

# Plan régional d'action en faveur des Chiroptères

Recherche de sites de swarming en Indre-et-Loire  
Saison 2019





# Plan régional d'actions en faveur des Chiroptères

## Recherche de sites de swarming en Indre-et-Loire, saison 2019

### Table des matières :

|      |   |    |
|------|---|----|
| I.   | Introduction et objectifs .....   | 5  |
| II.  | Description succincte de l'activité chiroptérologique associée au swarming..... | 5  |
| III. | Méthodologie.....   | 7  |
| A.   | Organisation .....  | 7  |
| B.   | Enregistrements et traitement des fichiers .....                                | 7  |
| C.   | Caractérisation des sites suivis.....   | 8  |
| IV.  | Résultats .....   | 10 |
| A.   | Présentation succincte des sites suivis en 2019 .....                           | 10 |
| B.   | Résultats généraux.....   | 13 |
| C.   | Résultats par passage.....  | 14 |
| D.   | Résultats par site.....   | 15 |
| E.   | Résultats par espèce .....  | 16 |
| 1.   | Le Murin de Natterer .....  | 17 |
| 2.   | La Pipistrelle commune.....   | 22 |
| 3.   | Le Petit Rhinolophe .....   | 24 |
| 4.   | Le Grand rhinolophe.....  | 24 |
| 5.   | La Barbastelle d'Europe.....  | 24 |
| 6.   | Le Murin à moustaches.....  | 24 |
| V.   | Discussion.....   | 29 |
| A.   | Quels sites montrent une activité de swarming en Indre-et-Loire ? .....         | 29 |
| 1.   | Les Perrotins (Saint-Épain).....  | 29 |
| 2.   | Les Forges (Coteaux-sur-Loire).....   | 29 |
| 3.   | La Cour Neuve (Huismes).....  | 30 |
| 4.   | La Louère (Marcé-sur-Esves).....  | 31 |
| 5.   | Puits Gibert (Beaulieu-les-Loches) .....  | 32 |
| B.   | Quel est l'impact des grilles de Puits Gibert ? .....                           | 33 |
| C.   | Comment intégrer les sites de swarming au sein du réseau des ZNIEFF ?.....      | 35 |
| VI.  | Conclusion.....   | 36 |
| VII. | Bibliographie .....   | 37 |

### Contact :

Eric Sansault

[eric.sansault@anepe-caudalis.fr](mailto:eric.sansault@anepe-caudalis.fr)

02 47 67 30 06

Association Caudalis

1 rue de la Mairie, 37520 La Riche

### Association bénéficiaire du Cap'Asso.

### Citation :

SANSAULT E., 2020. Plan régional d'actions en faveur des Chiroptères. Recherche de sites de swarming en Indre-et-Loire, saison 2019. Association Naturaliste d'Étude et de Protection des Écosystèmes CAUDALIS, DREAL Centre-Val de Loire. 38 pages



# Plan régional d'action en faveur des Chiroptères

Recherche de sites de swarming en Indre-et-Loire, saison 2019

## I. Introduction et objectifs

L'activité de swarming (ou essaimage) chez les Chiroptères est de plus en plus documentée et de plus en plus prise en compte dans la conservation des populations de chauves-souris. Des études comportementales et génétiques ont montré que l'essaimage est le principal vecteur pour la rencontre de partenaires sexuels chez de nombreuses espèces et que les sites de swarming sont des « hotspots » permettant le maintien de flux géniques entre des populations géographiquement isolées (Barclay & Thomas 1979, Barclay *et al.* 1979, Kerth *et al.* 2003, Kerth & Morf 2004, Veith *et al.* 2004, Rivers *et al.* 2005-2006, Glover 2006, *etc.*). Les fonctions supposées du swarming seraient : l'accouplement (Thomas *et al.*, 1979), l'apprentissage pour les jeunes des sites importants pour la reproduction, le renforcement du succès reproducteur par coopération entre les classes d'âge (Burns & Broders, 2015 ; Hall & Brenner, 1968) et la reconnaissance des sites d'hibernation. Les raisons de ce comportement se précisent au fur et à mesure des études mais la localisation et le nombre de sites de swarming restent encore très mal connus, en particulier en Indre-et-Loire.

En 2018, une première étude d'identification des sites de swarming a permis de montrer que des cavités d'hibernation étaient utilisées pour le swarming par l'Oreillard roux, le Murin à oreilles échancrées et le Murin de Natterer (Sansault *et al.*, 2019). L'activité de ce dernier est très facilement mise en évidence par l'acoustique alors que les deux autres espèces sont plus difficiles à détecter pour cause, respectivement, de la faiblesse de leurs émissions et de la difficulté d'identification certaine par l'algorithme Tadarida de VigieChiro. Outre les nouvelles connaissances qu'elle avait apportées sur les populations de chauves-souris du département, cette première étude avait également posé des questions sur la méthode (comment mieux détecter l'Oreillard roux ? quelle est la relation entre le nombre de contacts et les effectifs ?), sur la gestion conservatoire des sites (quel est l'impact de la pose d'une grille sur l'activité de swarming ? quels critères de détermination appliquer aux sites de swarming dans le cadre de la création d'une ZNIEFF ?) et sur l'utilisation même des sites de swarming par les chiroptères (quelles sont les autres espèces qui essaient ? comment évolue l'activité de swarming au fil de la saison et des années ?).

Cette nouvelle étude permet d'apporter quelques éléments de réponse pour mieux comprendre la phénologie du phénomène en Indre-et-Loire, les sites et espèces concernés ainsi que l'impact de la pose d'une grille à l'entrée d'un site géré en faveur des Chiroptères.

## II. Description succincte de l'activité chiroptérologique associée au swarming

Le swarming est une activité saisonnière visible principalement entre les mois d'août et d'octobre. La période d'essaimage varie d'une espèce à l'autre, avec des espèces plutôt précoces (Pipistrelle commune, Sérotine commune, Barbastelle d'Europe) alors que d'autres sont plus actives à l'automne (Murin à oreilles échancrées et Murin de Natterer par exemple). En Europe, l'activité de swarming est centrée sur le mois de septembre (Figure 1), mais cela peut varier quelque peu en fonction des pays.

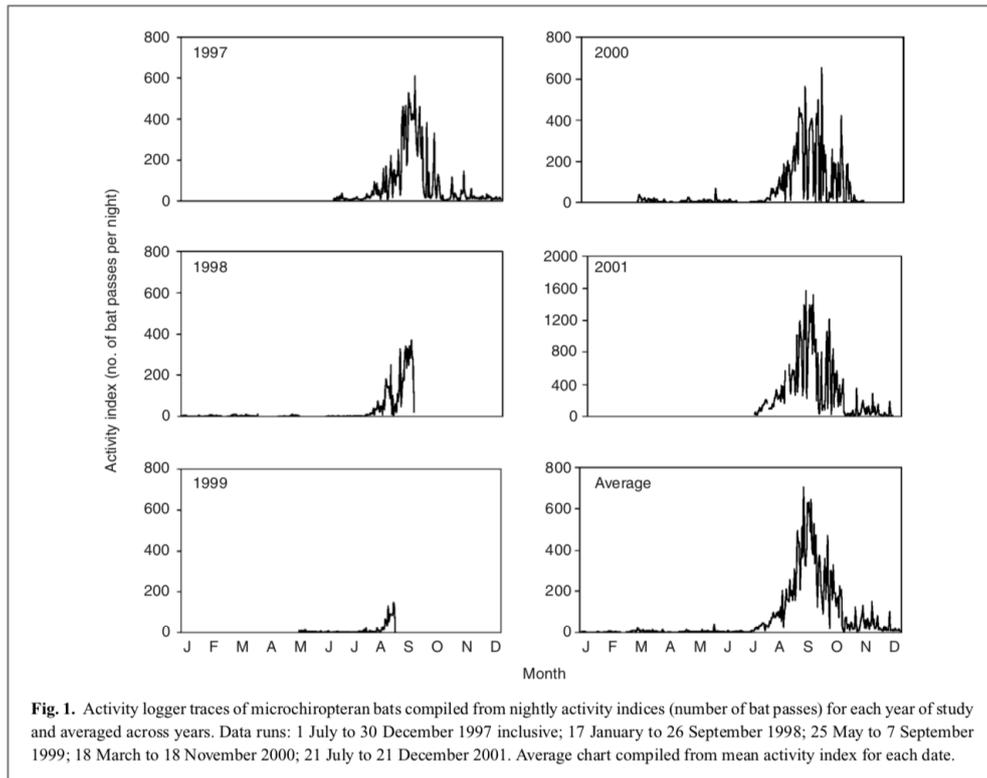


Figure 1 Activité saisonnière de swarming chez les microchiroptères (extrait de Parsons et al. 2003).

En termes d'activité nocturne, l'essaimage sur un site se caractérise par l'arrivée croissante et continue de plusieurs dizaines à plusieurs centaines d'individus au cours de la nuit. Ces individus peuvent parfois venir de plusieurs dizaines de kilomètres (Furmankiewicz 2008, Parsons & Jones 2003) et l'activité maximale sur un site est visible en milieu de nuit (Figure 2).

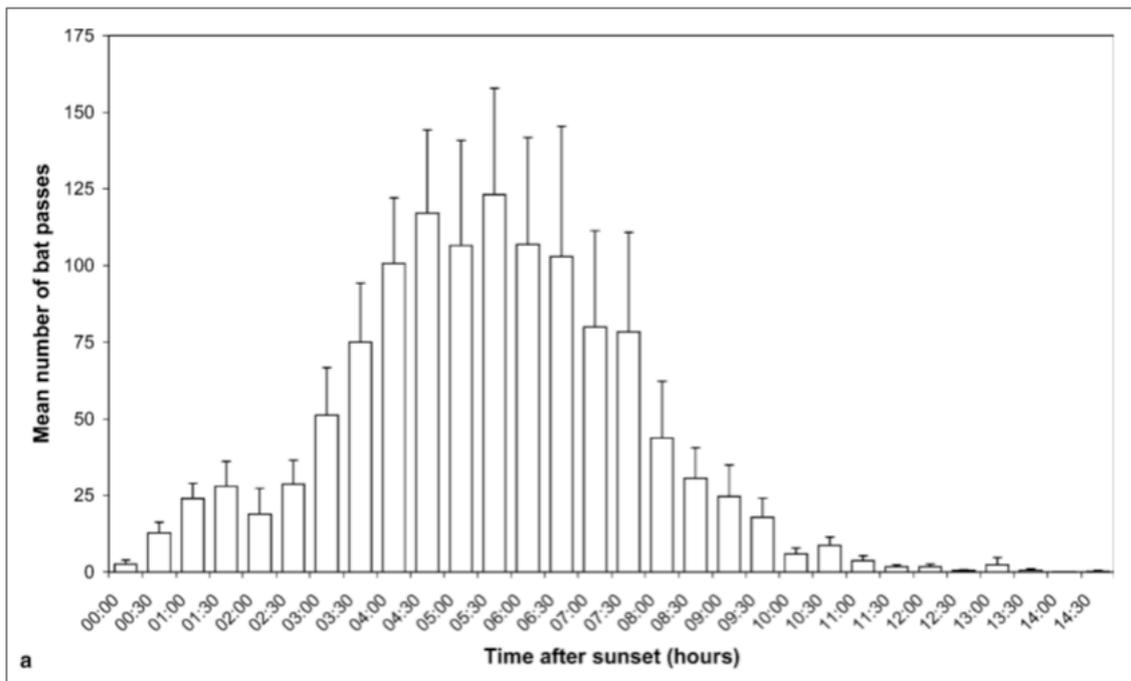


Figure 2 Activité moyenne horaire (intervalles de 30 min) de plusieurs espèces de chiroptères enregistrée au cours de 14 nuits en période de swarming sur un site en Angleterre (extrait de Rivers et al. 2006).

