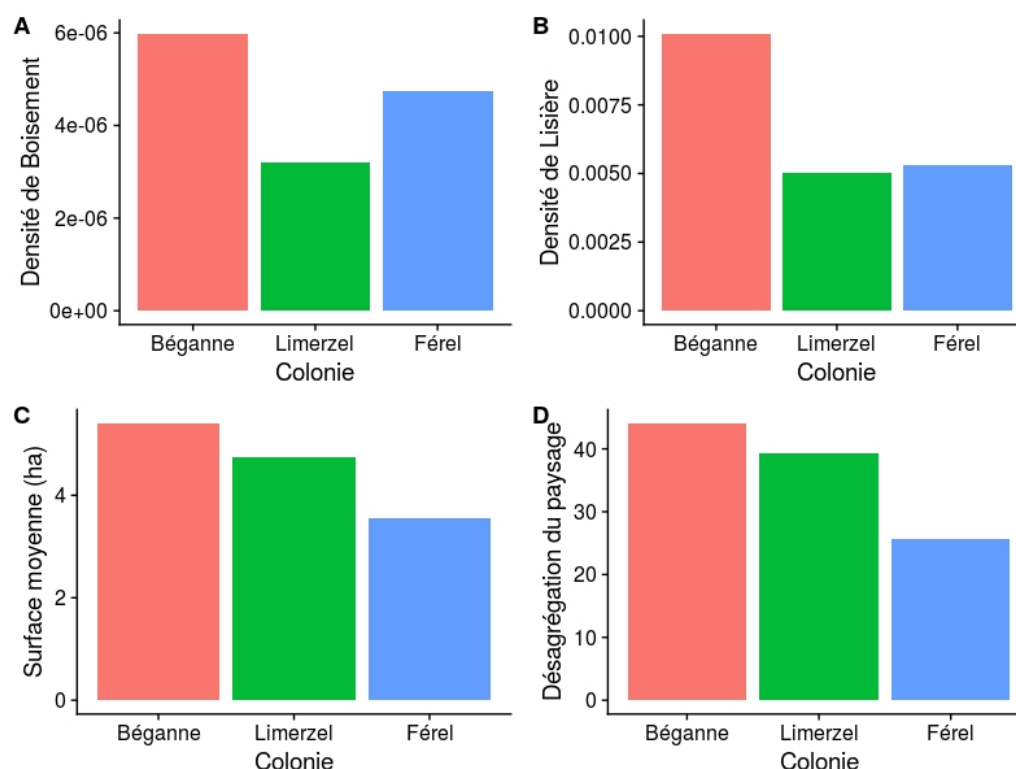


FIGURE 2.6 – **Mesure de fragmentation des boisements mixtes.** A : ratio entre le nombre de boisements mixte et leur surface totale. B : longueur de lisière de boisement mixtes par unité de surface. C : surface moyenne des boisements mixtes. D : moyenne du ratio périmètre sur surface de chaque boisement mixte.

Si l'on s'attache aux mesures de fragmentation des boisements des différents territoires de chasse on s'aperçoit que la colonie de Béganne présente le plus grand nombre de boisements par unité de surface avec une densité supérieure aux autres colonies (Fig. 2.6 A). La densité de lisières de boisements par unité de surface est également plus élevée sur le territoire de chasse de la colonie de Béganne (Fig. 2.6 B). Néanmoins ce territoire présente les surfaces de boisement les plus grandes en moyenne (Fig. 2.6 C), traduisant la présence



de très nombreux petits boisements et de quelques grand massifs boisés. Finalement, sur le territoire de chasse de la colonie de Férel, les boisements sont plus agrégés (Fig. 2.6 D) que les autres territoires, i.e. il y a une plus grande cohésion entre les ilots boisés à Férel contrairement aux deux autres territoires qui présentent des boisements plus dispersés les uns par rapport aux autres.

Si l'on regarde en détail les boisements où des individus marqués ont été capturés, les proportions en feuillus et conifères sont proches en moyenne, mais il y a une plus grande hétérogénéité à Férel (Fig. 2.7). La surface de feuillus est significativement supérieure à celle de conifères dans les territoires de chasse de deux des colonies étudiées (test de rang de Wilcoxon :  $p < 0.05$  pour Béganne et Limerzel et  $p = 0.08$  pour Férel). Il n'y a pas de différence significative en terme de proportion de feuillus et de conifères entre les 3 territoires (test de Mood :  $p = 0.3$ ).

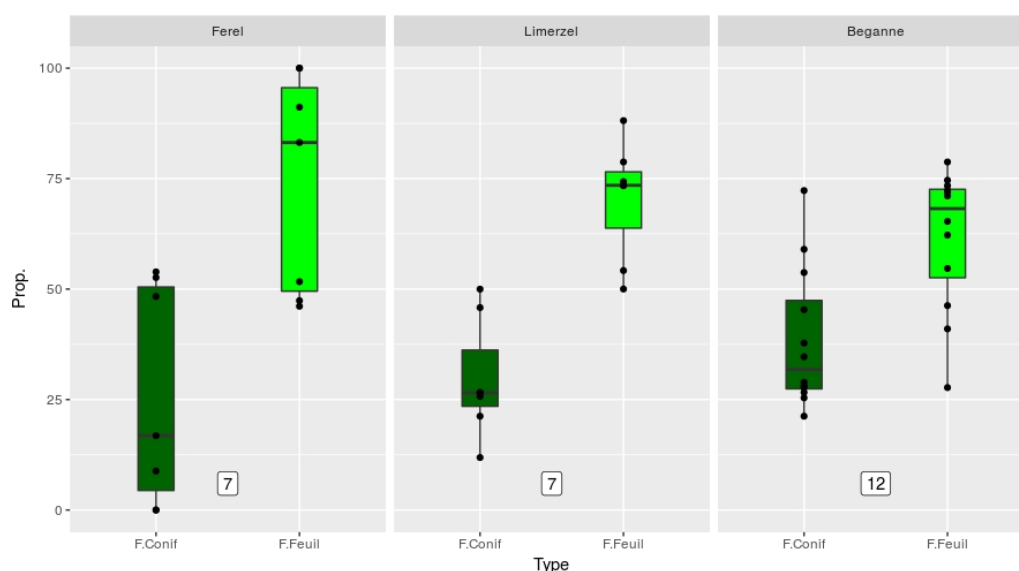


FIGURE 2.7 – **Composition des boisements identifiés par capture.** Proportion de conifère et de feuillus dans les différents boisement ou des individus marqués ont été capturés, respectivement aux colonies d'origine. Le nombre de boisements pris en compte est indiqué par l'étiquette à l'intérieur de chaque graphique.

La surface de terrain de chasse individuel est estimé à 30-35ha avec une distance de dispersion généralement inférieur à 15km du gîte. Ainsi Meschede & Heller (2002) donnent l'exemple d'une colonie de 300 individus dont ils estiment la surface du domaine vitale à 800-900km<sup>2</sup> avec 40% de la surface

constituée de forêt. De façon similaire, Schneider & Hammer (2006) proposent un calcul simpliste des besoins en surface forestière dans un rayon de 10km autour d'une colonie en fonction de l'effectif. La fourchette basse de cette estimation est calculée comme suit : effectif minimal enregistré  $\times$  0.6 (proportion de femelles)  $\times$  35 ha/individu ; la fourchette haute est calculé ensuite : effectif maximum enregistré  $\times$  0.6 (proportion de femelles)  $\times$  35 ha/individu. En appliquant cette approche aux colonies étudiées, on peut estimer que le domaine vitale de la colonie de Férel, identifié par les captures, est largement sous évalué, la surface de boisement du territoire de chasse identifié étant très inférieure aux besoins potentiels (Tab. 2.1). Pour Béganne et Limerzel, les surfaces de boisement dans les territoires de chasse identifiés correspondent à la fourchette basses des estimations.

Colonie	Eff. 2015	Eff. max.	min.-max.	Surf. ter.	10/15km
<i>Férel</i>	308	314	6468-6594	<b>1120</b>	5610/10474
<i>Béganne</i>	135	271	2835-5691	<b>3376</b>	4885/11927
<i>Limerzel</i>	116	258	2436-5418	<b>2447</b>	4977/12143
<i>5 colonies</i>	732	840	15372-17640	NA	14872/24897

TABLE 2.1 – **Estimation des surfaces boisées du domaine vital.** Le minimum et le maximum de surface boisée (ha) nécessaire à chaque colonie est calculé respectivement par rapport aux effectifs de 2015 et aux effectifs maximaux enregistrés (2010). La surface de boisement (ha) des territoires de chasse identifiés est indiquée en gras et celle dans un rayon de 10 et 15km autour des colonies est également indiquée dans la dernière colonne.

Globalement, les territoires de chasse, qui ici sont des surfaces minimales, semblent trop petits pour répondre aux besoins théoriques des colonies en terme de boisements. Ce qui implique que ces territoires sont en réalité probablement plus vastes (car nous disposons d'un faible nombre de données), sinon il s'agit d'un facteur limitant pouvant influencer sur la dynamique des populations. On peut également remarquer que dans un rayon de 10km, la surface forestière est inférieure aux besoins des colonies lorsqu'elles ont une taille maximale, telle qu'estimée ici (Tab. 2.1). Cette faible proportion de surfaces boisées dans un rayon de 10km peut expliquer les distances de dispersions enregistrées ( $\approx$  15km). Par ailleurs, il faut tenir compte du contexte géographique des colonies et de leur forte proximité, il y a dans un rayon de moins de 10km, cinq colonies connues dans le secteur étudié. Même si les zones de chasse semblent relativement distinctes (Fig. 2.3), leur proximité oblige un certain chevauchement de ces zones de chasse, ici c'est par exemple observé entre Limerzel et Béganne dont certains individus partagent les mêmes sites

de chasse (Fig. 2.3).

Dans ce contexte il est donc nécessaire de tenir compte de l'ensemble des colonies dont les territoires de chasse sont susceptibles de se chevaucher dans un rayon de 10 à 15 km. Si l'on considère une zone tampon de 10 km autour de ces 5 colonies (Tab. 2.1), on voit que la surface de boisement représente environ 16% (14872 ha) de la surface totale, ce qui semble insuffisant pour assurer l'équilibre démographique des colonies (Meschede & Heller, 2002). À partir d'un rayon de 15 km, la surface boisée semble suffisante. La méthode de calcul des surfaces boisées nécessaires tel que présentée par Schneider & Hammer (2006) est néanmoins très schématique et ne constitue qu'une première approche.

## 2.4.2 Habitats agricoles

Le radio-tracking a permis d'identifier des zones de chasses en dehors des habitats forestiers, dont certains atypiques. Des individus de la colonie de Férel ont ainsi été observés puis capturés en fin d'été sur des prairies humides en déprises (végétation herbacée et ligneuse), traditionnellement utilisées pour la fauche et dominées notamment par les baldingères (*Phalaris arundinacea*). Ces prairies parfois en voie de fermeture (saulaies), bordent la Brière mais aussi les affluents du Mès ou de la Vilaine. Ce comportement peut correspondre à la chasse des Tipules (*Tipulidae*) dont l'occurrence dans le régime alimentaire est fréquente en particulier en fin de printemps et d'été (Kervyn, 1996). Il peut également s'agir de chasse sur d'autres invertébrés volant et particulièrement des hétérocères (*Lepidoptera*) qui abondent périodiquement dans ces milieux. La végétation au sol était trop haute et trop dense pour une chasse sur des insectes au sol.

Le Grand Murin est connu pour chasser également en milieu prairial après fauche et parfois sur des cultures céréalières après moisson (Arlettaz, 1995; Güttinger, 1997). Les données RGP annuelles (2011 à 2016) permettent d'étudier l'évolution des surfaces de culture durant une grande partie de l'étude (Fig. 2.8 et annexe B, p. 53). On peut notamment noter dans les 3 territoires de chasse une diminution importante des prairies temporaires avec une baisse de 30% de 2012 à 2016 pour Férel et une baisse de 33% et 37% de 2011 à 2016 pour Béganne et Limerzel respectivement. À l'opposé la surface de prairie permanente a augmenté sans compenser la perte de prairies temporaires pour les 3 territoires, soit respectivement 16%, 28% et 14%. Au final, la surface totale de prairie a baissé de 14% à Férel, de 8% à Béganne et de 11% à Limerzel (Fig. 2.9).

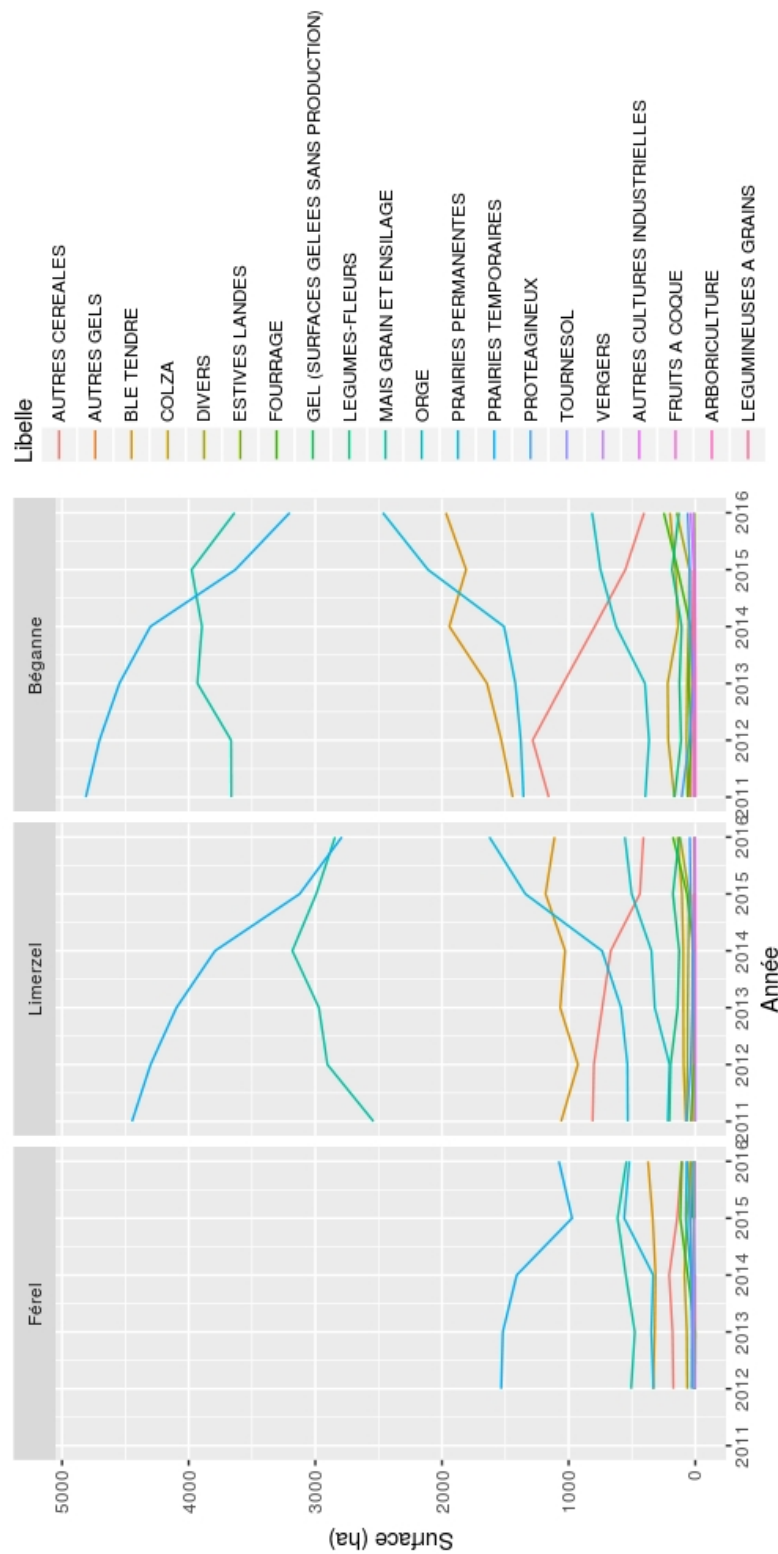


FIGURE 2.8 – Évolution de l'occupation des sols (RPG). Changement dans les surfaces cultivées relatives à chacune des colonies jusqu'à 2016..