### III. Méthodologie

#### A. Organisation

La première étude départementale réalisée à l'automne 2018 avait impliqué la prospection visuelle de certaines cavités au préalable à leur suivi acoustique (pour les cavités ayant montré une activité de chauves-souris correspondant a priori à du swarming : présence de plusieurs dizaines d'individus d'une même espèce, comportements de poursuite, etc. voir Sansault et al. 2019). Par conséquent, les suivis acoustiques avaient débuté assez tardivement et s'étaient organisés en deux sessions d'une semaine chacune (du 8/10/18 au 14/10/18 puis 12/11/18 au 18/11/18). Les résultats avaient montré une forte baisse de l'activité acoustique lors de la seconde session (même pour les espèces communes). Par ailleurs, l'échantillonnage acoustique était très hétérogène entre les trois sites sélectionnés et globalement assez faible (15 nuits d'enregistrement au total).

En 2019, la méthodologie a évolué : seuls des suivis acoustiques furent réalisés et 4 sites furent échantillonnés (2 déjà suivis en 2018 et 2 nouveaux). Ces suivis débutèrent deux mois plus tôt qu'en 2018 (03/08/19) et furent organisés en 4 passages de 3 nuits successives minimum par site (Tableau 1). Les sites déjà suivis en 2018 sont La Louère et Puits Gibert, les deux nouveaux sites suivis pour la première fois en 2019 sont Les Forges et La Cour Neuve (Figure 3). Les sites furent échantillonnés dans le même ordre lors de chaque passage.

Tableau 1 Calendrier des enregistrements par site. Le tableau précise le numéro de passage (PASS), la commune, le nom du site, le numéro de carré VigieChiro, les dates de début et de fin des enregistrements par passage, le nombre de nuits d'enregistrement par passage ainsi que l'emplacement du micro (POS\_MIC).

| PASS  | COMMUNE             | SITE          | CARRÉ  | DATE_INF    | DATE_SUP    | NB_NUITS | POS_MIC    |
|-------|---------------------|---------------|--------|-------------|-------------|----------|------------|
| PASS1 | Coteaux-sur-Loire   | Les Forges    | 370646 | 3-août-19   | 6-août-19   | 3        | Extérieure |
|       | Huismes             | La Cour Neuve | 370771 | 6-août-19   | 9-août-19   | 3        | Extérieure |
|       | Marcé-sur-Esves     | La Louère     | 371276 | 9-août-19   | 12-août-19  | 3        | Extérieure |
|       | Beaulieu-les-Loches | Puits Gibert  | 371080 | 12-août-19  | 15-août-19  | 3        | Intérieure |
| PASS2 | Coteaux-sur-Loire   | Les Forges    | 370646 | 26-août-19  | 30-août-19  | 4        | Extérieure |
|       | Huismes             | La Cour Neuve | 370771 | 30-août-19  | 2-sept.-19  | 3        | Extérieure |
|       | Marcé-sur-Esves     | La Louère     | 371276 | 2-sept.-19  | 5-sept.-19  | 3        | Extérieure |
|       | Beaulieu-les-Loches | Puits Gibert  | 371080 | 5-sept.-19  | 9-sept.-19  | 4        | Intérieure |
| PASS3 | Coteaux-sur-Loire   | Les Forges    | 370646 | 17-sept.-19 | 21-sept.-19 | 4        | Extérieure |
|       | Huismes             | La Cour Neuve | 370771 | 21-sept.-19 | 24-sept.-19 | 3        | Extérieure |
|       | Marcé-sur-Esves     | La Louère     | 371276 | 24-sept.-19 | 30-sept.-19 | 6        | Extérieure |
|       | Beaulieu-les-Loches | Puits Gibert  | 371080 | 30-sept.-19 | 4-oct.-19   | 4        | Intérieure |
| PASS4 | Coteaux-sur-Loire   | Les Forges    | 370646 | 17-oct.-19  | 21-oct.-19  | 4        | Extérieure |
|       | Huismes             | La Cour Neuve | 370771 | 21-oct.-19  | 24-oct.-19  | 3        | Extérieure |
|       | Marcé-sur-Esves     | La Louère     | 371276 | 24-oct.-19  | 28-oct.-19  | 4        | Extérieure |
|       | Beaulieu-les-Loches | Puits Gibert  | 371080 | 28-oct.-19  | 31-oct.-19  | 3        | Intérieure |

#### B. Enregistrements et traitement des fichiers

Un enregistreur automatique (SM4Bat-FS, n°S4U00301) fut utilisé pour mesurer avec précision l'activité des chauves-souris au sein des sites. Le micro (SMM-U1, n°MU104391) fut posé à l'extérieur des cavités, à proximité de l'entrée, sauf sur un site où il fut posé à l'intérieur (Puits Gibert, afin de conserver la méthodologie de 2018). Les données acoustiques furent analysées via le portail VigieChiro du MNHN, en protocole Point Fixe (algorithme Tadarida).

L'objectif de cette étude étant de mesurer l'activité des différentes espèces au sein d'un site afin de déterminer la présence d'une activité de swarming, le nombre de contacts a constitué une donnée suffisante qui n'a pas impliqué de reprendre chaque enregistrement manuellement

(contrairement à une étude sur la richesse spécifique ou sur les comportements sociaux par exemple). **Signalons toutefois qu'en l'absence de validation manuelle, seules les espèces présentant une proportion de contacts certains au moins égale à 25 % sont considérées comme présentes.**

Une fois les fichiers analysés par Tadarida, les données furent traitées à partir des fichiers csv renvoyés par le portail VigieChiro. Dans un premier temps, les données brutes ne correspondant pas à des chiroptères furent supprimées, une variable de validité fut attribuée à chaque donnée selon les probabilités renvoyées par Tadarida (contacts non validés : 0 à 89 % de probabilité ou contacts certains :  $\geq 90$  % de probabilité), enfin le nombre d'heures après le coucher du soleil fut calculé en considérant trois classes d'heure de coucher du soleil : 21h pour le mois d'août, 20h pour le mois de septembre et 19h pour le mois d'octobre (les analyses étant représentées par tranches d'heures, il n'est pas nécessaire d'être plus précis). Les données transformées furent ensuite compilées sous Excel et analysées avec des tableaux croisés dynamiques. Les graphiques montrés plus loin dans le rapport utilisent le plus souvent une moyenne par heure ou par nuit du nombre de contacts certains, ce qui implique de créer manuellement des données d'absence (ou de non détection) pour les heures ou les nuits sans contact d'une espèce, au risque de fausser le calcul de la moyenne (qui autrement indiquerait uniquement la moyenne des contacts par tranches horaire dans lesquelles l'espèce fut détectée et non sur la totalité du temps d'échantillonnage ; il s'agit d'une manipulation qui peut prendre du temps. Si la méthodologie est conservée lors d'une prochaine, un script R sera probablement nécessaire).

### C. Caractérisation des sites suivis

Les sites suivis en 2019 présentent des similitudes et des différences. Une caractérisation succincte peut être réalisée afin de rapidement en présenter le contexte. Certains éléments de caractérisation ont été mis en place dans le cadre des comptages hivernaux réalisés dans le département par plusieurs associations depuis une dizaine d'années. Ils permettent d'organiser les cavités par classe de taille, par la présence de fissures et le nombre d'ouvertures (permettant le passage des chiroptères ou la création de courants d'air). Dans le cas du swarming, il est intéressant d'ajouter des éléments complémentaires comme l'activité hydrologique, la taille et l'orientation de l'entrée suivie, l'accessibilité du site, (etc.) comme cela fut réalisé dans d'autres études sur le phénomène de swarming (Glover & Altringham 2008). Ainsi, nous utiliserons les caractéristiques suivantes :

Taille du site : **de 1 à 5**. La taille des cavités est qualifiée de la manière suivante : troglodytes de petite taille avec une seule pièce (1), troglodyte de deux pièces ou plus, ou grande cave (2), cave de grande taille en plusieurs parties, ou petite carrière/champignonnière (3), carrière (4), carrière géante (5).

Nombre de fissures : **de 0 à 3**. Aucune fissure (0), peu de fissures (1), quelques fissures, en particulier aux entrées (2), beaucoup de fissures sur la totalité de la surface (3).

Nombre d'ouvertures : correspond au nombre d'entrées, puits d'aération autres ouvertures incluses.

Activité hydrologique : **sèche / humide**. Toutes les cavités suivies dans cette étude sont artificielles. Creusées dans les coteaux calcaires, leur taux d'hygrométrie varie en fonction de leur orientation, du nombre d'aérations, du contexte paysager immédiat, de la présence de rivières souterraines ou inondations. Ici, seule la présence de secteurs inondés caractérise une cavité humide.

Taille de l'entrée : **grande / petite**. Une grande entrée mesure  $>2$  m en hauteur comme en largeur, une petite  $<2$  m en hauteur comme en largeur.

Orientation de l'entrée : **horizontale / verticale**. La distinction entre horizontal et vertical dépend de la capacité des chauves-souris à entrer dans le site sans modification de leur orientation de vol.

Degré de couverture de l'entrée : **ouverte / couverte**. Précise si l'entrée est exposée aux intempéries (ouverte) ou si elle est protégée par un couvert forestier, un surplomb rocheux, etc. (couverte).

Altitude : en mètres au-dessus du niveau de la mer, tel que précisé sur les cartes SCAN25 de l'IGN.

Accessibilité : **isolé / connecté**. Le site peut être isolé au sein d'un paysage qui présente peu ou pas d'habitats ou de corridors favorables aux chiroptères ou il peut être inclus dans une matrice paysagère utilisée par les chauves-souris pour leurs déplacements, leur reproduction, leur hibernation, etc.

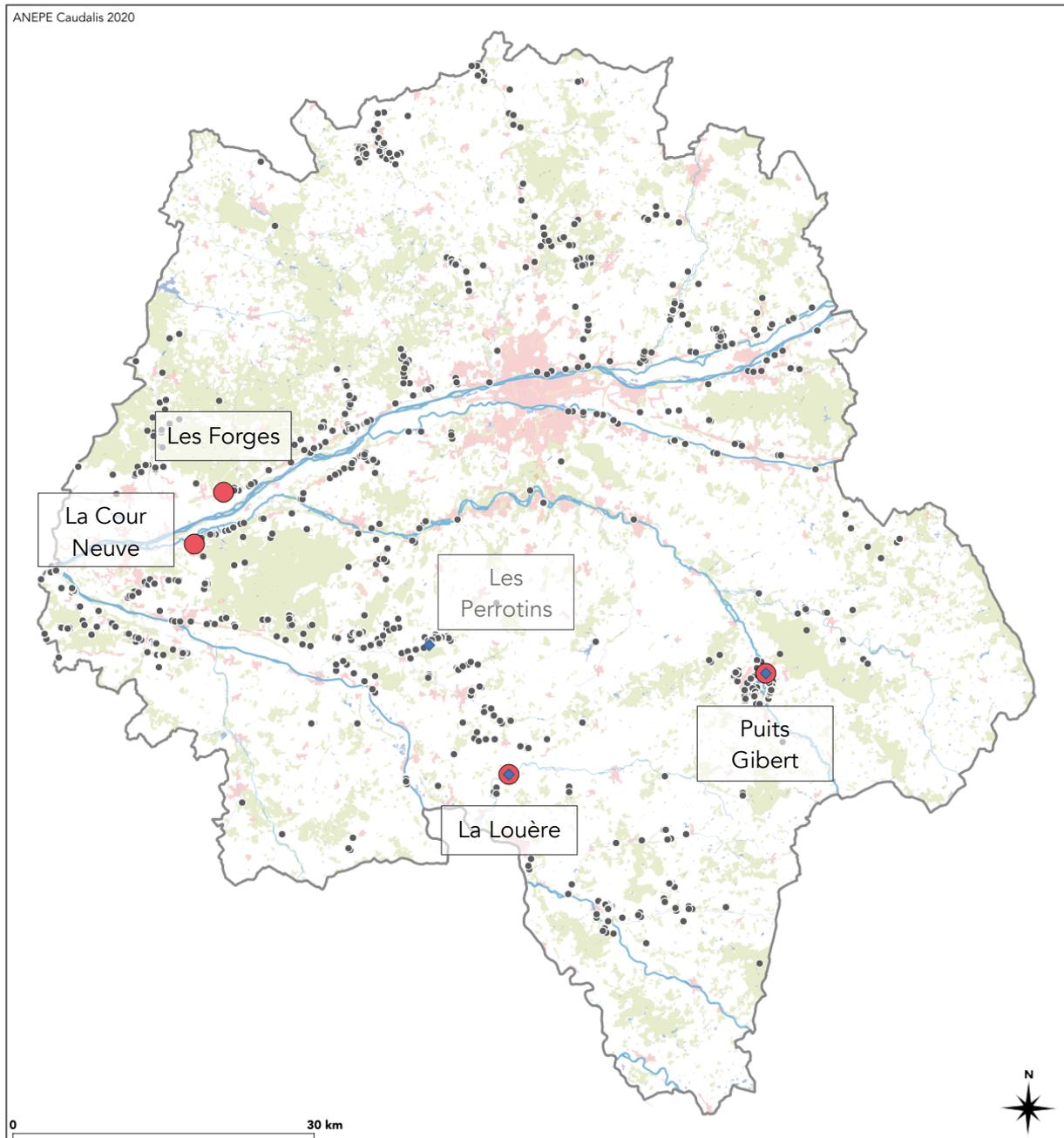


Figure 3 Emplacement des sites suivis en 2018 (losanges bleus) et 2019 (ronds rouges) en Indre-et-Loire, les sites d'hibernation connus sont précisés par les points gris (source ANEPE Caudalis).

Tableau 2 Qualification des sites suivis en 2019, avec des informations sur la taille (T), la quantité de fissures (F), le nombre d'ouvertures (O), l'activité hydrologique (AH), la taille de l'entrée (TE), l'orientation de l'entrée (OE), le degré de couverture de l'entrée (DCE), l'altitude de l'entrée (Alt) et l'accessibilité (ACC) (voir Glover & Altringham 2008).

| SITE          | T | F | O | AH    | TE     | OE   | DCE | Alt | ACC      |
|---------------|---|---|---|-------|--------|------|-----|-----|----------|
| Les Forges    | 3 | 1 | 2 | Sèche | Grande | Hor. | O   | 55  | Connecté |
| La Cour Neuve | 5 | 2 | 2 | Sèche | Grande | Hor. | O   | 100 | Connecté |
| La Louère     | 4 | 3 | 1 | Sèche | Grande | Hor. | O   | 100 | Connecté |
| Puits Gibert  | 5 | 1 | 5 | Sèche | Grande | Hor. | O   | 80  | Connecté |

## IV. Résultats

### A. Présentation succincte des sites suivis en 2019

Les sites suivis depuis 2018 sont localisés dans la moitié sud-ouest du département de l'Indre-et-Loire (Figure 3), tous entre 30 et 40 km de la ville de Tours. Seul le site des Forges est situé au nord de la Loire (Coteaux-sur-Loire), il correspond au coteau nord du lit majeur du fleuve. Presqu'en face, le site de la Cour Neuve correspond au coteau sud du lit majeur du fleuve (Huismes). Le site de la Louère est localisé en face nord d'une petite colline boisée de la vallée de l'Esves (Marcé-sur-Esves). Enfin, le Puits Gibert est situé en contexte urbain dans le bassin lochois (Beaulieu-les-Loches).

Les quatre sites suivis sont de taille moyenne à très grande, ils présentent peu à beaucoup de fissures. Tous possèdent une grande entrée ouverte, avec de la place pour le vol des chiroptères (Tableau 2).

Les effectifs hivernaux donnent également des renseignements sur les sites (accessibilité, taille, etc.). Suivis en hiver une ou plusieurs fois entre 2012 et 2018, les sites montrent différentes classes d'effectifs, avec au maximum 250 individus pour les Forges, 180 pour la Cour Neuve, 50 pour la Louère et environ 150 pour Puits Gibert (Tableau 3).

Tableau 3 Effectifs hivernaux par espèce et par site (données ANEPE Caudalis).

| Site          | Espèce                           | Hibernation<br>Hivers 2012 à 2018 |         |         |
|---------------|----------------------------------|-----------------------------------|---------|---------|
|               |                                  | Eff_min                           | Eff_max | Eff_moy |
| Les Forges    | <i>Myotis daubentonii</i>        | 1                                 | 1       | 1       |
| Les Forges    | <i>Myotis emarginatus</i>        | 210                               | 230     | 220     |
| Les Forges    | <i>Myotis myotis</i>             | 7                                 | 13      | 10      |
| Les Forges    | <i>Myotis mystacinus</i>         | 3                                 | 3       | 3       |
| Les Forges    | <i>Myotis nattereri</i>          | 1                                 | 1       | 1       |
| Les Forges    | <i>Plecotus sp.</i>              | 2                                 | 2       | 2       |
| Les Forges    | <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> | 5                                 | 5       | 5       |
| Les Forges    | <i>Rhinolophus hipposideros</i>  | 1                                 | 1       | 1       |
| La Cour Neuve | <i>Barbastella barbastellus</i>  | 5                                 | 5       | 5       |
| La Cour Neuve | <i>Myotis sp.</i>                | 1                                 | 1       | 1       |
| La Cour Neuve | <i>Myotis daubentonii</i>        | 1                                 | 3       | 2       |
| La Cour Neuve | <i>Myotis emarginatus</i>        | 4                                 | 13      | 9       |
| La Cour Neuve | <i>Myotis myotis</i>             | 1                                 | 6       | 3       |
| La Cour Neuve | <i>Myotis mystacinus</i>         | 2                                 | 7       | 4       |
| La Cour Neuve | <i>Pipistrellus sp.</i>          | 1                                 | 8       | 4       |
| La Cour Neuve | <i>Rhinolophus euryale</i>       | 1                                 | 9       | 4       |
| La Cour Neuve | <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> | 15                                | 121     | 60      |
| La Cour Neuve | <i>Rhinolophus hipposideros</i>  | 1                                 | 9       | 5       |
| La Louère     | <i>Eptesicus serotinus</i>       | 1                                 | 1       | 1       |
| La Louère     | <i>Myotis sp.</i>                | 2                                 | 2       | 2       |
| La Louère     | <i>Myotis daubentonii</i>        | 1                                 | 6       | 3       |
| La Louère     | <i>Myotis emarginatus</i>        | 3                                 | 3       | 3       |
| La Louère     | <i>Myotis myotis</i>             | 1                                 | 7       | 4       |
| La Louère     | <i>Myotis mystacinus</i>         | 5                                 | 5       | 5       |
| La Louère     | <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> | 5                                 | 12      | 8       |
| La Louère     | <i>Rhinolophus hipposideros</i>  | 2                                 | 10      | 5       |
| Puits Gibert  | <i>Chiroptera</i>                | 1                                 | 1       | 1       |
| Puits Gibert  | <i>Miniopterus schreibersii</i>  | 1                                 | 1       | 1       |
| Puits Gibert  | <i>Myotis daubentonii</i>        | 8                                 | 8       | 8       |
| Puits Gibert  | <i>Myotis emarginatus</i>        | 24                                | 24      | 24      |
| Puits Gibert  | <i>Myotis myotis</i>             | 6                                 | 6       | 6       |
| Puits Gibert  | <i>Myotis mystacinus</i>         | 18                                | 18      | 18      |
| Puits Gibert  | <i>Plecotus sp.</i>              | 3                                 | 3       | 3       |
| Puits Gibert  | <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> | 84                                | 84      | 84      |
| Puits Gibert  | <i>Rhinolophus hipposideros</i>  | 8                                 | 8       | 8       |



Figure 4 Site des Forges, le micro fut posé sur le pilonne en béton (à droite) et orienté vers l'entrée. L'entrée mesure environ 3 x 3 mètres et n'est pas obstruée par une grille ou un portail.



Figure 5 Site de la Cour Neuve, le micro fut posé sur les branches visibles en haut à droite de l'image et orienté vers l'entrée. L'entrée mesure environ 4 x 4 mètres. Un portail de 2 mètres de hauteur ferme cette propriété privée mais il reste encore 2 mètres en hauteur pour le passage des chiroptères.



Figure 6 Site de la Louère, emplacement du micro et de l'enregistreur par rapport à l'entrée. L'entrée mesure environ 3 mètres de hauteur par 4 de large et n'est pas obstruée.



Figure 7 Site de Puits Gibert, le micro fut posé à environ 30 mètres à l'intérieur du site, au fond du premier couloir d'entrée qui mène sur une première grande salle. L'entrée mesure environ 3 x 3 mètres. L'ancienne porte en bois est visible sur la photo, elle est directement suivie par une grille en métal avec barreaux horizontaux espacés de 15 cm (non visible sur l'image car dans l'obscurité, cette grille fut posée fin 2018).

B. Résultats généraux

Les suivis swarming 2019 se sont donc déroulés du 3 août au 31 octobre, pour un total de 57 nuits d'enregistrement. D'un point de vue strictement technique, ces enregistrements ont généré 157 690 fichiers comprenant 348 770 contacts de chiroptères, d'oiseaux, d'orthoptères, de mammifères et de bruits inconnus. Les chiroptères représentent 127 665 contacts, dont 81 206 (65 %) sont considérés comme certains (probabilité de 90 % ou plus, voir méthodologie Tadarida).

L'algorithme Tadarida a identifié 27 espèces ou groupe d'espèces, dont 19 de manière certaine et 9 dont la proportion de contacts certains est au moins égale à 25 % (Tableau 4). Parmi ces 9 espèces, le Murin de Natterer est la plus contactée avec 50,6 % des contacts certains, viennent ensuite la Pipistrelle commune (21,7 %), les Petit et Grand rhinolophes (9 et 8,4 %), la Barbastelle d'Europe (3,3 %) et le Murin à moustaches (3,2 %).

Tableau 4 Liste des espèces et nombre de contacts certains et totaux (les espèces sont classées par ordre alphabétique). Le pourcentage de fiabilité précise le nombre de contacts certains par rapport au nombre de contacts total.

| ESPÈCE                           | Contacts certains | %     | Total | %     | % fiabilité |
|----------------------------------|-------------------|-------|-------|-------|-------------|
| <i>Barbastella barbastellus</i>  | 2643              | 3,3%  | 4267  | 3,3%  | 62%         |
| <i>Eptesicus nilssonii</i>       | 0                 | 0,0%  | 10    | 0,0%  | -           |
| <i>Eptesicus serotinus</i>       | 201               | 0,2%  | 1902  | 1,5%  | 11%         |
| <i>Hypsugo savii</i>             | 0                 | 0,0%  | 84    | 0,1%  | -           |
| <i>Miniopterus schreibersii</i>  | 0                 | 0,0%  | 30    | 0,0%  | -           |
| <i>Myotis alcathoe</i>           | 12                | 0,0%  | 213   | 0,2%  | 6%          |
| <i>Myotis bechsteinii</i>        | 0                 | 0,0%  | 65    | 0,1%  | -           |
| <i>Myotis capaccinii</i>         | 265               | 0,3%  | 3600  | 2,8%  | 7%          |
| <i>Myotis daubentonii</i>        | 151               | 0,2%  | 3814  | 3,0%  | 4%          |
| <i>Myotis emarginatus</i>        | 1516              | 1,9%  | 5510  | 4,3%  | 28%         |
| <i>Myotis myotis/blythii</i>     | 110               | 0,1%  | 662   | 0,5%  | 17%         |
| <i>Myotis mystacinus</i>         | 2625              | 3,2%  | 10631 | 8,3%  | 25%         |
| <i>Myotis nattereri</i>          | 41083             | 50,6% | 48722 | 38,2% | 84%         |
| <i>Nyctalus leisleri</i>         | 100               | 0,1%  | 598   | 0,5%  | 17%         |
| <i>Nyctalus noctula</i>          | 84                | 0,1%  | 170   | 0,1%  | 49%         |
| <i>Pipistrellus kuhlii</i>       | 399               | 0,5%  | 4565  | 3,6%  | 9%          |
| <i>Pipistrellus nathusii</i>     | 0                 | 0,0%  | 26    | 0,0%  | -           |
| <i>Pipistrellus pipistrellus</i> | 17640             | 21,7% | 23013 | 18,0% | 77%         |
| <i>Pipistrellus pygmaeus</i>     | 10                | 0,0%  | 546   | 0,4%  | 2%          |
| <i>Plecotus auritus</i>          | 153               | 0,2%  | 3044  | 2,4%  | 5%          |
| <i>Plecotus austriacus</i>       | 16                | 0,0%  | 1221  | 1,0%  | 1%          |
| <i>Plecotus macrobullaris</i>    | 0                 | 0,0%  | 64    | 0,1%  | -           |
| <i>Rhinolophus euryale</i>       | 57                | 0,1%  | 148   | 0,1%  | 39%         |
| <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> | 6827              | 8,4%  | 7033  | 5,5%  | 97%         |
| <i>Rhinolophus hipposideros</i>  | 7314              | 9,0%  | 7593  | 5,9%  | 96%         |
| <i>Tadarida teniotis</i>         | 0                 | 0,0%  | 133   | 0,1%  | -           |
| <i>Vespertilio murinus</i>       | 0                 | 0,0%  | 1     | 0,0%  | -           |

### C. Résultats par passage

L'activité acoustique est variable en fonction des passages. Par exemple, le premier passage (du 3/08 au 15/08) a permis d'enregistrer 8 859 contacts certains de chiroptères, contre 26 581 pour le second passage (du 26/08 au 9/09), 32 119 lors du troisième (du 17/09 au 4/10) et 10 647 lors du quatrième passage (du 17/10 au 31/10) (Figure 8).