Si l'évolution des surfaces des prairies d'une part et des cultures annuelles d'autre part, sont similaires dans les 3 territoires, on remarquera que sur le territoire de chasse de la colonie de Férel les prairies sont plus abondantes que les cultures annuelles, contrairement au territoires de chasse des colonies de Béganne et Limerzel (Fig. 2.9). De même, la surface de prairies temporaires n'est que récemment (2015) passée en dessous de la surface des cultures annuelles et globalement la surface de prairies reste supérieur sur le territoire de la colonie de Férel. En 2016, la surface de prairies représente 54%, 43% et 44% de la surface agricole à Férel, Béganne et Limerzel respectivement et les prairies temporaires 36%, 24% et 28%.

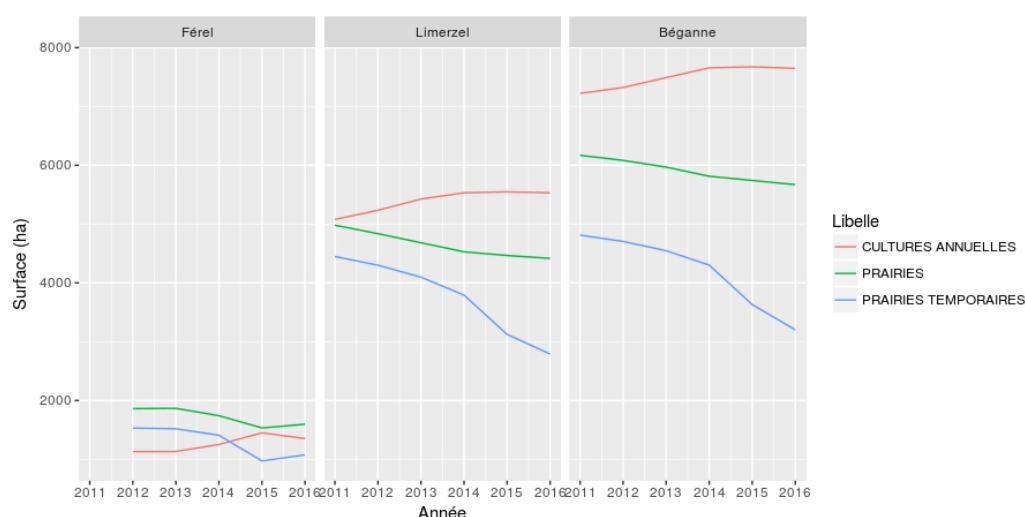


FIGURE 2.9 – **Grand types de culture.** Évolution des surfaces de prairie temporaires, de la surface totale de prairie et de cultures annuelles (données RPG).

Alors que la dynamique de la colonie de Férel ne semble pas affectée par ces changements, celle de Béganne connaît un important déclin (Fig. 1.7.A). On ne peut s'empêcher de faire une corrélation entre cette tendance et l'importante diminution des surface de prairies temporaires. Dans l'hypothèse d'un lien entre la croissance des populations et les surfaces de prairie, ces dernières joueraient un rôle essentiel dans l'acquisition de ressources alimentaires notamment dans des phases clef du cycle comme pendant l'allaitement des jeunes ou la prise de poids pré-hivernale. Les carabes peuvent atteindre des densités importantes dans les prairies et certaines cultures en été et à l'automne. Cependant une étude à long terme (17 ans) a montré que les pratiques agricoles influencent la composition des peuplements de carabe, l'intensité des pratiques (labour, amendements) favorise les espèces plus pe-

tites avec un plus fort pouvoir de dispersion (Eyre et al., 2016). Les espèces les plus grosses préfèrent des milieux les moins perturbés. Il est difficile à l'heure actuelle de savoir comment ces changements impactent la démographie du Grand Murin, qui consomme plus spécifiquement des carabes de grande taille ( $>1\text{cm}$ ). On peut néanmoins souligner que d'un point de vu énergétique il est plus efficace de capturer un grand carabe que plusieurs petits, ce surcort lié à des temps de chasse plus long peut potentiellement avoir des répercussions sur certaines fonctions biologiques. Le fait que la colonie de Férel continue à croître alors qu'une légère diminution des surfaces de prairie est en cours semble indiquer que d'autres facteurs sont en jeu dans la dynamique des populations ou que le seuil critique entre les proportion de boisement et de prairies, notamment temporaire, n'a pas encore été atteint.

### 2.4.3 Trame verte : le bocage

Les boisements ne sont pas les seuls habitats susceptibles d'influencer les groupements de carabes colonisant prairies et cultures, les haies sont également un élément importants (Eyre et al., 2016) de cette dynamique. En appliquant la même méthodologie que précédemment sur les données haies de la BDTOPO de L'IGN (<http://www.professionnels.ign.fr/bdtopo>), le taux de couverture de la surface en haie a pu être calculé pour trois échelles différentes (Tab. 2.2). A nouveau on peut noter que la colonies de Férel présente un environnement plus favorable que Béganne car son territoire est recouvert par une plus grande densité de haies.

Colonie	Zone de chasse	Buffer 10km	Buffer 15km
<i>Férel</i>	5.9	5.3	5.1
<i>Limerzel</i>	4.8	5.5	5.3
<i>Béganne</i>	3.9	4	4.5

TABLE 2.2 – **Surface de haies.** La proportion (en %) de la couverture de haies est indiquée pour la zone de chasse observée, pour une zone tampon de 10 et de 15km autour des colonies.

La trame bocagère est un élément important ici à prendre en compte, bien que le grand Murin ne chasse pas dans les haies et que contrairement à d'autre espèces et qu'il n'utilise pas la trame bocagère pour ce déplacer ou chasser. La structure de cette dernière peut néanmoins avoir un impacte non négligeable notamment sur la qualité de la ressource alimentaire. Les haies jouent le rôle de zone "refuge" pour les grandes espèces de carabe, plutôt inféodées aux boisements, car ce sont des habitats stables contrairement aux

cultures qui sont annuellement remaniées et aux prairies temporaires, retravaillées tous les 2 ou 3 ans. C'est donc à partir des haies que les carabes peuvent coloniser les champs.

Il apparaît dans l'analyse des territoires de chasse que les surfaces de boisement à proximité des colonies sont un facteur limitant obligeant les individus à s'éloigner jusqu'au moins 15 km pour couvrir leurs besoins énergétiques. De plus les changement de mode de culture au détriment des prairies constituent probablement un facteur important dans le dynamique des populations.

Pour aller plus loin plusieurs pistes d'études sont envisageable. Les méthodes acoustiques peuvent permettre de mettre en évidence l'utilisation d'autres habitats tel que les prairies ainsi que la dynamique d'utilisation de ces habitats en relation avec la fauche. Mais ces données pour être interprétables doivent être mises en relation avec la densité et la diversité des proies qui fréquentent ces milieux ainsi que le régime alimentaire du Grand Murin. L'analyse génétique du guano recueilli dans les colonies de reproduction, technique qui est maintenant au point (Galan et al., 2017), est une approche appropriée pour connaître au niveau spécifique les proies consommées par le Grand Murin. Couplé à l'étude individuelle du domaine vitale en utilisant des GPS miniaturisés (technique déjà testée sur le Grand Murin), il sera ainsi possible de comparer les dépenses énergétiques (temps de chasse et surface utilisée) entre les différentes colonies, les variation saisonnières du régime alimentaire afin de déterminer si les facteurs environnementaux et trophiques influencent les dynamiques des différentes populations.

# Chapitre 3

## Processus moléculaires du vieillissement

### 3.1 Méthode

Deux types de prélèvements sont pratiqués sur les grands murins : des biopsies (punch de 3mm) et des micro-prélèvements de sang. Les biopsies bilatérales de membrane alaires ou plagiopatagium (Fig. 3.1, gauche), servent à l'extraction génomique d'ADN. Les micro-prélèvements de sang ( $<200\mu\text{l}$ , soit  $<0,85\%$  du poids), obtenus par ponction de la veine inter-fémorale traversant l'uropatagium (Fig. 3.1, droite) servent à l'obtention des transcriptomes. Le choix des sites de biopsie et de ponction ainsi que le volume prélevé suivent les recommandations internationales (Sikes & Gannon, 2011), soit moins de 1,5% du poids de l'animal pour la ponction sanguine. Le choix de la veine brachiale étant sujet à caution et à controverse nous l'avons écarté (Ellison et al., 2006; Racey et al., 2011).

La réalisation régulière (annuellement) de biopsie au niveau des ailes de chiroptère n'altère ni la survie ni le succès reproducteur (Mitchell-Jones & McLeish, 2004). De même, aucun effet adverse n'a pu être mis en évidence du fait de prise de sang sur les chiroptères et aucune différence n'a été noté dans le taux de recapture entre les individus contrôles et les individus prélevés dans des études précédentes (Ellison et al., 2006). Dans notre étude en particulier il n'y a pas eu de différence dans les taux de capture et de survie entre la période avant prélèvement (avant 2013) et après prélèvements (après de 2013), autre que des effets colonie. Aussi, nous pouvons conclure que la capture et les prélèvements n'engendrent pas de risque à cours ou long terme sur la santé des populations suivies. La membrane alaire des chiroptères est réputée pour être l'un des tissus qui cicatrise le plus vite chez les mammifères





FIGURE 3.1 – Cicatrisation 24 jours après biopsie du plagiopatagium (gauche) et prélèvement de sang au niveau de l'uropatagium (droite).

(Fig. 3.1, gauche). Néanmoins si la cicatrisation est incomplète entre 2 séries de biopsie ou si des plaies ou des trous sont observés sur l'aile d'un individu nous ne pratiquons pas de biopsie afin de limiter au maximum les défauts d'aérodynamismes potentiels que pourraient engendrer ce prélèvement. Pour le prélèvement sanguin, l'animal est immobilisé par un opérateur, une épingle stérile 25G est utilisée pour percer la veine inter-fémorale qui est parallèle au tibia sur la partie ventrale de l'uropatagium (queue) chez *Myotis myotis*. La veine est bien visible, présente juste sous la membrane de l'uropatagium. Lorsque le sang perle à la surface de la veine, il est récolté à l'aide de tubes micro-capillaires stériles (Fig. 3.1, droite) ou d'une pipette à usage unique. Les échantillons prélevés sont stabilisés sur place, c'est-à-dire congelés à  $-180^{\circ}\text{C}$  pour ce qui est du sang et stocké dans du silicagel pour les biopsies. L'ensemble de ces échantillons est ensuite traité par les techniques génomiques (extraction et séquençage) au laboratoire de l'université de Dublin.

## 3.2 Résultats

Les chiroptères constituent un modèle idéal pour étudier les mécanismes moléculaires du vieillissement qui restent largement incompris et discutés (Gladyshev, 2016; Kirkwood, 2005; López-Otín et al., 2013), car elles constituent

un contre-exemple des théories du vieillissement. Par exemple, la théorie radicalaire (Harman, 1956) prédit que plus la taille d'un organisme est faible plus son métabolisme est élevé et plus sa durée de vie est courte. Or, avec un poids comparable (25gr), l'espérance de vie du Grand Murin est 10 fois supérieur à celui d'une souris Fig. 3.2).

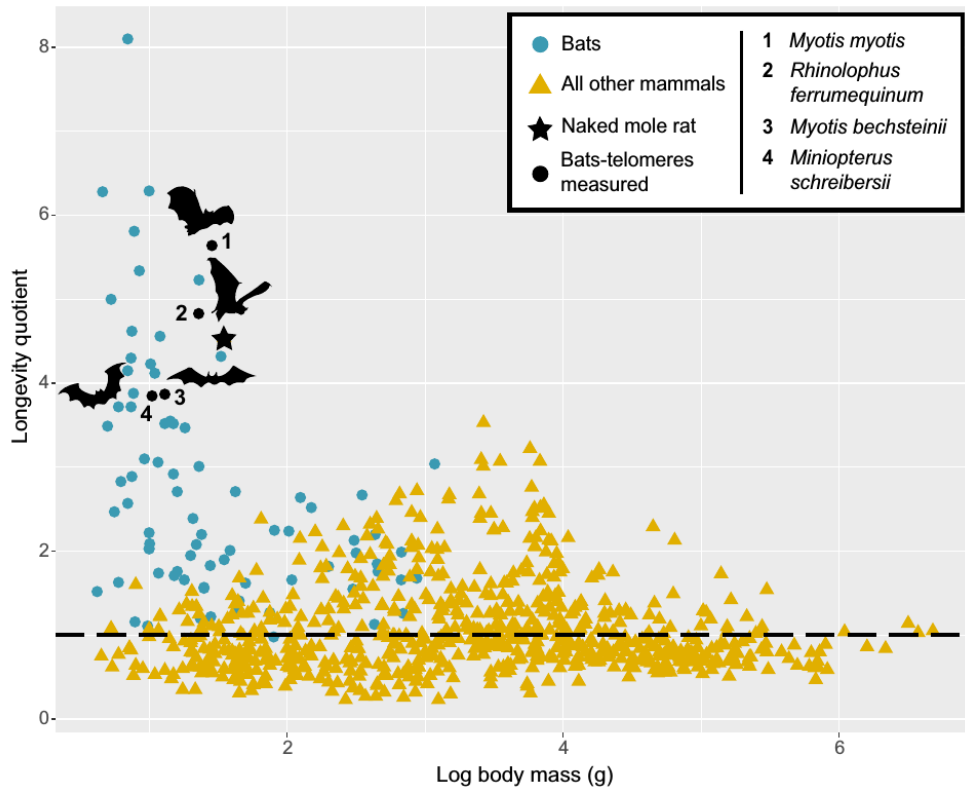


FIGURE 3.2 – Longévité des mammifères en fonction de leur masse corporelle.

L'étude actuelle menée sur le Grand Murin en collaboration avec E. Tee-ling, S. Puechmaille et É. Petit est la première étude longitudinale (>5 ans) qui s'intéresse aux changements moléculaires liés à l'âge chez les chiroptères sauvages. Elle permet d'obtenir un aperçu inégalé des facteurs à la base de la longévité extraordinaire de ces animaux mais aussi des mécanismes de leur survie et de leur santé.

Grâce aux données collectées par Bretagne-Vivante depuis le début de l'étude (marquage et suivi des individus) et aux échantillons biologiques (sang et tissus) des résultats prometteurs ont pu être publiés (Foley et al., 2018; Huang et al., 2016b; Jebb et al., Pre-print). Au cours de cette étude il a été notamment montré pour la première fois que des micro-prélèvements de

sang (<200µl) suffisaient à détecter l'essentiel des transcriptomes d'un individu, c'est-à-dire de l'ADN circulant qui code pour les protéines actives dans l'ensemble de son organisme (Huang et al., 2016a). La mise au point de techniques génomiques innovantes a ainsi permis d'obtenir les analyses de transcriptomes pour lesquels il fallait utiliser auparavant des méthodes létales consistant à échantillonner chaque organe. Ces avancées technologiques permettent ainsi d'aller plus loin dans la recherche tout en garantissant l'intégrité des populations sauvages prélevés.

L'analyse des échantillons année après année sur les mêmes individus à l'aide de séquenceurs de dernière génération a permis de découvrir certains processus moléculaires liés à l'âge. Puisque le marquage a commencé en 2010, les échantillons récoltés jusqu'à 2017 correspondent à des individus de 0 (année de naissance) à plus de 8 ans, pour les adultes marqués en 2010. Cette demande a pour objectif de prolonger l'échantillonnage encore 4 ans afin d'obtenir des résultats s'étalant sur environ le 1/3 de l'espérance de vie maximale du Grand Murin, i.e. de 0 à au moins 12 ans (2010-2021).

Malgré un échantillonnage seulement sur les premiers stades de vie (0-8+) les résultats montrent que le profil de vieillissement du genre *Myotis* est différent des mammifères de même taille. Par l'utilisation de méthodes de génomique comparative et des analyses des transcriptomes (ARN codant pour les protéines), nous avons pu montrer que les mécanismes impliqués dans la réparation de l'ADN, la suppression des cancers, l'autophagie sont sous des pressions de sélection différentes chez le genre *Myotis* comparé à d'autres mammifères et sont sur-exprimés (Huang et al., 2016b; Jebb et al., Preprint). Par ailleurs, les niveaux d'inflammation n'augmentent pas avec l'âge chez les chiroptères, contrairement aux autres mammifères, mais un déclin des fonctions mitochondriales est par contre observé comme chez les autres mammifères. L'étude des transcriptomes sanguins dans les populations sauvages de chiroptères peut donc permettre de mettre à jours les mécanismes sous-jacents qui expliquent la longévité de ces espèces. De plus, les télomères qui sont les extrémités protectrices des chromosomes des organismes eucaryotes et qui typiquement se raccourcissent à chaque division cellulaire, limitant ainsi l'espérance de vie, n'ont pas montré de raccourcissement avec l'âge chez les *Myotis* (Foley et al., 2018). Cependant, dans d'autres genres de chauve-souris, comme chez les Rhinolophidae, ils raccourcissent avec l'âge ce qui montre que plusieurs mécanismes de longévité ont évolué au sein des chiroptères (Foley et al., 2018). Cependant cette étude manque d'échantillons d'individus âgés pour aller plus loin dans ces analyses.

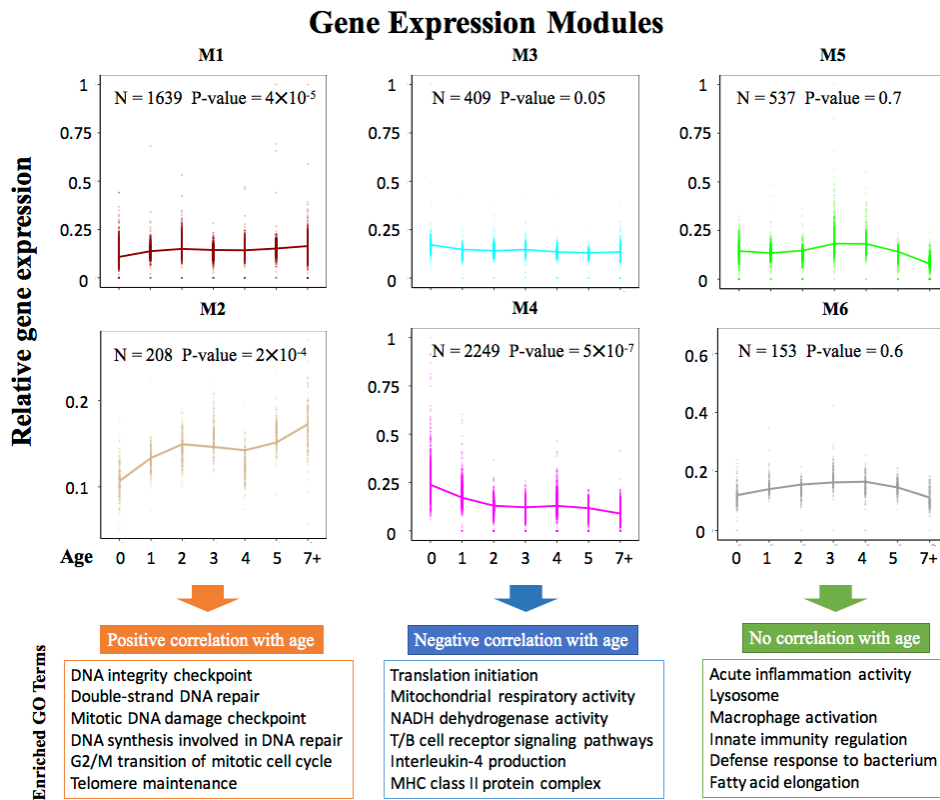


FIGURE 3.3 – **Profil d'expression des gènes en fonction de l'âge (0-7+), données non-publiées.** N indique le nombre de gènes dans chacun des 6 modules (M) et P-value indique la significativité de la corrélation avec l'âge. Les modules M1 et M2 sont positivement corrélés avec l'âge (l'expression des gènes augmente avec l'âge) et les modules M3 et M4 sont négativement corrélés avec l'âge (l'expression des gènes diminuent avec l'âge) alors que les modules M5 et M6 ne sont pas corrélés avec l'âge. L'effet de l'expression des gènes testés est indiqué en dessous.

Les objectifs dans l'avenir sont de poursuivre ces explorations afin de comprendre les changements dans l'expression des transcriptomes (Fig. 3.3), les fonctions mitochondriales et le maintien de la longueur des télomères en lien avec l'âge chez le Grand Murin. À terme, ces études pourraient avoir des implications importantes en médecine humaine pour résoudre les troubles liés au vieillissement des populations dont les coups sociaux sont croissants. Par ailleurs, l'absence de corrélation entre l'activité inflammatoire et l'âge pourrait également être un facteur de longévité. Parmi les adaptations propices à un allongement non délétère de la vie chez les chiroptères, la réponse in-

### *CHAPITRE 3. PROCESSUS MOLÉCULAIRES DU VIEILLISSEMENT*<sup>44</sup>

flammatoire et son contrôle face aux pathogènes constitue une nouvelle voie d'étude.

## Chapitre 4

# Épidémiosurveillance de la Rage

### 4.1 Méthode

Deux types de micro-prélèvements sont pratiqués sur les grands murins : des écouvillons buccaux et des micro-prélèvements de sang. Les écouvillons permettent de récolter de la salive, ils sont ensuite conservés dans du "RNAlater" permettant la stabilisation de l'ARN, puis congelés avant d'être analysés au laboratoire spécialisé de l'ANSES à Nancy.

### 4.2 Résultats

Les micro-prélèvements de salive effectués dans le cadre de l'épidémiosurveillance active de la rage en collaboration avec le laboratoire de l'ANSES Nancy n'ont pas permis de mettre en évidence ni des particules virales infectieuses ni de l'ARN viral chez les Grands Murins de l'étude. Cependant, les analyses sérologiques effectuées sur les micro-prélèvements sanguins ont mis en évidence une circulation d'anticorps anti-EBLV-1b (European Bat Lyssavirus de type 1), anti-EBLV-2 (European Bat Lyssavirus de type 2) parmi la population de Grands Murins testés.

On peut donc supposer que ces individus ont été en contact avec ces virus mais qu'ils ne l'excrétaient pas, en tout cas au moment du prélèvement. Il est très difficile de mettre en évidence l'excrétion du virus rabique chez les chiroptères, car la période d'excrétion est ponctuelle (agirait en éclipse), correspond à la virémie, et de courte durée. Aussi il n'est pas possible pour l'instant de connaître le rôle du Grand Murin dans la circulation du virus rabique : il peut aussi bien être un réservoir et donc potentiellement un vecteur comme un cul de sac épidémiologique et donc se débarrasser du virus sans en être affecté. C'est plutôt la deuxième hypothèse qui prévaut pour

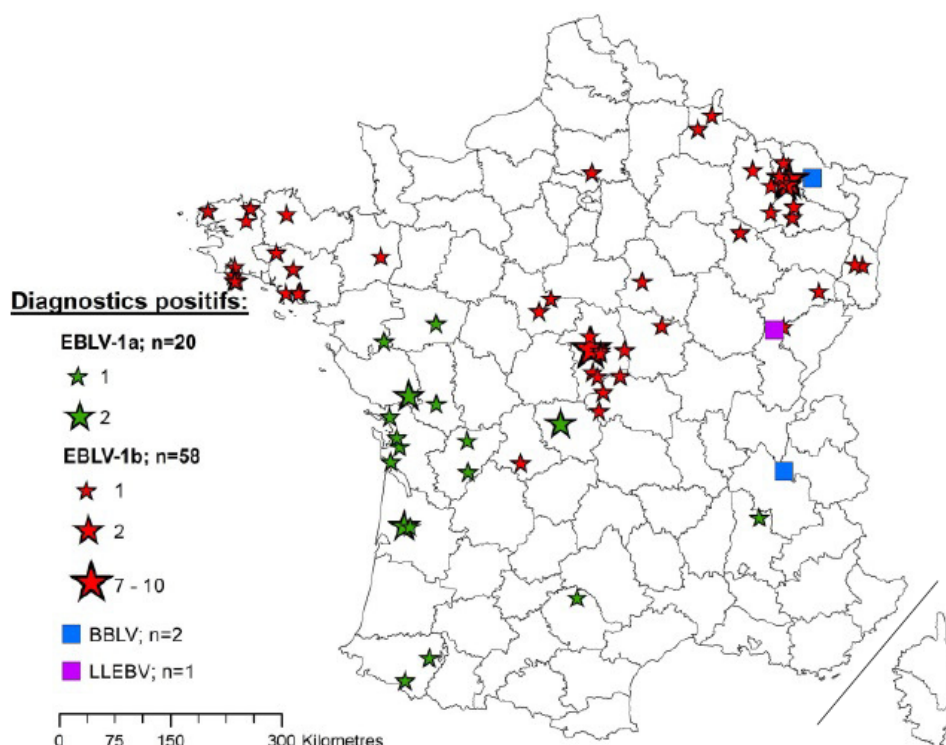


FIGURE 4.1 – Répartition géographique des cas de rage diagnostiqués sur chauve-souris en France métropolitaine de 1989 à 2017.

l'instant étant donné les très forts titres sérologiques chez certains individus et l'absence de morbidité ou de mortalité constaté dans les colonies concernées à la même période.

Néanmoins, les deux colonies les plus touchées, selon nos prélèvements, sont Béganne et la Roche Bernard, dont la première montre une sévère décroissance de ses effectif et l'autre montre également une diminution modérée depuis 3 ans. Il est prématuré de voir une relation entre la circulation du virus et la dynamique de ces populations du fait, comme précisé auparavant, de l'absence de mortalité observée directement dans ses colonies. Alors que les épisodes de virémie (mise en évidence du virus dans ce cas) chez la Sérotine Commune (*Eptesicus serotinus*), sur une colonie suivie en Moselle, se soldent par de la mortalité anormale dans les colonies. Les deux espèces de Lyssavirus étant différent, entre la Sérotine Commune et le Grand Murin, et le manque de données, rendent impossible actuellement la comparaison de leur pathogénie.

Cependant le virus EBLV-1b est bien présent en Bretagne (Fig. 4.1), il n'est donc pas étonnant qu'il circule. De plus la Séroline commune, qui est l'une des deux espèces les plus touchées en France, partage fréquemment les mêmes gîtes de reproduction que le Grand Murin et ce qui pourrait favoriser la circulation entre les deux espèces. Par ailleurs, pour la première fois en France des anticorps anti-EBLV-2 ont été mis en évidence sans qu'à ce jour le virus ne soit officiellement détecté (Servat et al., 2018). Ceci laisse présager la présence de ce virus sur le territoire national, bien qu'officiellement à ce jour aucun chiroptère infecté par le lyssavirus EBLV-2 n'a pu être diagnostiqué positif. Par ailleurs, ce virus a été mis en évidence dans 6 pays d'Europe (Norvège, Finlande, Allemagne, Royaume-Uni, Pays-Bas et Suisse) essentiellement sur 2 espèces : le Murin de Daubenton (*Myotis daubentonii*) et dans une moindre mesure, sur le Murin des Marais (*Myotis dasycneme*). Il s'agit donc de la première mise en évidence de la circulation de ce virus sur le Grand Murin sur le territoire métropolitain. Deux hypothèses se posent dans ce contexte soit le Grand Murin n'est pas affecté par ce virus et s'en débarrasse grâce à son système immunitaire d'où la difficulté de le mettre en évidence directement sur cette espèce (Servat et al., 2018), soit il s'agit d'une nouvelle espèce de Lyssavirus qui présente une réaction croisée de ces antigènes de capsid avec l'EBLV-2. Cette hypothèse peut être justifiée par le fait que depuis 2011, deux nouvelles espèces de Lyssavirus ont été montrés circulant sur le territoire métropolitain, à savoir : les virus Bokeloh bat Lyssavirus (BBLV) chez le Murin de Natterer (*Myotis Nattereri*) et le virus Lleida Bat Lyssavirus (LLEBV) chez le Minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersii*).

Pour toutes ces raisons, l'ANSES Nancy est particulièrement intéressée par la poursuite de la surveillance active de la rage (par réalisation de micro-prélèvements de sang, salive et associés à des prélèvements de guano) sur les colonies suivies dans le cadre de ce projet. De plus, en raison de l'autorisation nationale portant sur des chiroptères permettant la réalisation de micro-prélèvements biologiques sur l'ensemble du territoire nationale obtenue par l'ANSES en 2018 (voir document joint) par capture/relâcher sur site des animaux, Frédéric Touzalin sera mandaté pour pratiquer des micro-prélèvements de salive et de sang dans le cadre de la surveillance active de la rage des chiroptères (attribution de niveau 4).



## Conclusion et perspectives

Cette première phase d'étude a permis d'estimer les paramètres démographiques pour 4 colonies et de fait d'établir la dynamique de ces populations. Les évolutions contrastées des effectifs de ces diverses populations à une échelle aussi locale ( $< 20\text{km}$  entre les colonies) ne peuvent s'expliquer que par l'interaction de plusieurs facteurs (climatiques et environnementaux). Les saisons particulièrement froides et pluvieuses, affectent défavorablement à la fois la technique de chasse, l'abondance et l'accessibilité des proies.

La surface de boisement à proximité des colonies ainsi que leur fragmentation apparaissent comme des facteurs limitant de la croissance des populations. Les prairies paraissent dans ce contexte un habitat de chasse compensatoire et un lien entre la proportion de prairies, notamment de prairies temporaire, et la dynamique de certaines colonies semble se dessiner. Les prairies de fauche qui peuvent ponctuellement fournir d'abondantes ressources de nourriture pourraient palier au défaut de boisement dans la mesure où elles sont plus abondantes que les cultures annuelles. Des interactions complexes entre prairie, culture et trame bocagère influencent la dynamique et la diversité des peuplements de carabe ce qui peut impacter de façon non négligeable la ressource disponible pour le Grand Murin.