En analysant chaque site en fonction du numéro de passage, on remarque une forte différence d'activité entre les sites suivis (Figure 9).

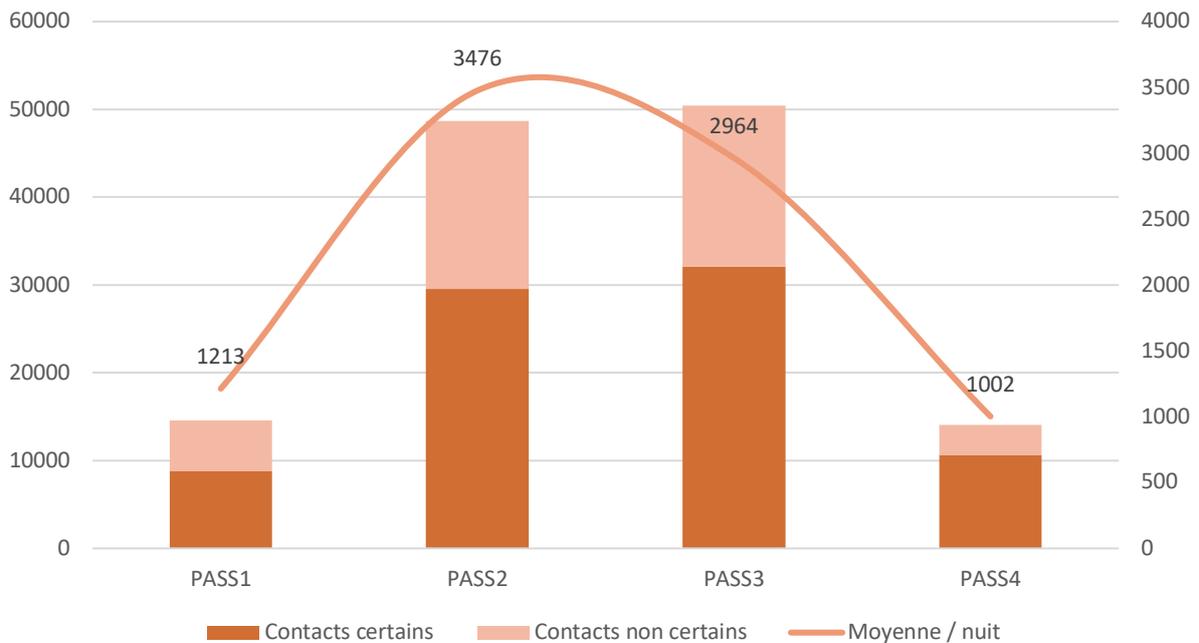


Figure 8 Somme des contacts certains/incertains par passage et moyenne par nuit.

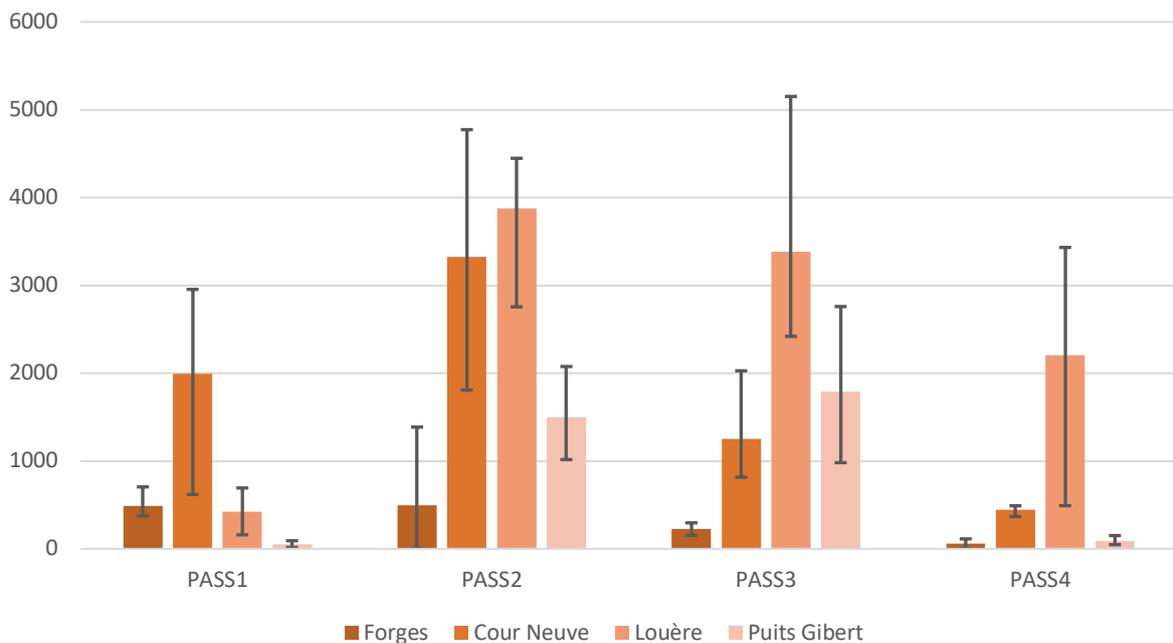


Figure 9 Moyenne par nuit des contacts certains par passage et par site, toutes espèces comprises. Les barres d'erreur représentent les minima et maxima pour une nuit.

D. Résultats par site

Comme vu précédemment, l'activité acoustique dépend à la fois de la période (passage) d'enregistrement, mais également du site (Figure 10). Le site de la Louère comptabilise le plus de contacts au total (59 271) et par nuit d'enregistrement. Le site des Forges semble le moins actifs avec 10 000 contacts au total, soit moins de 700 par nuit en moyenne.

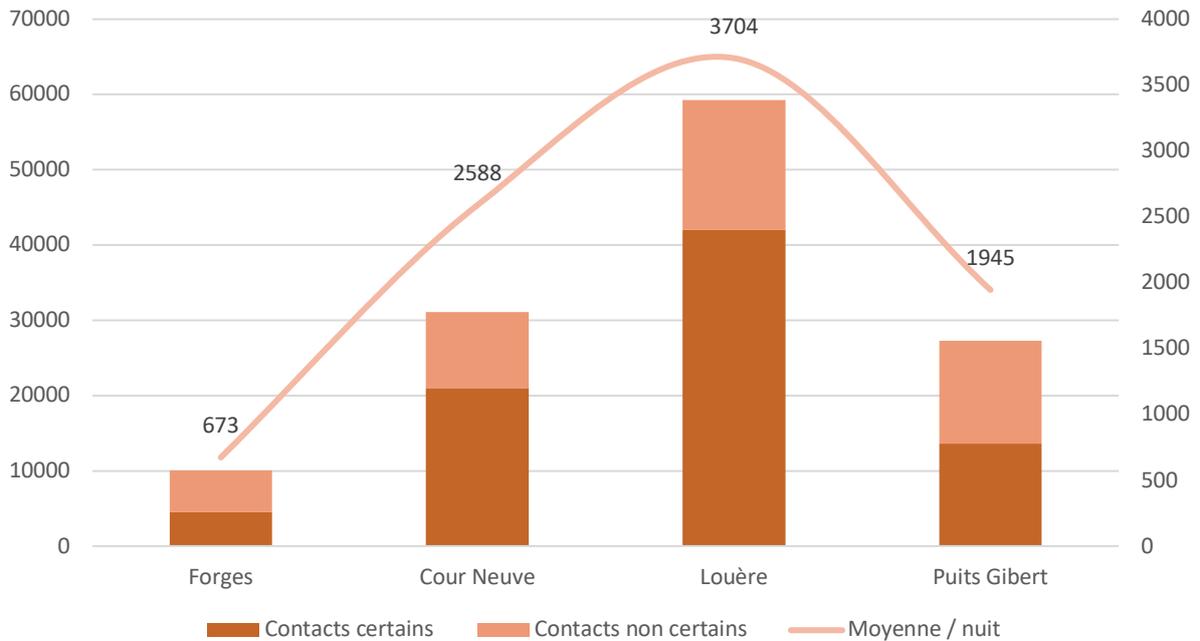


Figure 10 Somme des contacts certains/incertains par site et moyenne par nuit.

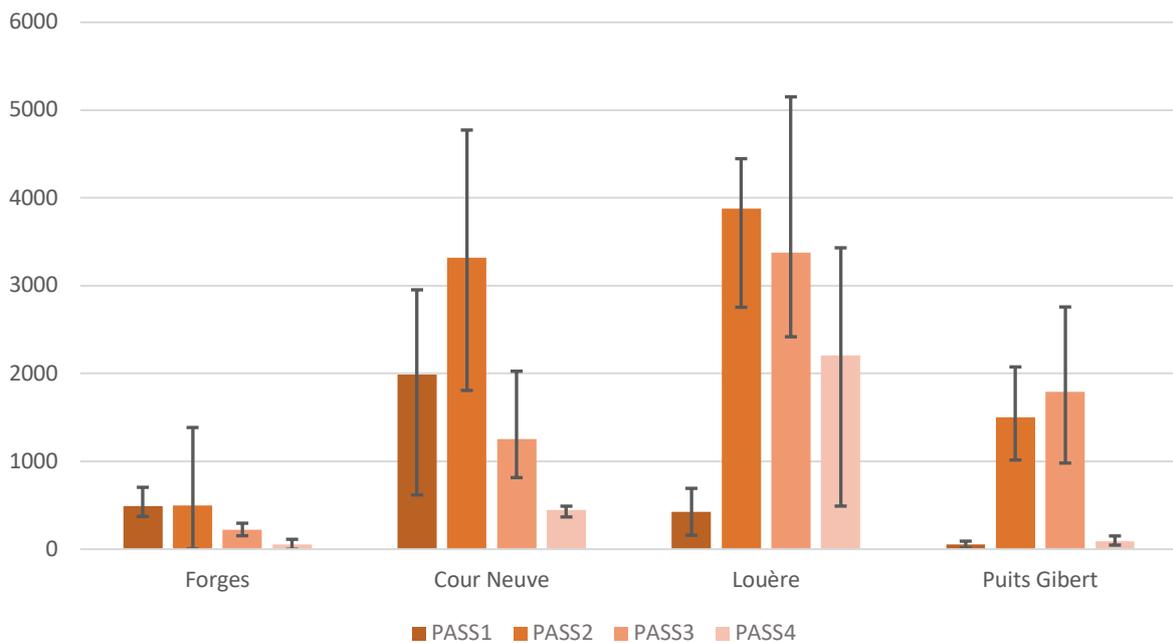


Figure 11 Moyenne par nuit des contacts certains par site et par passage, toutes espèces comprises. Les barres d'erreur représentent les minima et maxima pour une nuit (mêmes données que la Figure 7 dans un ordre différent).