La composition de l'habitat dans le rayon de chasse du Grand Murin participe aux processus de régulation locaux et puissants qui sont à l'œuvre au regard de la dynamique des populations étudiées et notamment sur celle de Béganne qui a connu de fortes variations ces deux dernières décennies. Les habitats forestiers comme agricoles jouent probablement un rôle important dans ces dynamiques. Les prairies jouent un rôle compensatoire mais probablement limité lorsque les milieux forestiers sont insuffisant. La ressource alimentaire étant plus stable et plus prévisible dans les milieux forestiers et notamment les boisements anciens ( $> 100\text{ans}$ ) que dans les zones agricoles, la disponibilité est ponctuelle et plus variable selon les pratiques notamment.

Pour aller plus loin dans la compréhension de l'utilisation de l'habitat et de son rôle dans la régulation des dynamiques de population, la capture et le radio-tracking s'avèrent insuffisants. Les méthodes les plus pertinentes néces-

sitent l'utilisation de GPS et de manière concomitante l'analyse du régime alimentaire ainsi que la détermination de la dynamique des proies. Ces techniques sont actuellement en plein développement et doivent être envisagées dans l'avenir. La miniaturisation des GPS à déjà permis son usage sur cette espèce et les méthodes de génétique permettent maintenant l'identification des proies par le guano de façon plus précise que la dissection à la loupe binoculaire. Ces deux techniques permettraient notamment d'identifier les surfaces individuelles de chasse, les différents milieux et ressources exploitées. Elles nécessitent un plus faible nombre d'individus capturés pour des résultats plus précis et plus complets que les autres méthodes.

Les approches moléculaires du vieillissement ont permis d'identifier une partie du mécanisme moléculaire qui donne aux espèces de chauves-souris longévives leur durée de vie extraordinaire par rapport aux autres animaux. Le rôle des structures protectrices à l'extrémité des chromosomes, appelées télomères, a notamment été mis en évidence chez la Grand Murin. D'autres mécanismes tels que l'activation de gènes impliqués dans la réparation de l'ADN, dans la vérification de son intégrité, dans la lutte contre l'oxydation ou encore la réduction de la production de médiateurs de l'inflammation avec l'âge. Cependant pour mieux comprendre ces phénomènes comme pour mieux établir les paramètres démographiques de ces populations il est nécessaire d'échantillonner des individus âgés, ce qui nécessite de poursuivre l'étude car à l'heure actuelle la plus ancienne cohorte de juvéniles marqués n'a que 7 ans.

Dans le cadre de l'épidémiologie active de la rage, l'équipe du laboratoire de l'ANSES de Nancy a mis en évidence la circulation d'un lyssavirus non encore mis en évidence en France (EBLV-2), par la présence d'anti-corps dans des micro-prélèvements de sang. Très peu de choses sont connues sur ce virus à l'heure actuelle bien qu'il soit maintenant identifié dans 6 pays européens. Le rôle joué par le Grand Murin dans le cycle épidémiologique de ce virus reste inconnu car c'est la première fois qu'il est observé chez cette espèce. La confusion avec un nouveau virus reste possible. Le Grand Murin semble peu affecté malgré des taux sériques très élevés, ce qui pourrait faire de lui un simple cul de sac épidémiologique. Mais le fait que les populations qui montrent un déclin présente la plus forte prévalence pourrait indiquer un effet indirect sur la productivité par exemple. Dans ce contexte la poursuite du suivi de ce virus et son identification précise semblent indispensables.

## Annexe A

### Régime alimentaire

Espèce	Tchécoslovaquie	Suisse	France	Allemagne
<i>Abax ater</i>		X		X
<i>Abax ovalis</i>				X
<i>Abax parallelus</i>				X
<i>Abax parallelepipedus</i>			X	
<i>Agonum mulleri</i>		X		
<i>Anisodactylus binotatus</i>			X	
<i>Carabus auratus</i>			X	
<i>Carabus auronitens</i>		X	X	X
<i>Carabus cancellatum</i>	X			X
<i>Carabus coriaceus</i>		X		
<i>Carabus glabratus</i>	X			
<i>Carabus granulatus</i>		X		
<i>Carabus hortensis</i>	X			
<i>Carabus intricatus</i>	X		X	
<i>Carabus irregularis</i>		X		
<i>Carabus monilis</i>			X	X
<i>Carabus nemoralis</i>	X	X	X	X
<i>Carabus problematicus</i>			X	X
<i>Carabus purpurascens</i>			X	
<i>Carabus violaceus</i>	X	X		
<i>Chlaenius sp.</i>	X			
<i>Cychrus attenuatus</i>	X		X	
<i>Cychrus caraboides</i>				X
<i>Harpalus sp.</i>	X			
<i>Loricera pilicornis</i>		X		
<i>Molops sp.</i>	X			
<i>Nebria brevicollis</i>		X	X	X
<i>Omaseidus vulgare</i>			X	
<i>Plastysma vulgare</i>			X	
<i>Platynus assimilis</i>		X		
<i>Pseudophonus pubescens</i>			X	
<i>Pseudophonus rufipes</i>			X	
<i>Pterostichus cristatus</i>			X	
<i>Pterostichus metallicus</i>	X	X		X
<i>Pterostichus madidus</i>			X	
<i>Pterostichus niger</i>	X			
<i>Pterostichus vulgaris</i>	X			
<i>Steropus madidus</i>			X	

TABLE A.1 – **Présence des *Carabidae* dans le guano de Grand Murin.**  
Synthèse des espèces identifiées par pays, d'après Roué & Barataud (1999)

## Annexe B

# Cartographie des territoires de chasse

### B.1 Les surfaces cultivées

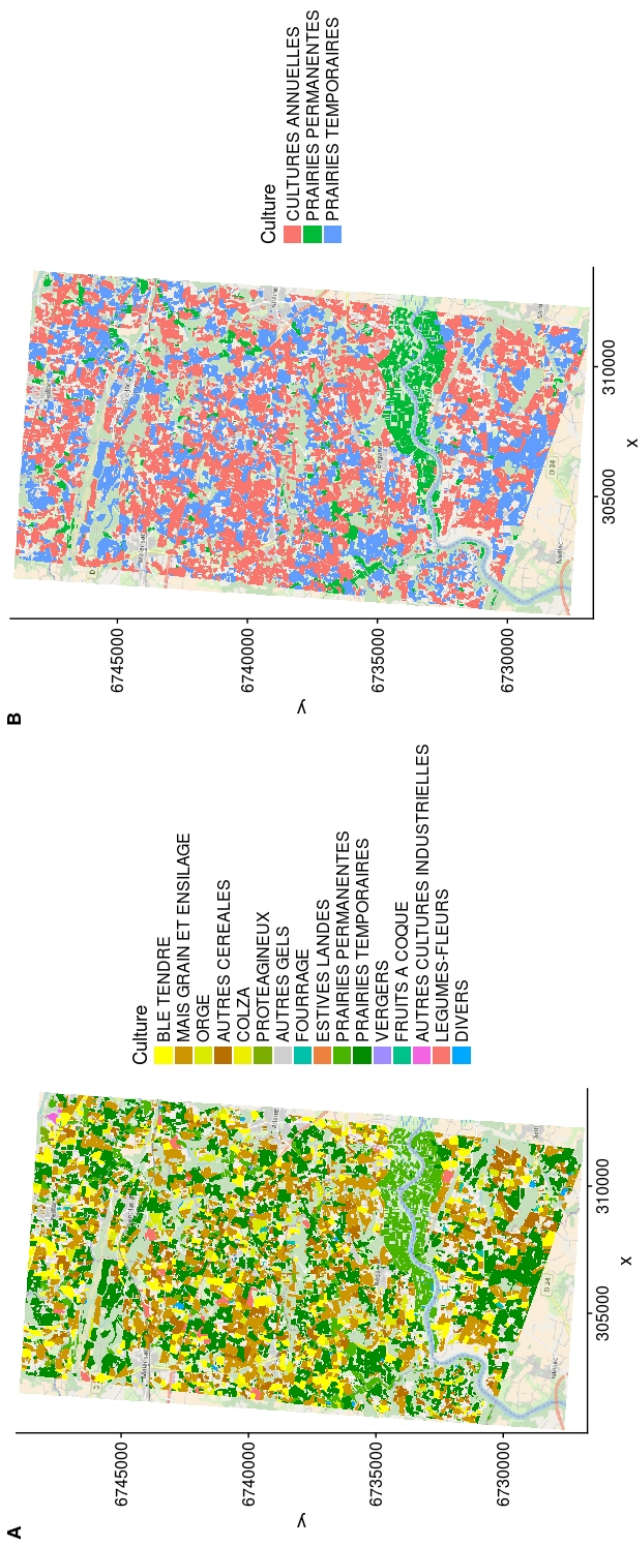


FIGURE B.1 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Béganne en 2011. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

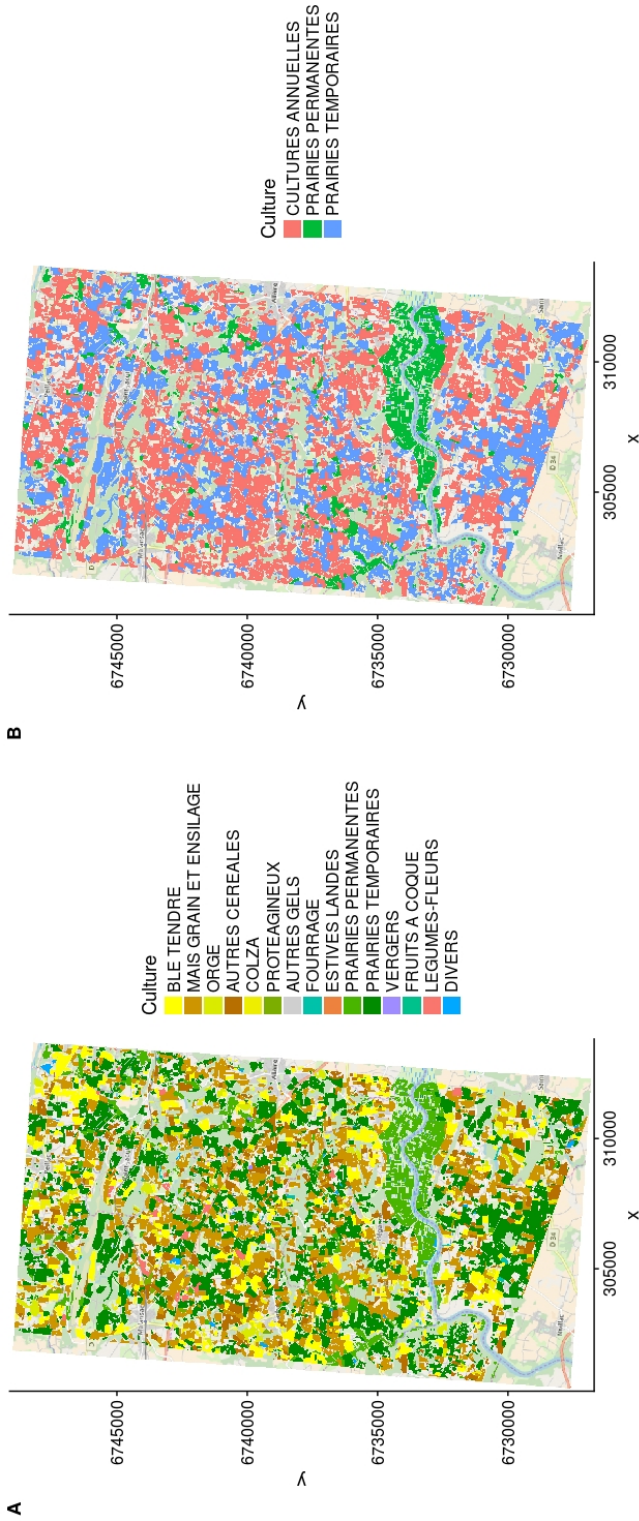


FIGURE B.2 – Typologie des cultures du territoire de chasse de la colonie de Béganne en 2012. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

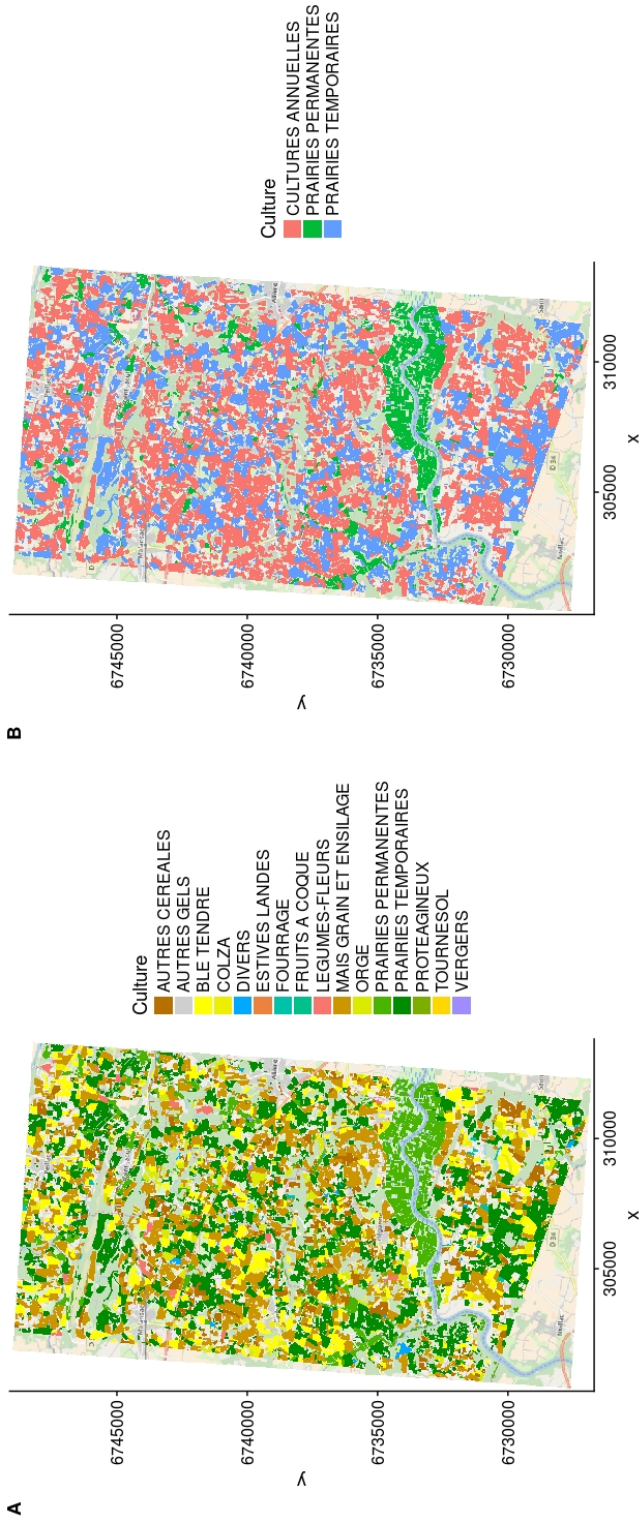


FIGURE B.3 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Béganne en 2013. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.



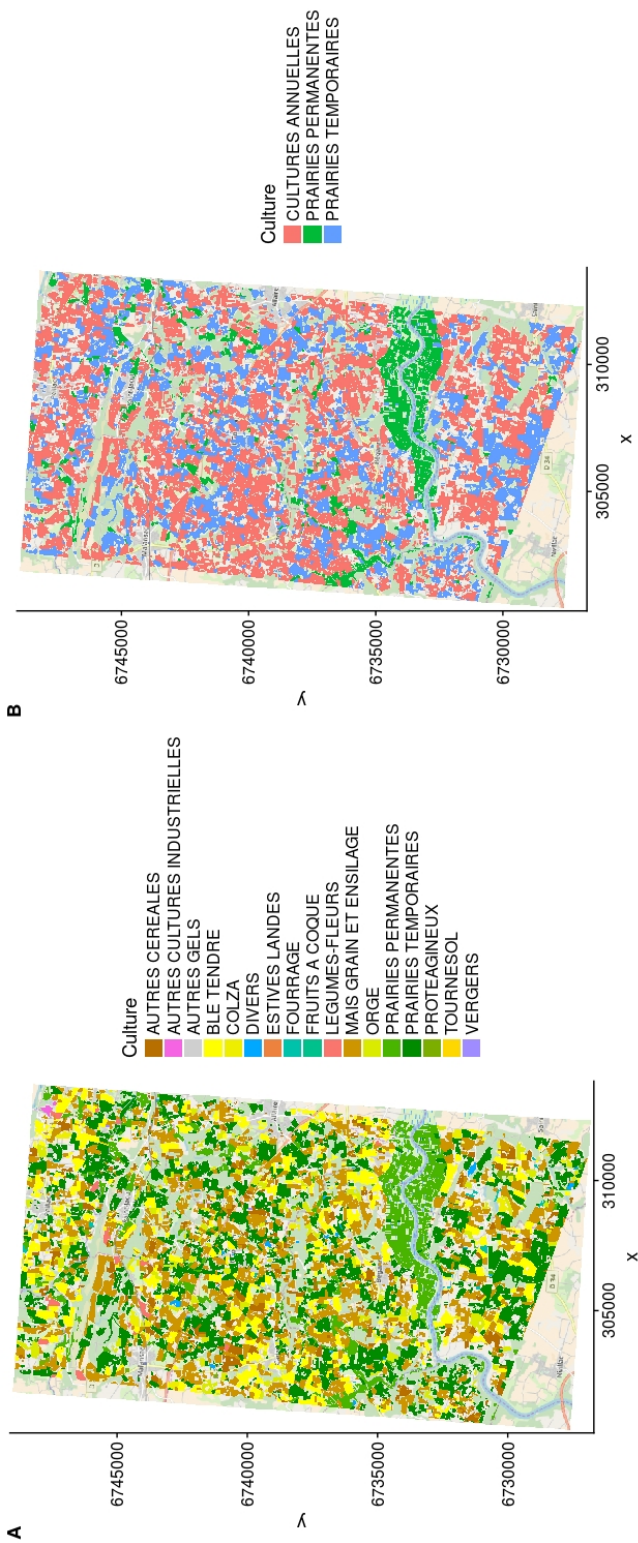


FIGURE B.4 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Bégonne en 2014. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

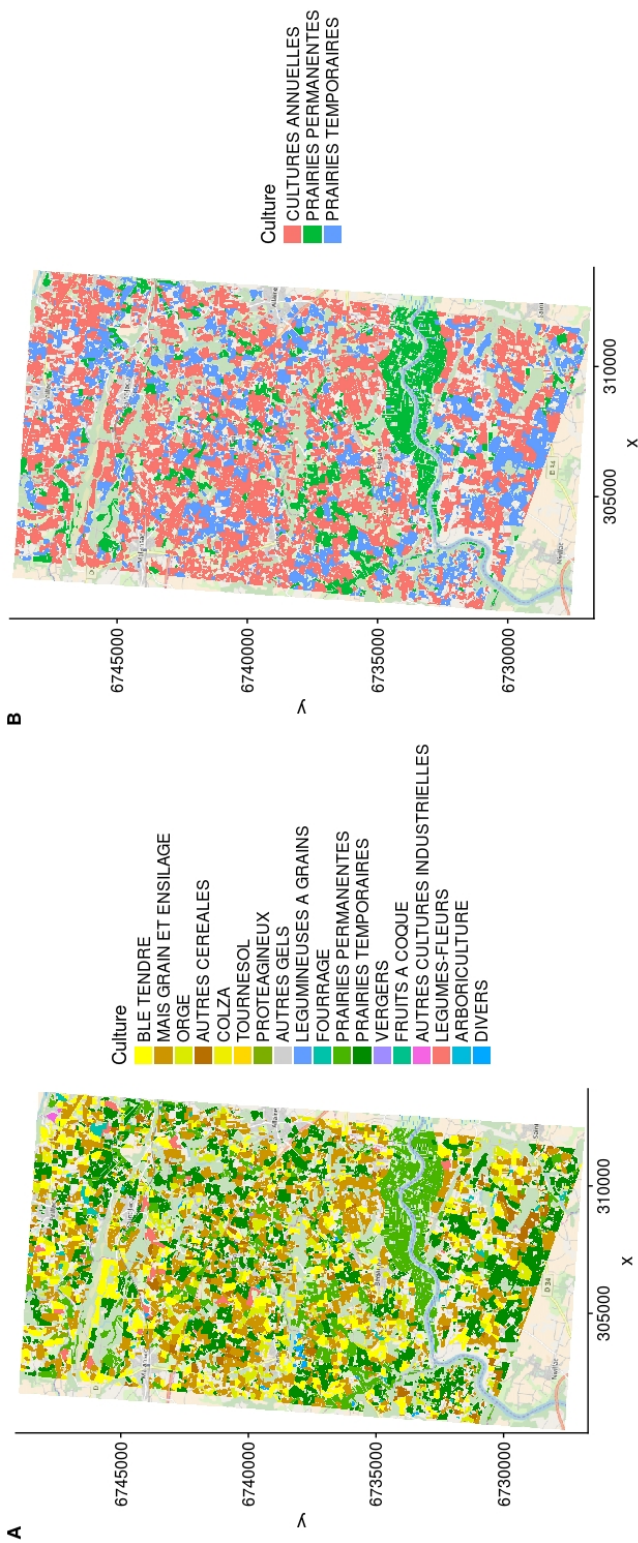


FIGURE B.5 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Béganne en 2015. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.



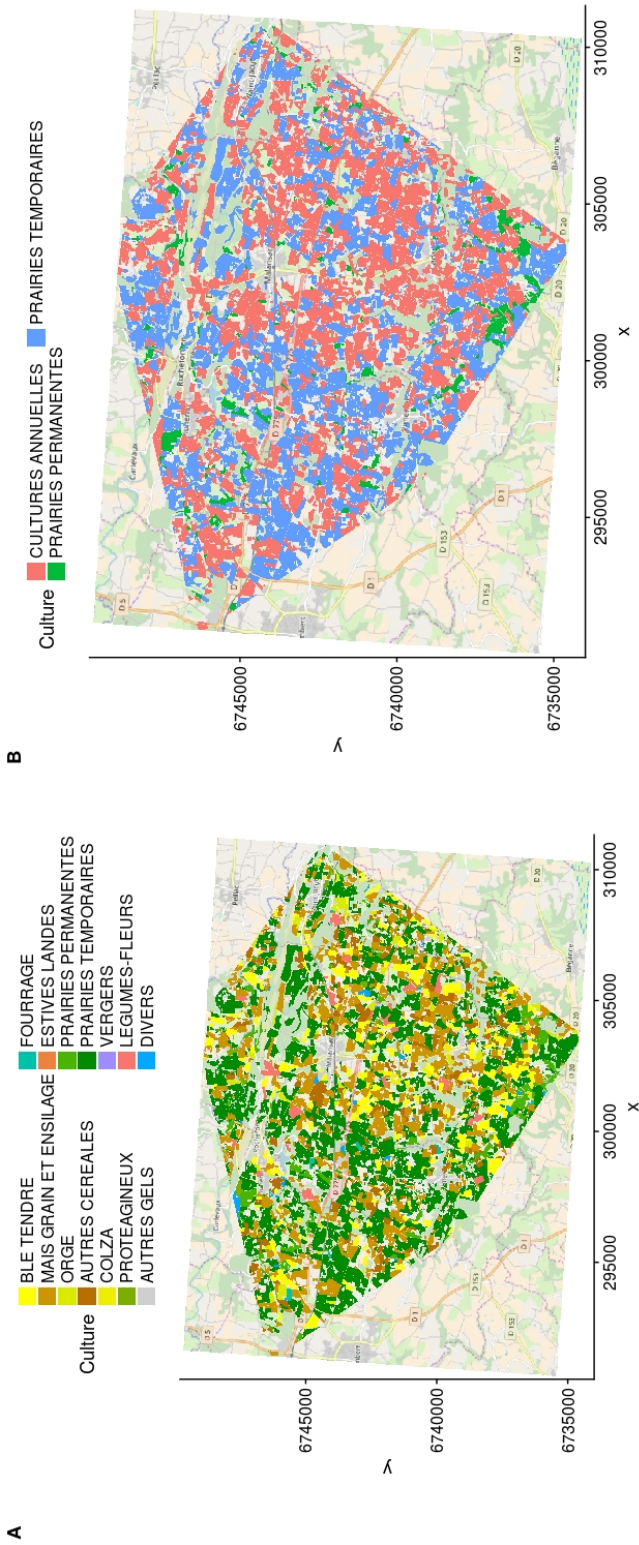


FIGURE B.7 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Limerzel en 2011. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.



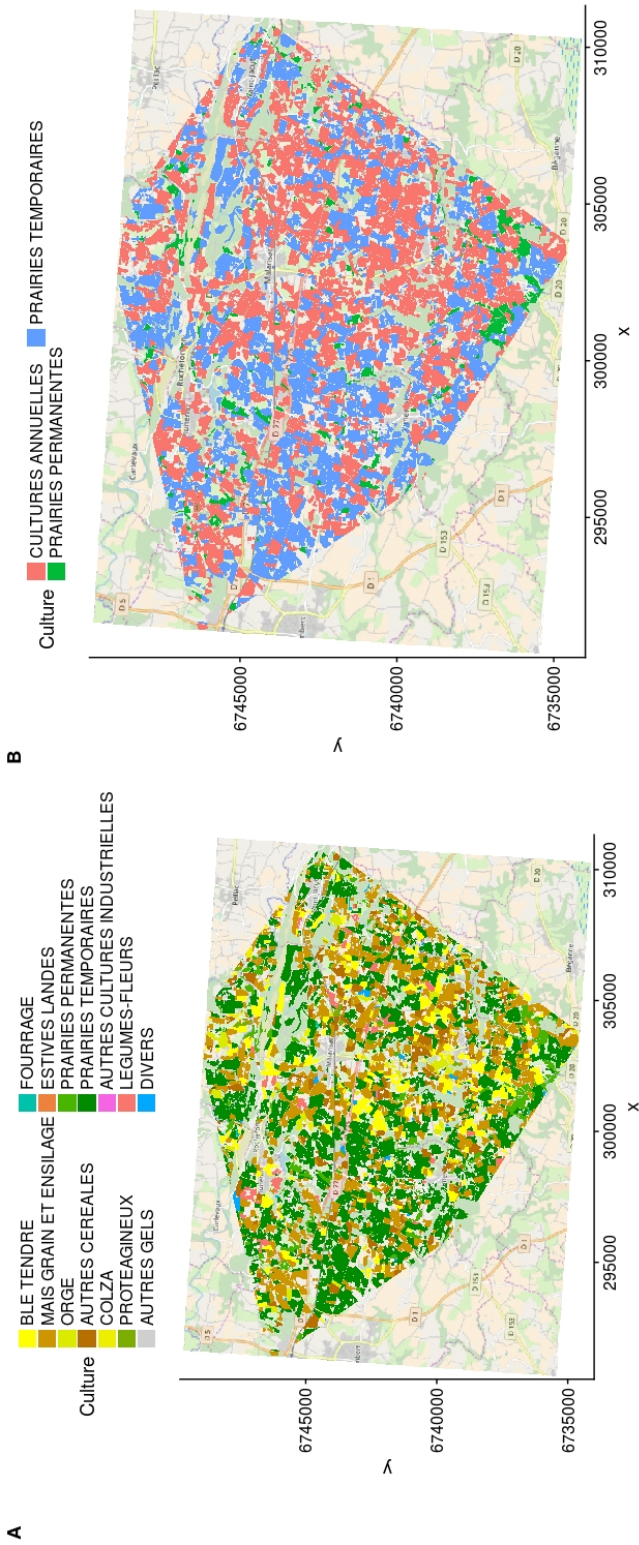


FIGURE B.8 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Limerzel en 2012. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

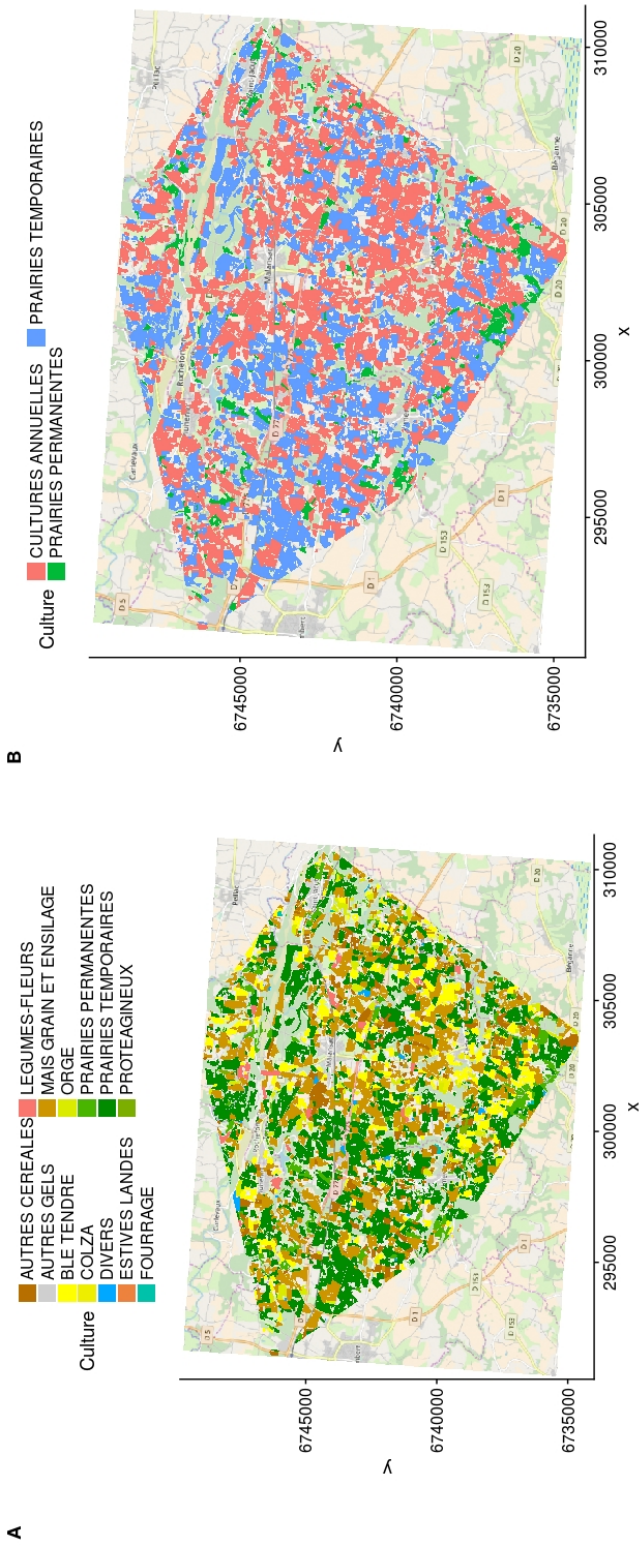


FIGURE B.9 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Limerzel en 2013. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