E. Résultats par espèce

Le nombre de contacts par espèce est précisé dans le Tableau 4 mais il peut être rapporté au passage (Figure 12) ou au site (Figure 13). Dans les deux graphiques suivants, seuls les contacts certains sont représentés.

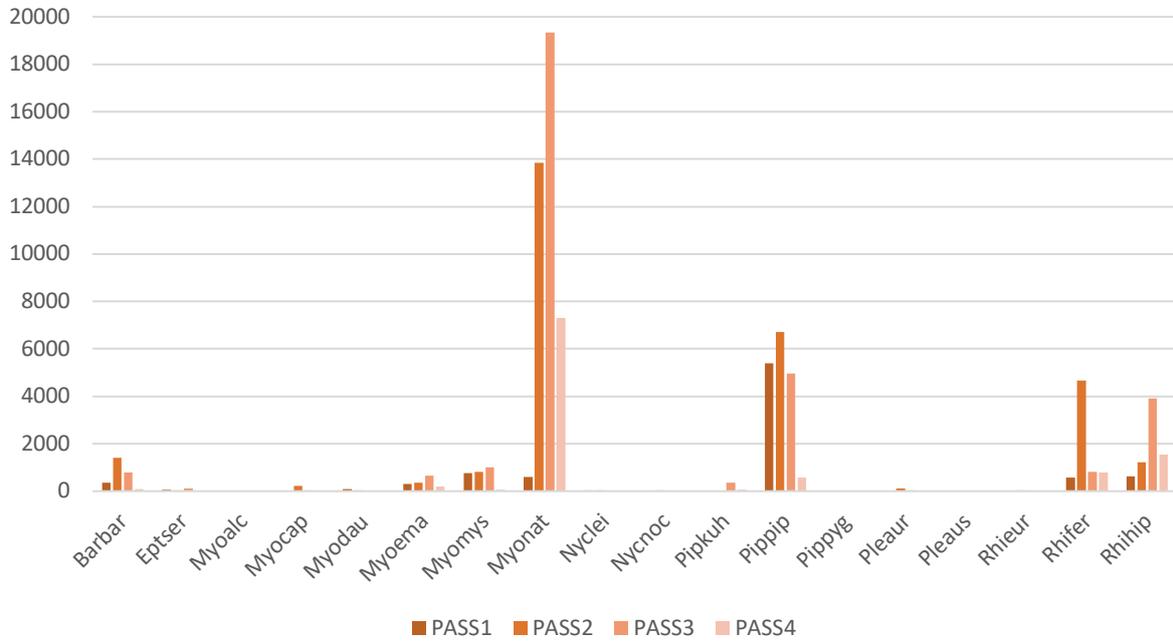


Figure 12 Chiffres bruts du nombre de contacts certains par espèce en fonction du passage (attention, le nombre de nuits d'enregistrement diffère selon le passage).

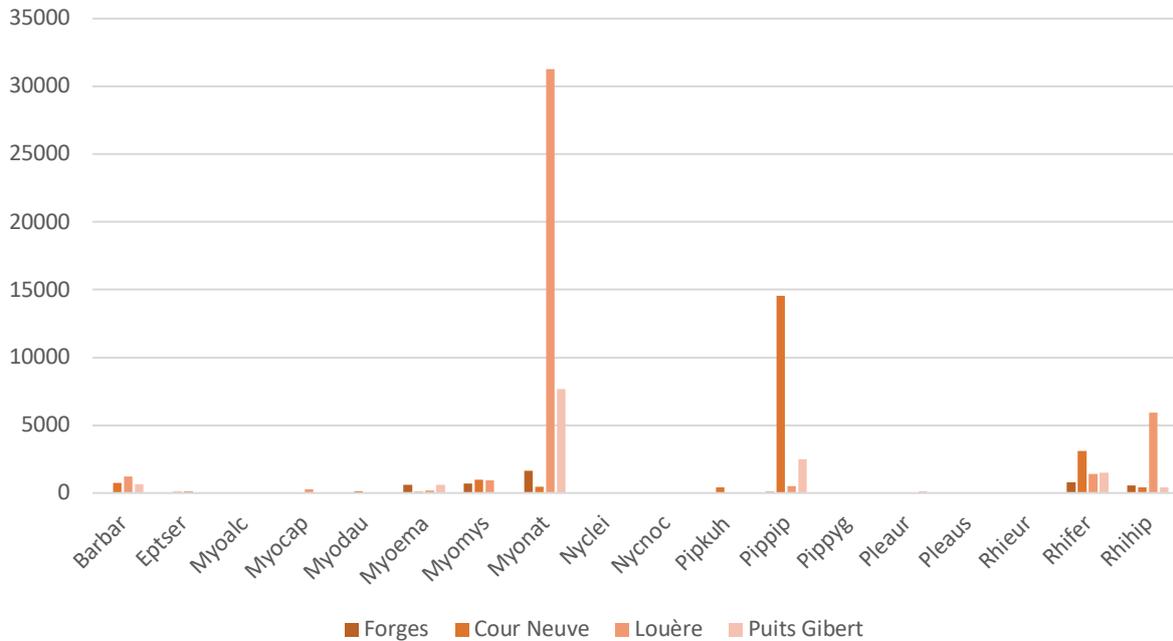


Figure 13 Chiffres bruts du nombre de contacts certains par espèce en fonction du site (attention, le nombre de nuits d'enregistrement diffère selon le site).

Une fois ces données brutes en tête (ou à côté sur l'écran), il est possible d'analyser l'activité horaire des espèces par site et par passage. Avec 4 sites, 4 passages et 19 espèces, nous nous concentrerons sur les 6 espèces qui ont montré le plus d'activité et pour lesquelles la proportion de contacts certains est au moins égale à 25 % : le Murin de Natterer, la Pipistrelle commune, les Petits et Grand rhinolophes, la Barbastelle d'Europe et le Murin à moustaches.

## 1. Le Murin de Natterer

Le Murin de Natterer a été enregistré à chaque passage sur les quatre sites. Il montre toutefois une activité acoustique très variée en fonction des sites, des passages et des heures de la nuit (Figure 15 à Figure 18).

Sur le site des Forges (Figure 15), il a été enregistré principalement durant le second passage (nuits du 26/08 au 30/08) et a montré un patron d'activité assez typique du swarming : absence ou faible nombre de contacts en début de nuit, puis augmentation de l'activité jusqu'au pic de milieu de nuit et enfin diminution des contacts. Lors du pic d'activité (3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> heure après le coucher du soleil), l'activité maximale est montée jusqu'à 300 contacts certains par heure (pour une petite centaine de contacts certains en moyenne par heure).

À la Cour Neuve (Figure 16), l'activité est restée très faible durant tout l'automne, avec tout au plus une cinquantaine de contacts par heure enregistrés en milieu de nuit durant les 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> passages.

Sur le site de la Louère (Figure 17), l'activité est restée relativement faible durant le premier passage mais elle a largement augmenté à partir du second passage. En effet, jusqu'à plus de 650 contacts par heure ont été enregistrés en milieu de nuit durant les passages 2 et 3, avec une petite baisse lors du passage 4. Le patron d'activité observé correspond sans aucun doute à du swarming. Cette activité semble plus irrégulière durant les nuits des passages 3 et 4, avec de plus grands écarts entre les moyennes par heure et les maxima.

À Puits Gibert (Figure 18), les passages 1 et 4 montrent une faible activité de l'espèce. Les enregistrements se font toutefois plus nombreux lors des passages 2 et 3, avec un maximum de 300 contacts par heure certaines nuits. Le patron d'activité est cependant moins marqué (plus plat) que le site de la Louère ou lors du second passage aux Forges.

En conclusion, l'activité de swarming du Murin de Natterer est presque nulle sur tous les sites lors du premier passage (du 03/08 au 12/08), elle semble maximale sur tous les sites durant le second passage (du 26/08 au 05/09) puis se réduit fortement au troisième passage où elle n'est plus visible qu'à la Louère et à Puits Gibert. Elle se poursuit a priori après notre suivi puisque le quatrième passage à la Louère montre encore une forte activité (alors qu'elle est faible à nulle sur les autres sites).



Figure 14 Le contexte boisé du site de la Louère est favorable au Murin de Natterer, l'entrée est visible à gauche.

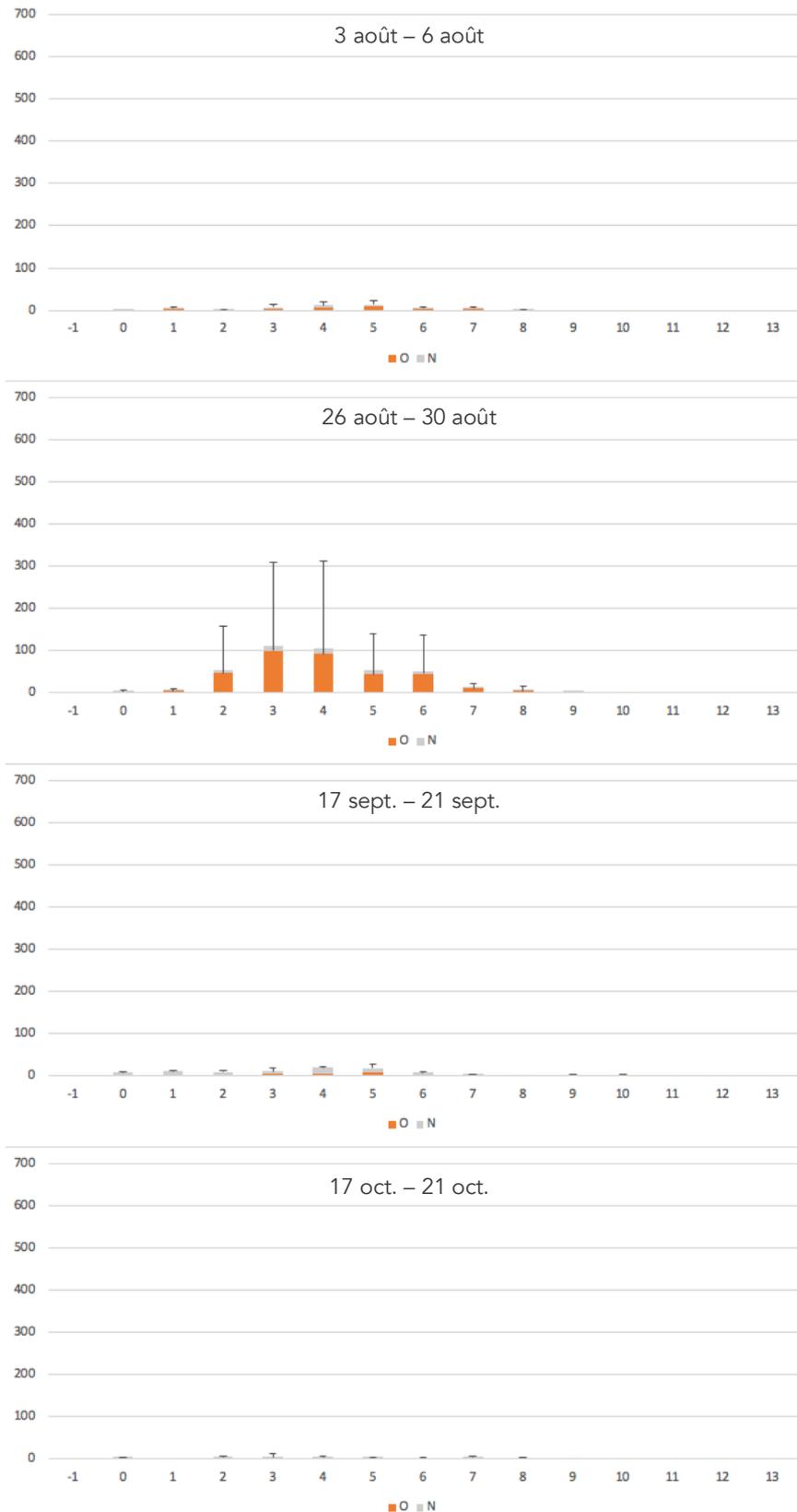


Figure 15 Les Forges : activité horaire du Murin de Natterer lors des quatre passages de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage.