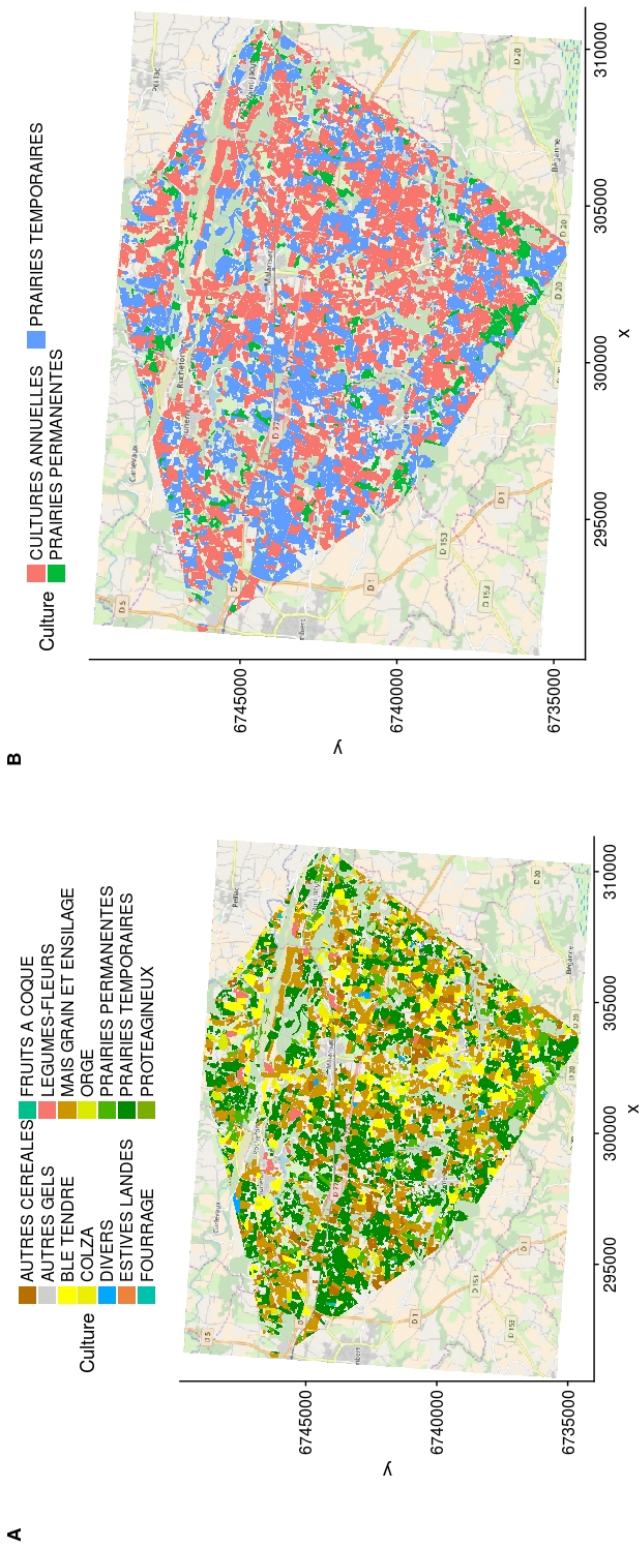


FIGURE B.10 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Limerzel en 2014. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.



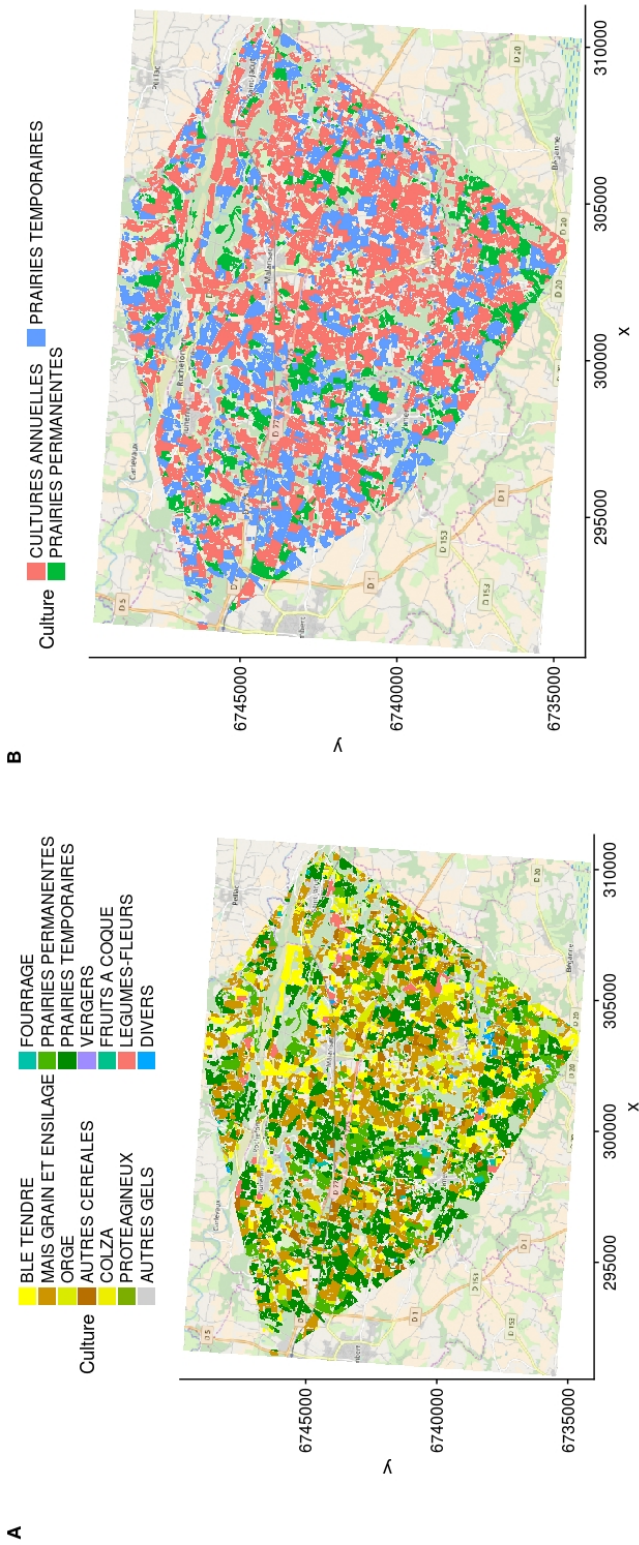


FIGURE B.11 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Limerzel en 2015. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.





FIGURE B.12 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Limerzel en 2016. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

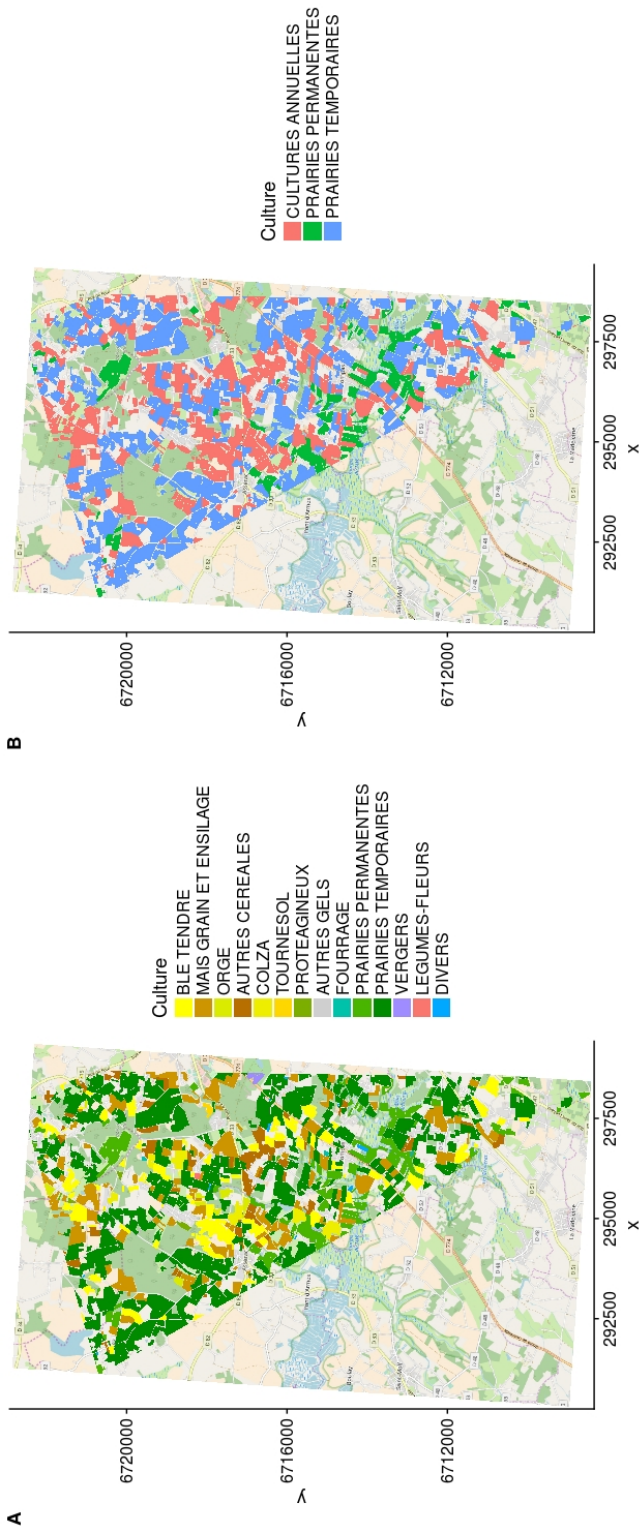


FIGURE B.13 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Férel en 2012. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

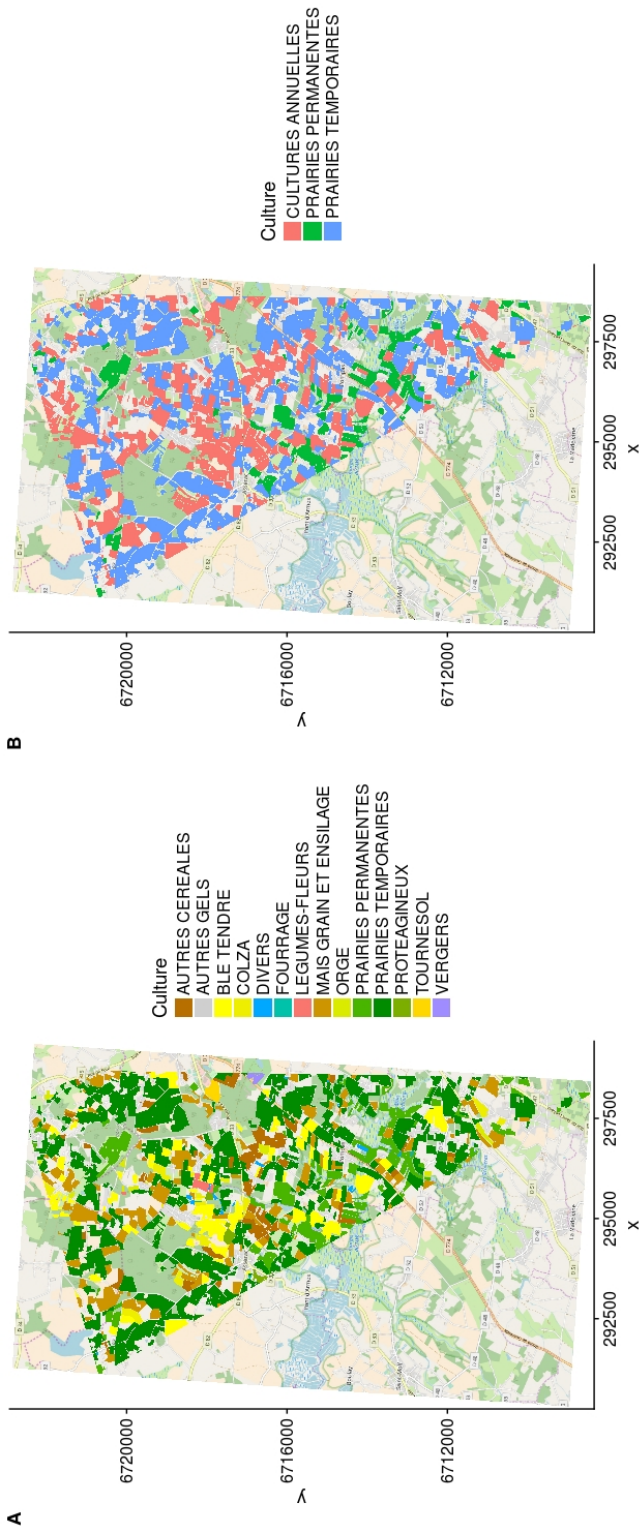


FIGURE B.14 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Férrel en 2013. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

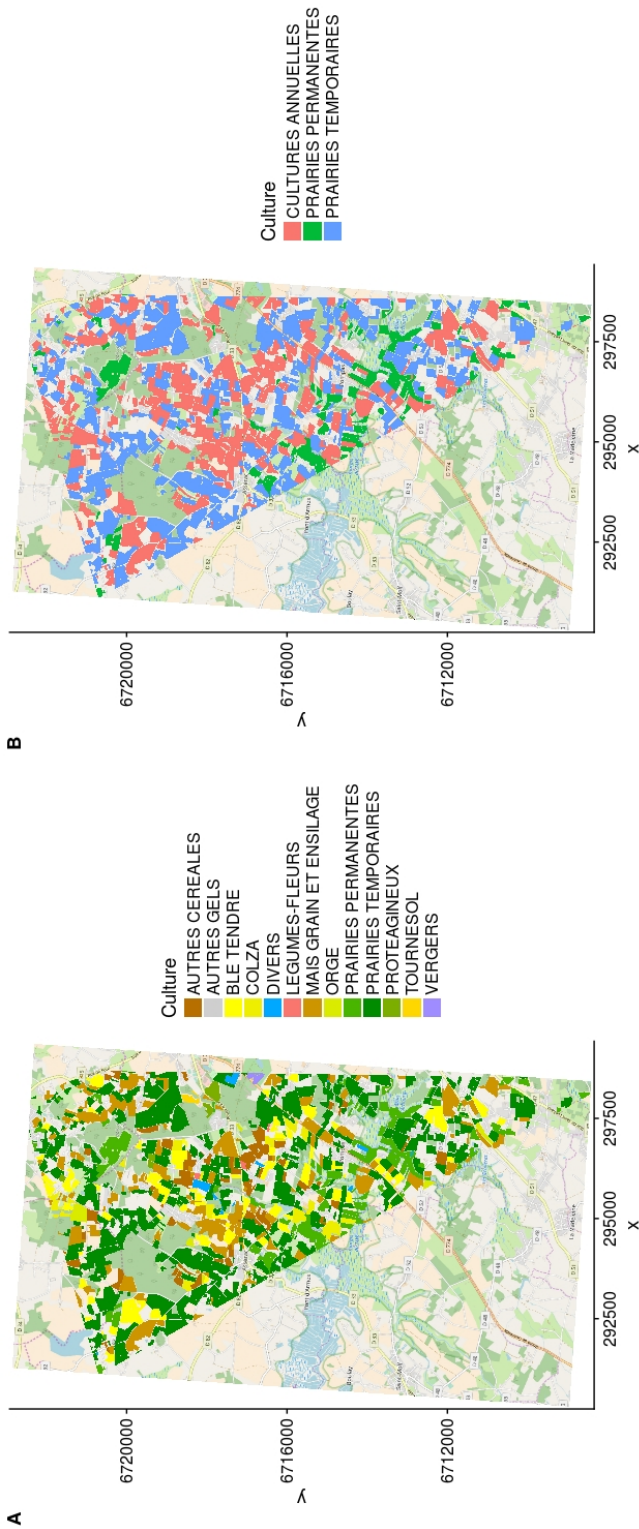


FIGURE B.15 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Férel en 2014. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.