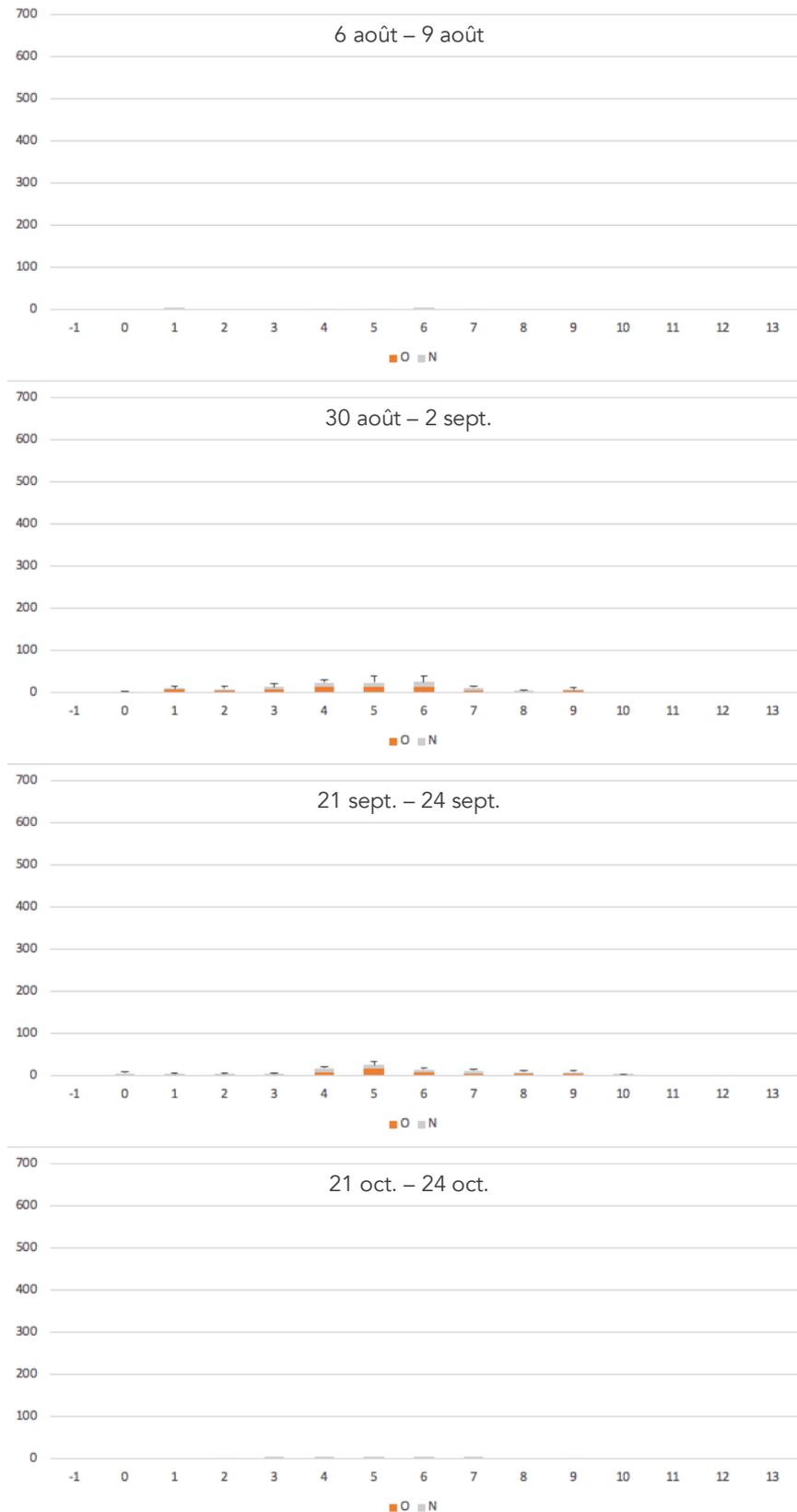


Figure 16 La Cour Neuve : activité horaire du Murin de Natterer lors des quatre passages de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage.

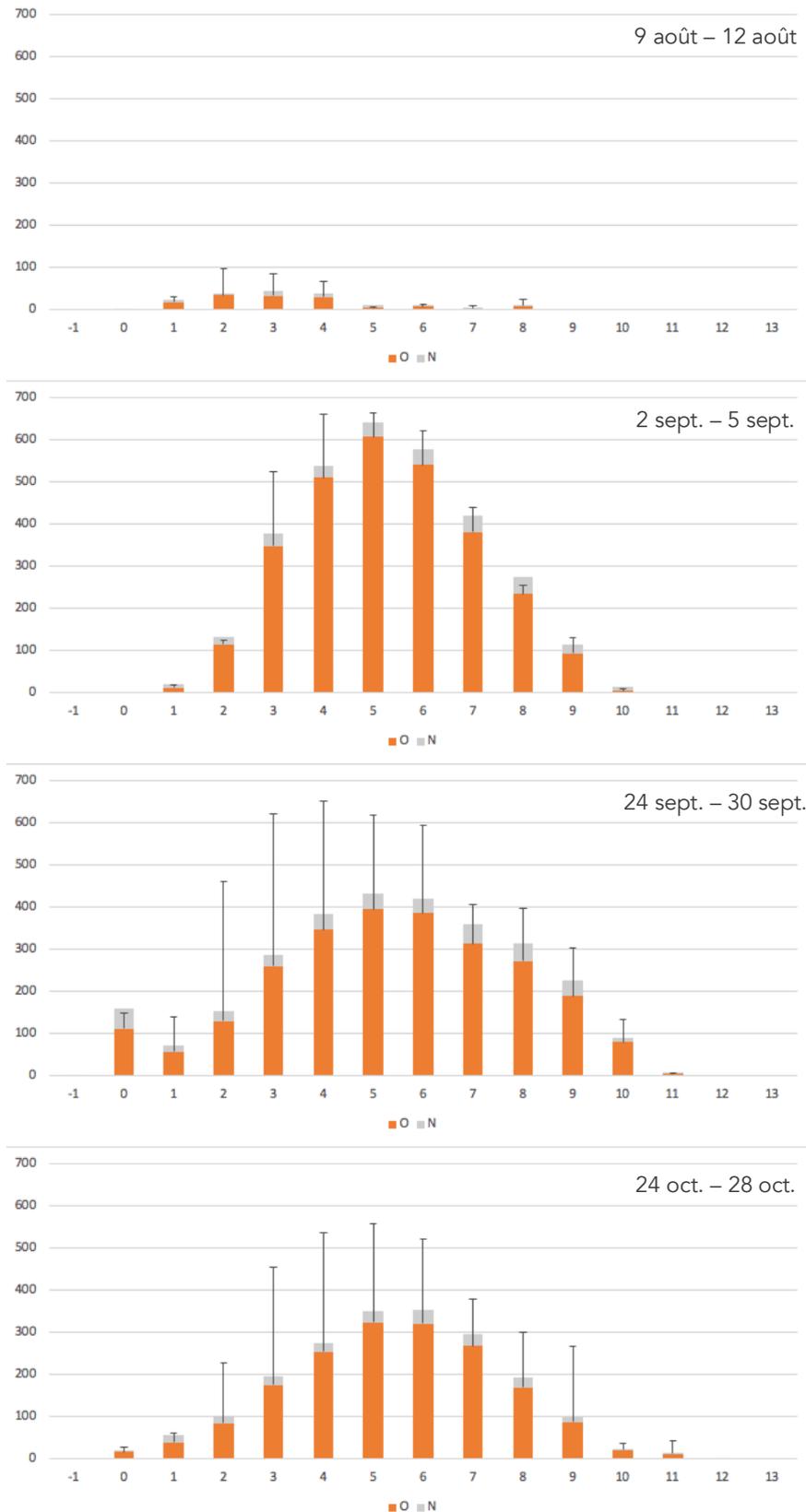


Figure 17 La Louère : activité horaire du Murin de Natterer lors des quatre passages de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage.

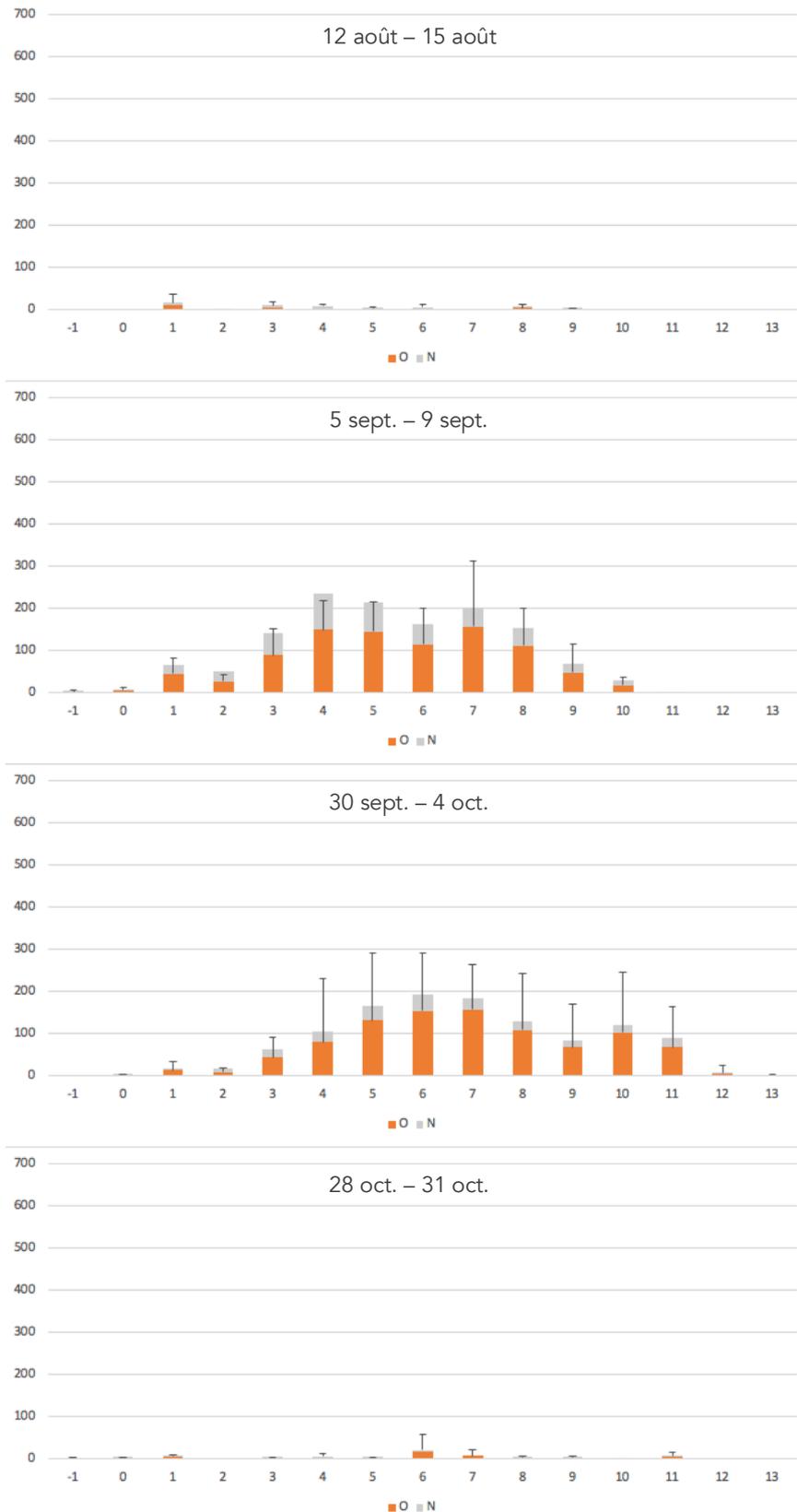


Figure 18 Puits Gibert : activité horaire du Murin de Natterer lors des quatre passages de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage.

## 2. La Pipistrelle commune

Dans cette étude, la Pipistrelle commune totalise presque 22 % des contacts certains (14 537). Elle a surtout montré une activité sur le site de la Cour Neuve (Figure 13). Sur les autres sites, son activité est restée très faible, avec seulement 77 contacts certains aux Forges, 514 à la Louère et 2 512 à Puits Gibert.

Sur ce dernier site, l'activité totale s'est en fait concentrée lors du passage 3 (pour être plus précis, la première nuit du 3<sup>ème</sup> passage totalise 60 % des contacts certains enregistrés durant l'étude). Durant cette nuit du 30 au 31 septembre, l'activité était maximale en début de nuit puis a diminué progressivement jusqu'à devenir quasi nulle entre la 6<sup>ème</sup> et 10<sup>ème</sup> heure après le coucher du soleil. Elle a ensuite repris légèrement au matin (Figure 19).

Ce patron d'activité est très différent de celui observé sur le site de la Cour Neuve. Sur ce site, les patrons d'activité horaire sont très variables en fonction du passage (Figure 20), ils semblent moins caractéristiques d'une activité de swarming par rapport à ce que l'on observe chez le Murin de Natterer sur le site de la Louère mais peuvent être comparés à l'activité de ce dernier à Puits Gibert. On observe parfois un pic durant l'heure du coucher du soleil qui montre l'origine locale de certains individus (passages 1, 3 et 4). L'augmentation de l'activité en milieu de nuit reste cependant visible lors des passages 1 et 2, avec un nombre de contacts par heure parfois élevé (entre 500 et 600). Durant le 1<sup>er</sup> passage, il semble que le patron d'activité de la Cour Neuve soit lié à deux phénomènes : l'activité d'individus locaux (actifs en début et fin de nuit) et une activité de swarming (individus de provenance géographique plus éloignée dont l'activité se concentre en milieu de nuit). Le pic semble se décaler vers les premières heures de la nuit lors du passage 3, l'activité diminue ensuite progressivement avant de reprendre ponctuellement à la 11<sup>ème</sup> heure. Enfin, seule une faible activité de début de nuit est visible lors du passage 4.

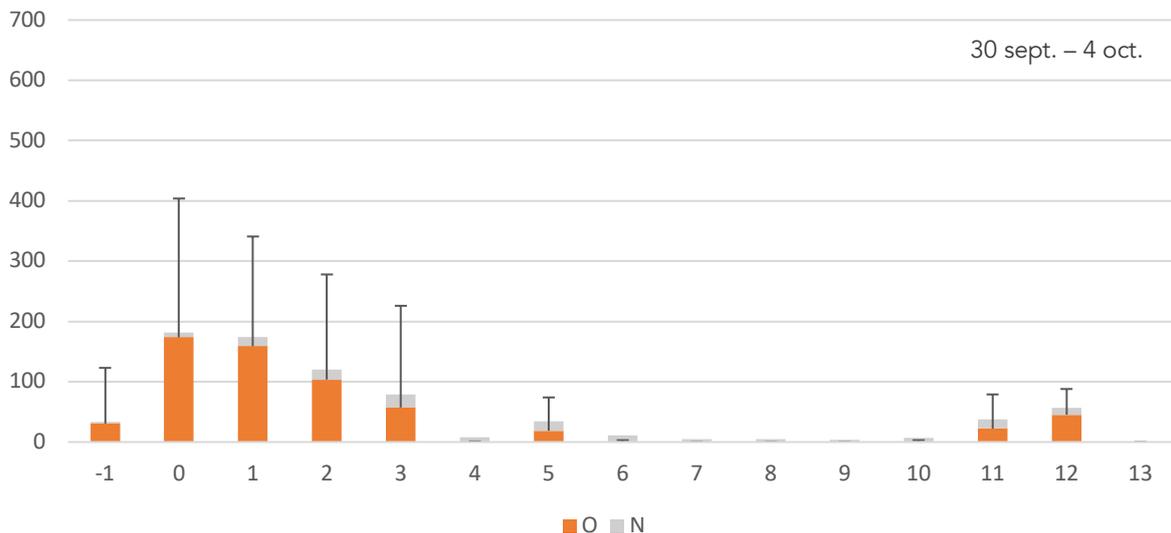


Figure 19 Puits Gibert : activité horaire de la Pipistrelle commune lors du 3<sup>ème</sup> passage de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage.

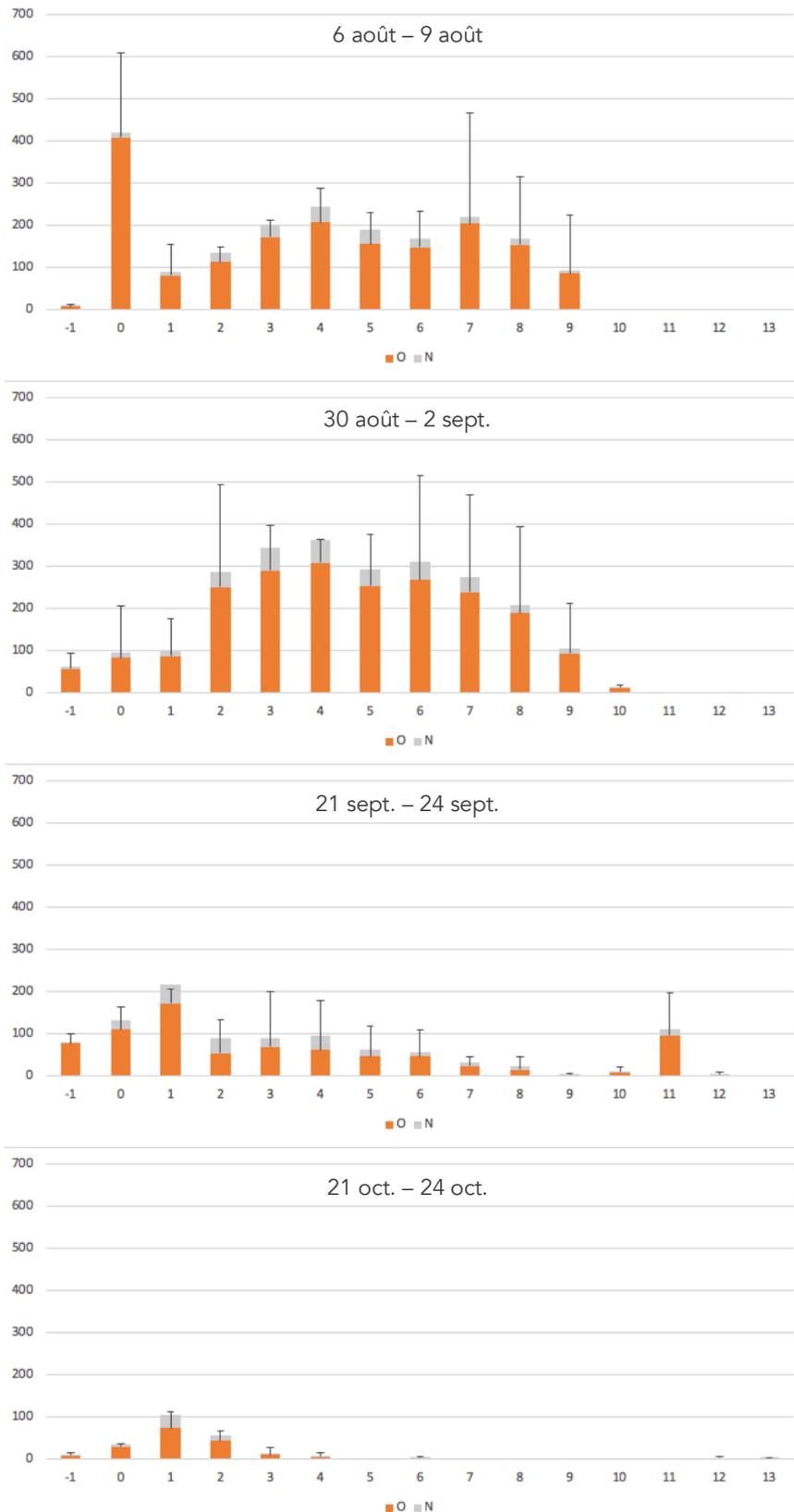


Figure 20 La Cour Neuve : activité horaire de la Pipistrelle commune lors des quatre passages de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage.

### 3. Le Petit Rhinolophe

Le Petit rhinolophe représente 9 % des contacts certains récoltés durant cette étude, soit 7 314 contacts, principalement enregistrés lors du 3<sup>ème</sup> passage sur le site de la Louère (46 % des contacts) (Figure 21).

L'activité est tout d'abord très faible lors du premier passage, puis elle semble se rapprocher d'un patron de swarming avec un pic à 125 contacts par heure en milieu de nuit lors du second passage. Les passages 3 et 4 montrent une activité surtout concentrée en début ou en fin de nuit, ce qui fait plutôt penser à la présence d'individus locaux.

### 4. Le Grand rhinolophe

Le Grand rhinolophe représente 8,4 % des contacts certains récoltés durant cette étude. Le nombre de contacts est le plus important à la Cour Neuve (46 % du total des contacts certains enregistrés sur les 4 sites).

Le second passage concentre près de 70 % des contacts totaux (4 655 sur 6 827). Ce sursaut d'activité entre le 26 août et le 9 sept. est visible sur les quatre sites puisque tous montrent leur maximum d'activité durant cette période (Figure 22).

Le site des Forges montre l'activité la plus faible, avec de légers pics en début et fin de nuit, et une activité régulièrement faible en milieu de nuit.

L'activité est la plus importante à la Cour Neuve, elle est plus marquée en début, milieu et fin de nuit (avec des creux entre les pics, évidemment ...). L'interprétation est difficile : si les pics en début et fin de nuit peuvent correspondre à la présence d'individus locaux, le pic de milieu de nuit pourrait très bien être provoqué par l'arrivée d'individus d'origine géographique plus lointaine. Ce patron particulier pourrait donc résulter des deux phénomènes. Les sites de la Louère et de Puits Gibert montrent des patrons d'activités similaires avec des débuts et fins de nuits assez actifs puis un pic très fort en milieu de nuit (5<sup>ème</sup> et 6<sup>ème</sup> heure après le coucher du soleil). Là encore, l'interprétation est délicate : des individus extérieurs au site pourraient venir se mêler aux locaux en milieu de nuit. Dans tous les cas il pourrait tout aussi bien s'agir d'une activité « normale », avec des entrées / sorties en cours de nuit, plus ou moins nombreuses en fonction du site.

### 5. La Barbastelle d'Europe

La Barbastelle d'Europe a montré une activité plus importante lors du passage 2, avec 53 % des contacts certains enregistrés durant l'étude. Son activité est la plus faible sur le site des Forges et la plus forte à la Louère. Les patrons d'activités sont variables selon le site, avec un patron de type swarming observé à la Cour Neuve, alors que sur les sites de la Louère et de Puits Gibert, l'activité semble plutôt liée à la présence d'individus locaux (Figure 23).

En effet, à la Cour Neuve, l'activité horaire moyenne est très faible en début de nuit et augmente assez brutalement à la 1<sup>ère</sup> heure après le coucher du soleil pour atteindre un pic durant la 4<sup>ème</sup> heure. Elle diminue ensuite progressivement. En revanche, l'activité à la Louère et à la Cour Neuve est beaucoup plus forte durant les premières et dernières heures de la nuit qu'entre les 4<sup>ème</sup> et 7<sup>ème</sup> heures après le coucher du soleil.