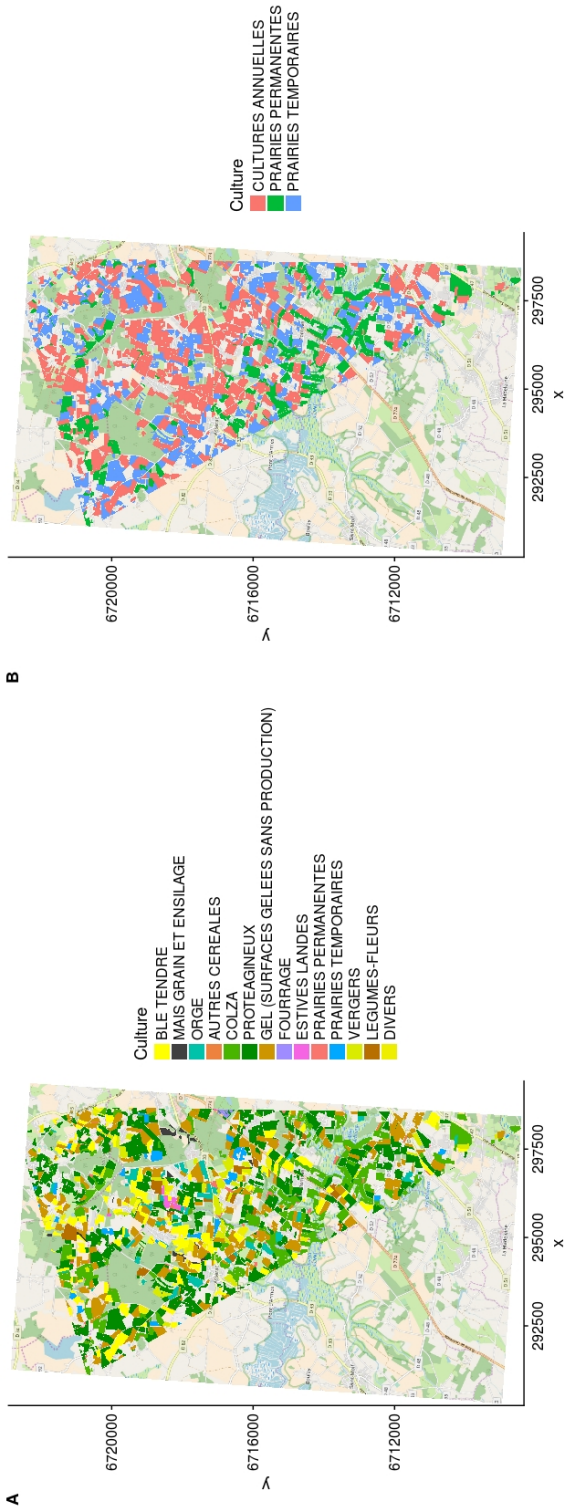


FIGURE B.16 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Férel en 2015. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

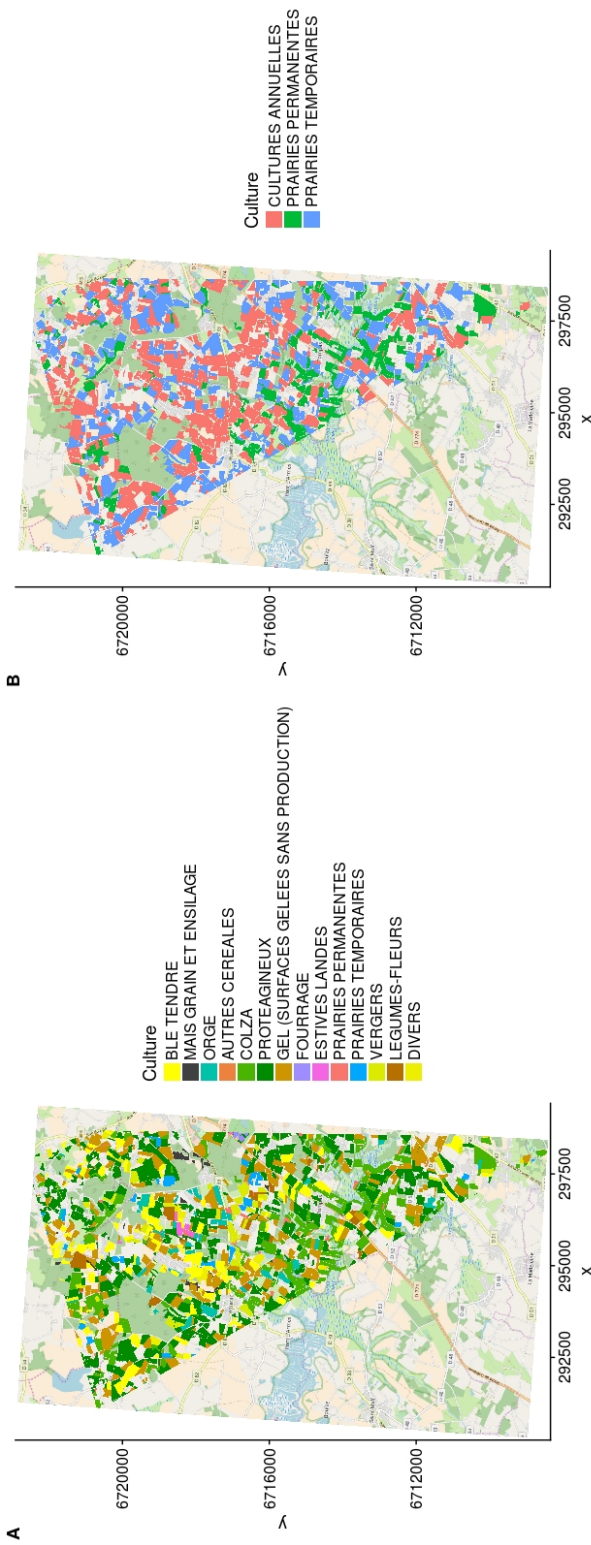


FIGURE B.17 – Typologie des culture du territoire de chasse de la colonie de Férel en 2016. A : typologie RPG détaillée; B : typologie simplifiée par regroupement de l'ensemble des cultures annuelles.

## **B.2 Les boisements**

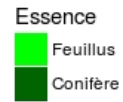


FIGURE B.18 – Typologie des boisements du territoire de chasse de la colonie de Férel. En rouge, le contour minimum du territoire de chasse.



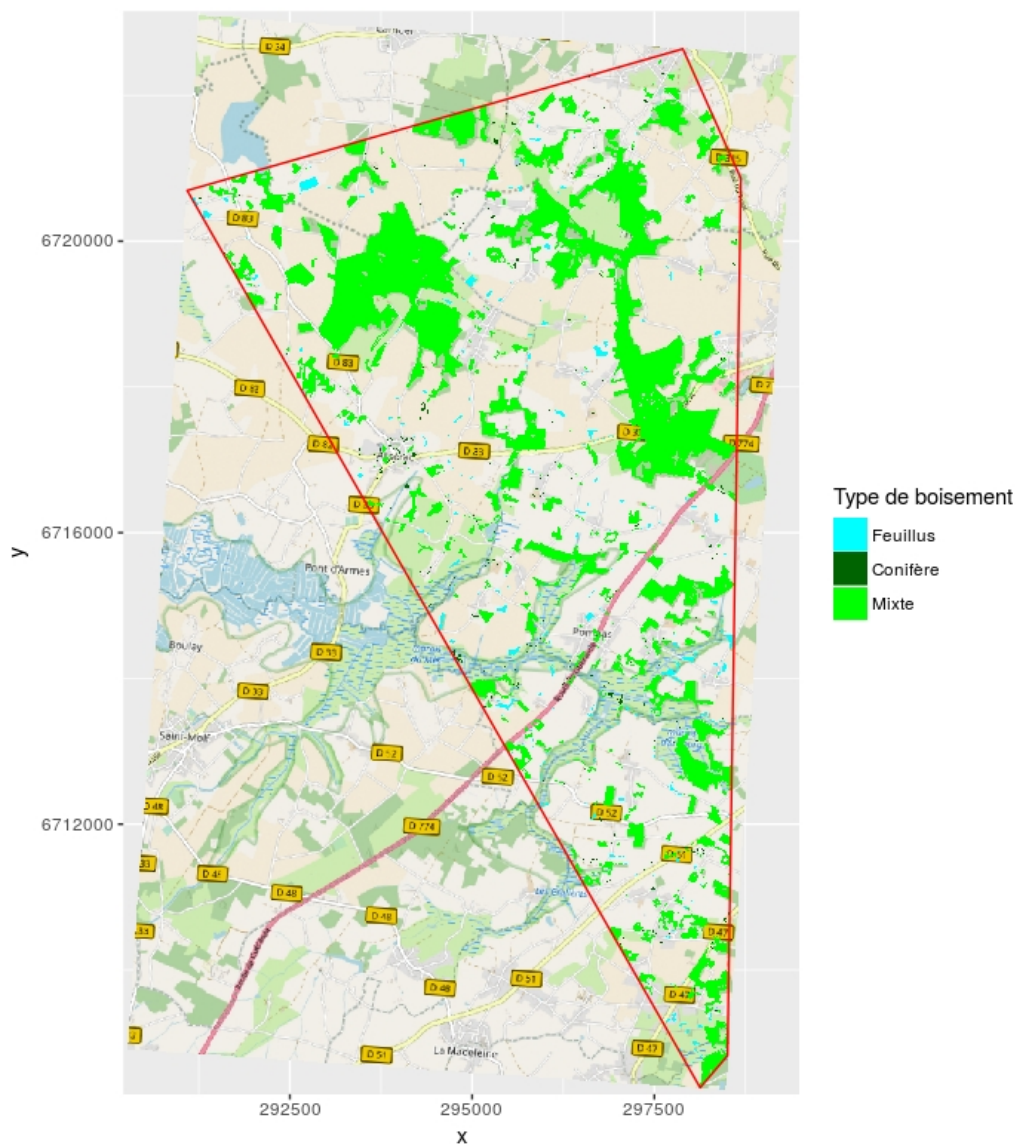


FIGURE B.19 – Typologie des boisements du territoire de chasse de la colonie de Férél. En rouge, le contour minimum du territoire de chasse.



FIGURE B.20 – **Composition des boisements du territoire de chasse de la colonie de Béganne.** En rouge, le contour minimum du territoire de chasse.

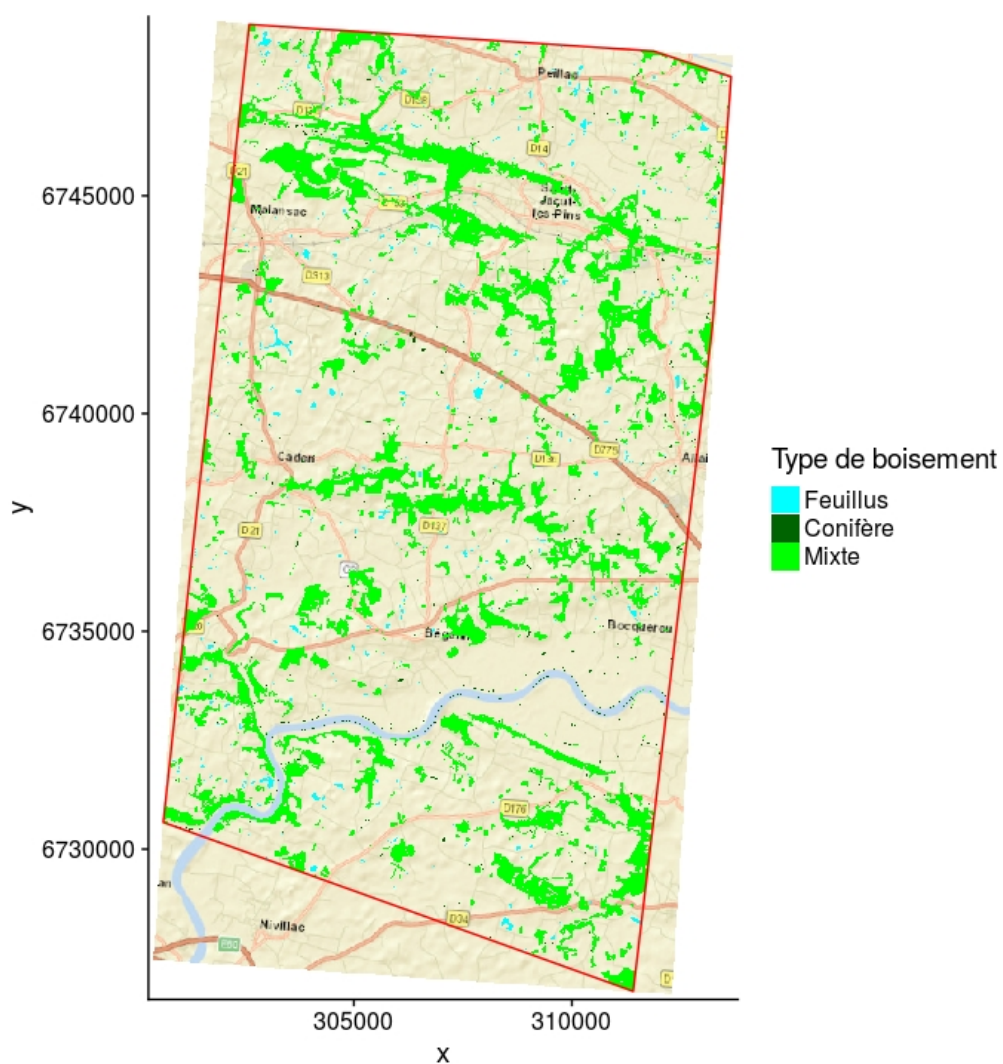


FIGURE B.21 – Typologie des boisements du territoire de chasse de la colonie de Béganne. En rouge, le contour minimum du territoire de chasse.

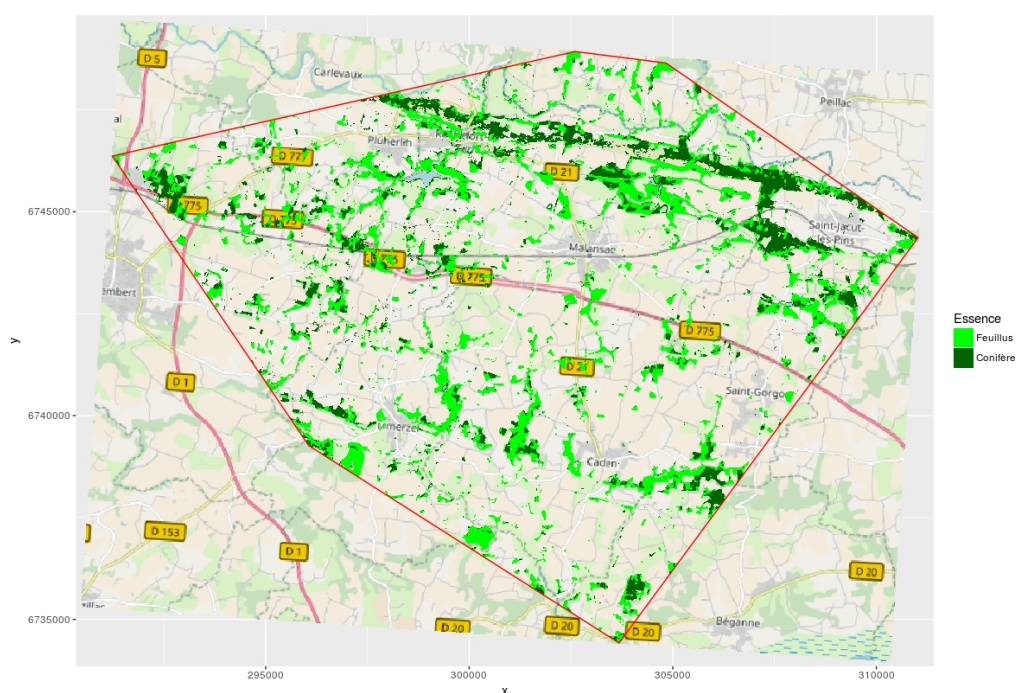


FIGURE B.22 – Composition des boisements du territoire de chasse de la colonie de Bégonne. En rouge, le contour minimum du territoire de chasse.



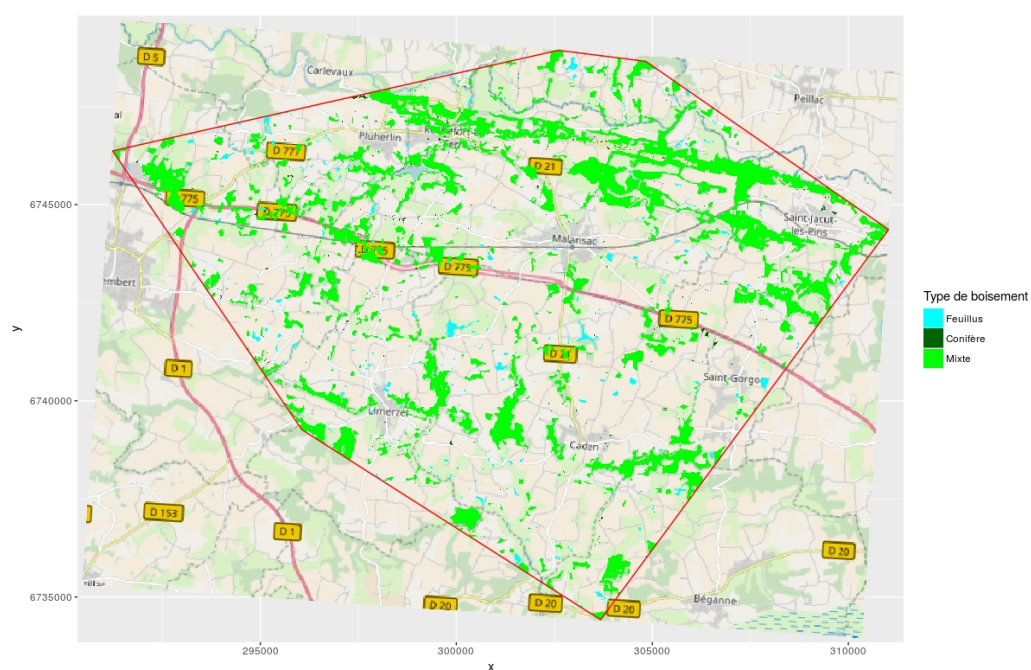


FIGURE B.23 – Typologie des boisements du territoire de chasse de la colonie de Limerzel. En rouge, le contour minimum du territoire de chasse.

# Bibliographie

- Arlettaz, R., 1995. Ecology of the sibling mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*) : zoogeography, niche, competition, and foraging. Ph.D. thesis, Lausanne.
- Arlettaz, R., P. Christe, & M. Schaub. 2017. Food availability as a major driver in the evolution of life-history strategies of sibling species. *Ecology and Evolution* **7** :4163–4172.
- Audet, D. 1990. Foraging Behavior and Habitat Use by a Gleaning Bat, *Myotis myotis* (Chiroptera : Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy* **71** :420–427.
- Bonter, D. N., & E. S. Bridge. 2011. Applications of radio frequency identification (RFID) in ornithological research : a review. *Journal of Field Ornithology* **82** :1–10.
- Britzke, E. R., M. W. Gumbert, & M. G. Hohmann. 2014. Behavioral Response of Bats to Passive Integrated Transponder Tag Reader Arrays Placed at Cave Entrances. *Journal of Fish and Wildlife Management* **5** :146–150.
- Choquene, G.-L. 2006. Les chauves-souris en Bretagne. *Penn ar Bed* **197** :1–66.
- Ellison, L. E., T. J. O’Shea, J. Wimsatt, R. D. Pearce, D. J. Neubaum, M. A. Neubaum, & R. A. Bowen. 2006. Sampling blood from big brown bats (*Eptesicus fuscus*) in the field with and without anesthesia : Impacts on survival. *Journal of Wildlife Diseases* **42** :849–852.
- Eyre, M., R. Sanderson, S. McMillan, & C. Critchley. 2016. Crop cover the principal influence on non-crop ground beetle (Coleoptera, Carabidae) activity and assemblages at the farm scale in a long-term assessment. *Bulletin of Entomological Research* **106** :242–248.

- Ficke, A. D., C. A. Myrick, & M. C. Kondratieff. 2012. The effects of PIT tagging on the swimming performance and survival of three nonsalmonid freshwater fishes. *Ecological Engineering* **48** :86–91.
- Foley, N. M., G. M. Hughes, Z. Huang, M. Clarke, D. Jebb, C. V. Whelan, E. J. Petit, F. Touzalin, O. Farcy, G. Jones, R. D. Ransome, J. Kacprzyk, M. J. O’Connell, G. Kerth, H. Rebelo, L. Rodrigues, S. J. Puechmaille, & E. C. Teeling. 2018. Growing old, yet staying young : The role of telomeres in bats’ exceptional longevity. *Science Advances* **4**.
- Freeland, W. J., & K. Fry. 1995. Suitability of passive integrated transponder tags for marking live animals for trade. *Wildlife Research* **22** :767–773.
- Gaillard, J. M., J. F. Lemaître, V. Berger, C. Bonenfant, S. Devillard, M. Douhard, M. Gamelon, F. Plard, & J. D. Lebreton, 2016. Life Histories, Axes of Variation in. Pages 312–323 *in* R. M. Kliman, editor. *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Academic Press, Oxford.
- Gaisler, J., V. Hanák, V. Hanzal, & V. Jarský. 2003. Results of bat banding in the Czech and Slovak Republics, 1948-2000. *Vespertilio* **7** :3–61.
- Galan, M., J.-B. Pons, O. Tournayre, E. Pierre, M. Leuchtmann, D. Pontier, & N. Charbonnel. 2017. Metabarcoding for the parallel identification of several hundred predators and their prey : Application to bat species diet analysis. *Molecular ecology resources* .
- Gladyshev, V. N. 2016. Aging : progressive decline in fitness due to the rising deleteriome adjusted by genetic, environmental, and stochastic processes. *Aging Cell* **15** :594–602.
- Groupe Chiroptère de la LPO Rhône-Alpes. 2014. Les chauves-souris de Rhône-Alpes. LPO Rhône-Alpes, Lyon.
- Güttinger, R. 1997. Jagdhabitate des Grossen Mausohrs (*Myotis myotis*) in der modernen Kulturlandschaft. *BUWAL-Reihe Umwelt* Nr.
- Güttinger, R., S. Hoch, & A. Beck. 2006. Die Nahrung und potenziellen Jagdhabitate des Grossen Mausohrs (*Myotis myotis*) in Triesen, Fürstentum Liechtenstein. *Bericht Botanisch-Zoologische Gesellschaft* **32** :165–174.
- Harman, D. 1956. Aging : A Theory Based on Free Radical and Radiation Chemistry. *Journal of Gerontology* **11** :298–300.

- Huang, Z., A. Gallot, N. T. Lao, S. J. Puechmaille, N. M. Foley, D. Jebb, M. Bekaert, & E. C. Teeling. 2016*a*. A nonlethal sampling method to obtain, generate and assemble whole blood transcriptomes from small, wild mammals. *Molecular Ecology Resources* **16** :150–162.
- Huang, Z., D. Jebb, & E. C. Teeling. 2016*b*. Blood miRNomes and transcriptomes reveal novel longevity mechanisms in the long-lived bat, *Myotis myotis*. *Bmc Genomics* **17** :906.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature), 2016. *Myotis myotis*. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=14133>.
- Jebb, D., N. M. Foley, C. V. Whelan, F. Touzalin, S. J. Puechmaille, & E. C. Teeling. Pre-print. Population level mitogenomics of the long-lived Greater Mouse-eared bat, *Myotis myotis*, reveals dynamic heteroplasmy and challenges the Free Radical Theory of Ageing. *BIORXIV/2017/224592*.
- Kerbiriou, C., J. F. Julien, & Y. Bas, 2016. Analyses des tendances des populations, le programme pan-européen. Journée technique des Rencontres Nationales Chiroptères, Bourges.
- Kervyn, T. 1996. Le régime alimentaire du grand murin *Myotis myotis* (Chiroptera : Vespertilionidae) dans le sud de la Belgique. *Cahiers d'éthologie* **16** :23–46.
- Kirkwood, T. B. L. 2005. Understanding the Odd Science of Aging. *Cell* **120** :437–447.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, & D. R. Anderson. 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals - a Unified Approach with Case-Studies. *Ecological Monographs* **62** :67–118.
- Lemaire, M., & L. Arthur. 2000. *Les chauves-souris : Maîtresses de la nuit*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- López Baucells, A., A. Puig Mont-serrat, M. Mas, L. Freixas, J. Cam-Prodon, G. T. Guizé Arrizabal, & D. Flaquer, 2013. Short-term effect of bands and transponders on body condition and physiological stress on three European bat species.
- López-Otín, C., M. A. Blasco, L. Partridge, M. Serrano, & G. Kroemer. 2013. The Hallmarks of Aging. *Cell* **153** :1194–1217.



- Meschede, A., & K.-G. Heller, 2002. Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern. Pages 50–58 *in* Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, volume 66 of *Münster Bundesamt für Naturschutz*. Landwirtschaftsverlag, Bonn.
- Mitchell-Jones, A., & A. McLeish. 2004. Bat Workers' Manual. 3rd edition.
- Paterson, W., P. P. Pomeroy, C. E. Sparling, S. Moss, D. Thompson, J. I. Currie, & D. J. McCafferty. 2011. Assessment of flipper tag site healing in gray seal pups using thermography. *Marine Mammal Science* **27** :295–305.
- Racey, P. A., S. M. Swift, & I. MacKie. 2011. Recommended Methods for Bleeding Small Bats ... Comment on Smith et al. 2009. *Acta Chiropterologica* **13** :223–225.
- Ratnayake, C. P., C. Morosinotto, S. Ruuskanen, A. Villers, & R. L. Thomson. 2014. Passive Integrated Transponders (PIT) on a small migratory passerine bird : absence of deleterious short and long-term effects. *Ornis Fennica* **91** :244–255.
- Rigby, E. L., J. Aegerter, M. Brash, & J. D. Altringham. 2012. Impact of PIT tagging on recapture rates, body condition and reproductive success of wild Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *Veterinary Record* **170**.
- Roué, S. G., & D. Sirugue. 2006. Le Plan régional d'actions chauves-souris en Bourgogne. *Bourgogne Nature hors-série* **1** :17–85.
- Roué, S. Y., & M. Barataud. 1999. Habitat et activité de chasse des chiroptères menacés en Europe : synthèse des connaissances actuelles en vu d'une gestion conservatrice. *Le Rhinolophe* **Vol. Spéc. 2** :69–98.
- Rudolph, B.-U., 1989. Habitatwahl und Verbreitung des Mausohrs (*Myotis myotis*) In Nordbayern. Ph.D. thesis, Erlangen-Nürnberg.
- Rudolph, B.-U., A. Liegl, & O. von Helversen. 2009. Habitat selection and activity patterns in the greater mouse-eared bat *Myotis myotis*. *Acta Chiropterologica* **11** :351–361.
- Russo, D., G. Jones, & R. Arlettaz. 2007. Echolocation and passive listening by foraging mouse-eared bats *Myotis myotis* and *M. blythii*. *Journal of Experimental Biology* **210** :166.
- Schneider, M., & M. Hammer, 2006. Monitoring the Greater Mouse-Eared Bat *Myotis Myotis* on a Landscape Scale. Pages 231–246 *in* Monitoring

- Nature Conservation in Cultural Habitats : A Practical Guide and Case Studies.
- Schober, W., & E. Grimmberger. 1998. Die Fledermaüse Europas. Kosmos, Stuttgart, Germany.
- Schwaab, F., A. Knochel, & Collectif. 2009. Connaître et Protéger les Chauves-souris de Lorraine. CPEPESC Lorraine, Holving.
- Servat, A., E. Picard-Meyer, & F. Cliquet, 2018. Bilan de la surveillance des infections à Lyssavirus chez les chiroptères en France métropolitaine : 4 cas détectés en 2017.
- Sikes, R. S., & W. L. Gannon. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* **92** :235–253.
- Simon, M., & P. Boye, 2004. *Myotis myotis* (Borkenhagen, 1797). Pages 503–511 *in* B. Petersen, G. Ellwanger, R. Bless, P. Boye, E. Schröder, & A. Ssymank, editors. Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000 - Ökologie und Verbreitung von Arten der FFH-Richtlinie in Deutschland, Band 2 : Wirbeltiere. Bonn - Bad Godesberg.
- Steck, C. E., & R. Brinkmann. 2006. The trophic niche of the Geoffroy's bat (*Myotis emarginatus*) in south-western Germany. *Acta Chiropterologica* **8** :445–450.
- Walker, K. A., A. W. Trites, M. Haulena, & D. M. Weary. 2012. A review of the effects of different marking and tagging techniques on marine mammals. *Wildlife Research* **39** :15–30.
- Wojciechowski, M. S., M. Jefimow, & E. Tegowska. 2007. Environmental conditions, rather than season, determine torpor use and temperature selection in large mouse-eared bats (*Myotis myotis*). *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology* **147** :828–840.