### 6. Le Murin à moustaches

Dernière des six espèces analysées ici plus en détail, le Murin à moustaches représente un peu plus de 3 % des contacts certains enregistrés tout au long de l'étude, et plus de 8 % des contacts totaux. Cet écart de représentation est lié à la difficulté pour l'algorithme Tadarida de discriminer les contacts de certaines espèces de Myotis comme le Murin à moustaches. (suite page 28 )

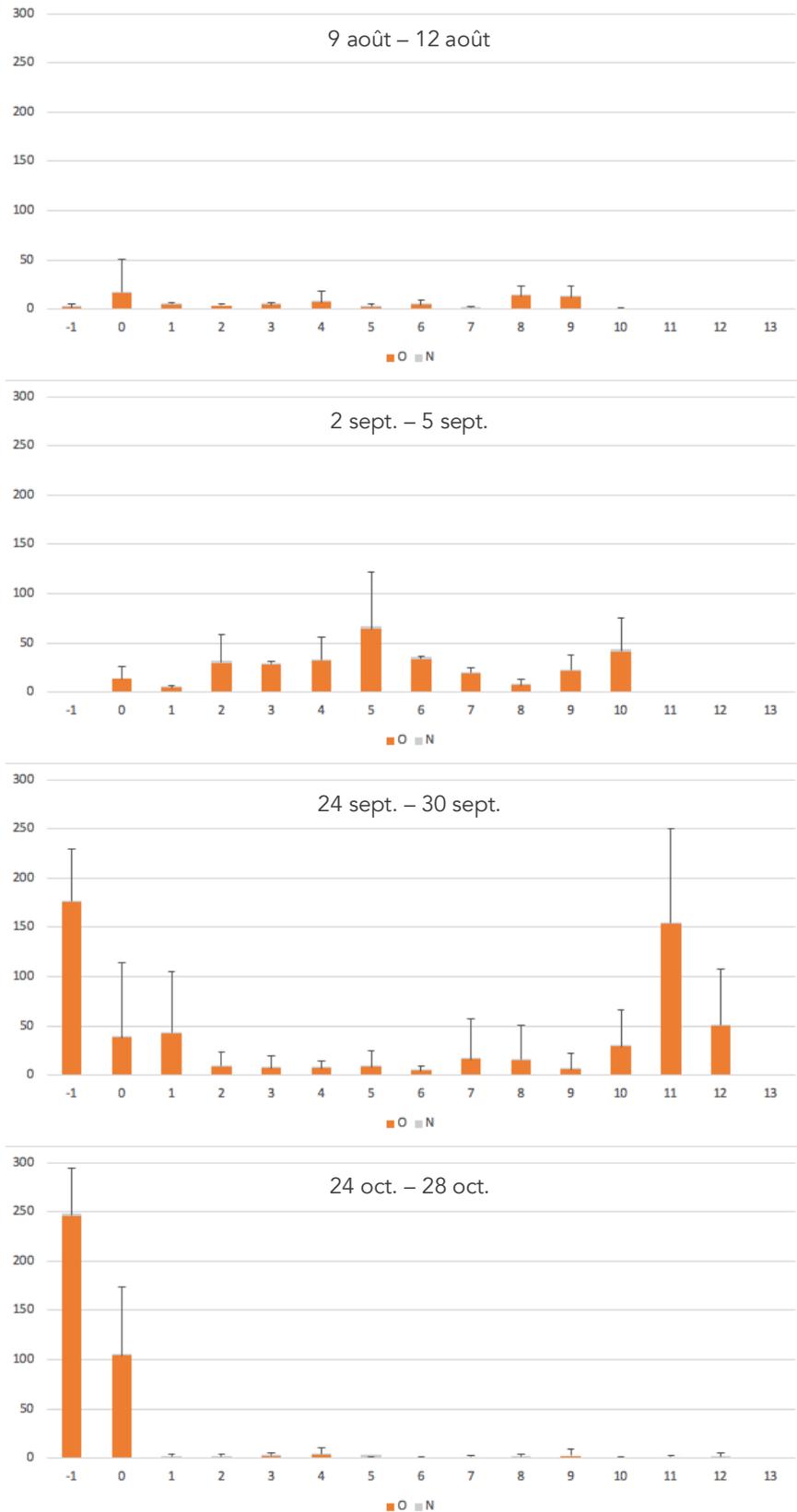


Figure 21 La Louère : activité horaire du Petit rhinolophe lors des quatre passages de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage. Attention, l'échelle des contacts est différente par rapport aux figures précédentes.

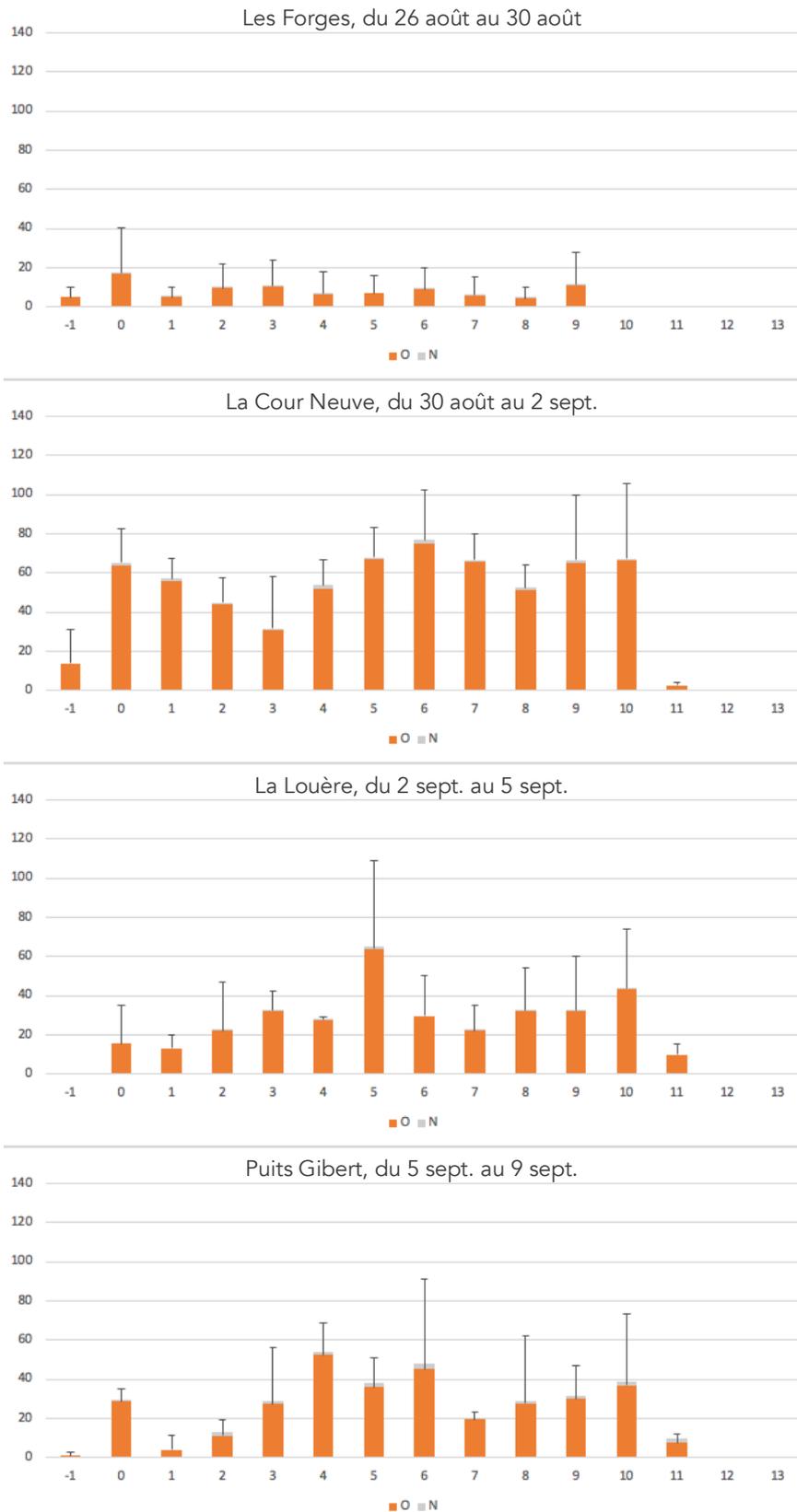


Figure 22 Passage 2 : activité horaire du Grand rhinolophe sur les quatre sites (de haut en bas : Forges, Cour Neuve, Louère & Puits Gibert). Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage. Attention, l'échelle des contacts est différente par rapport aux figures précédentes.

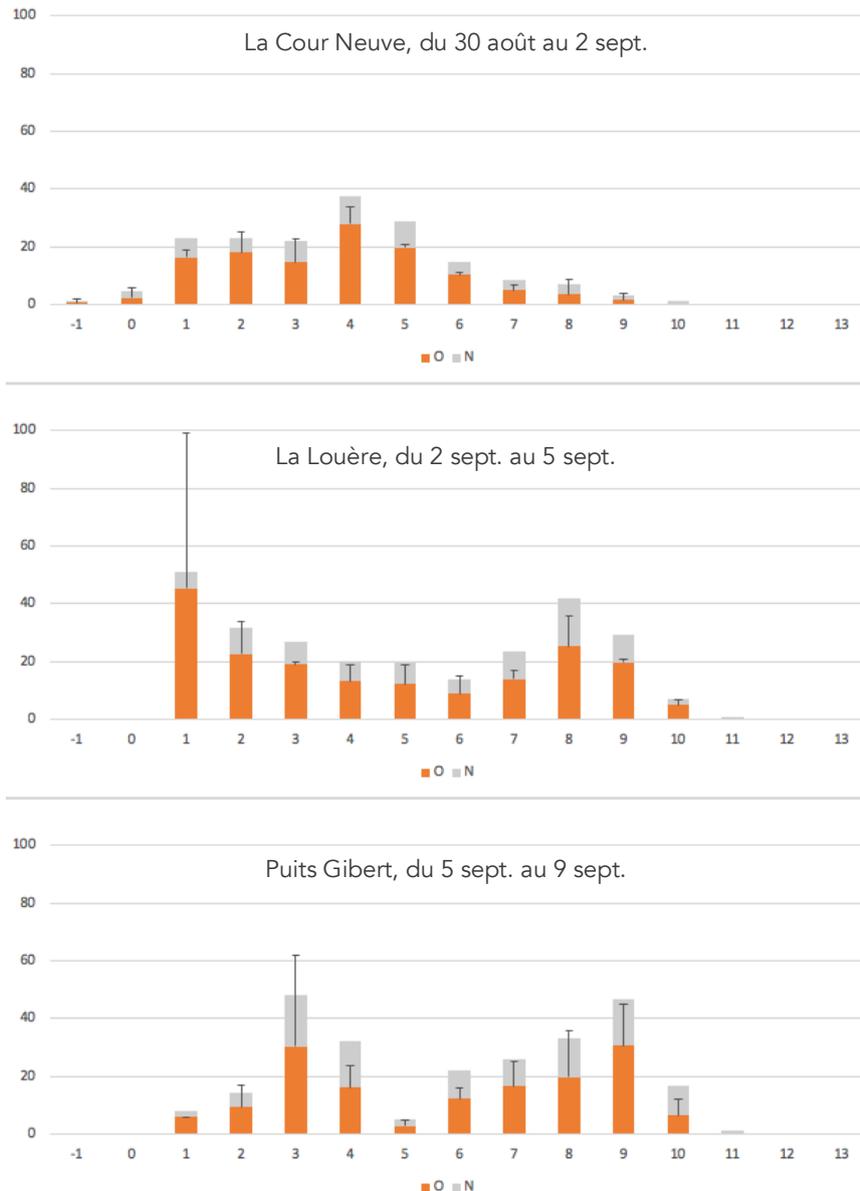


Figure 23 Passage 2 : activité horaire de la Barbastelle d'Europe sur les trois sites principaux (de haut en bas : Cour Neuve, Louère & Puits Gibert). Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage. Attention, l'échelle des contacts est différente par rapport aux figures précédentes.

L'activité du Murin à moustaches est globalement faible sur tous les sites. À la Louère, on observe seulement un gros pic durant l'heure de coucher du soleil lors du passage 3 (maximum de 180 contacts certains, moyenne de 120 contacts certains, non illustré). Sur Puits Gibert, on observe très peu de contacts certains durant les quatre passages. En revanche, les contacts incertains sont beaucoup plus nombreux et montrent un patron de type swarming lors du second passage (non illustré).

Sur le site des Forges, le 1<sup>er</sup> passage montre la plus forte activité. Le nombre de contacts certains et incertains est élevé durant la 1<sup>ère</sup> heure après le coucher du soleil, suggérant la présence d'individus locaux (Figure 24). Il est ensuite très faible mais augmente progressivement avant d'atteindre un pic durant la 5<sup>ème</sup> heure (maximum de plus de 120 contacts certains). Ce patron rappelle celui observé chez la Pipistrelle lors du premier passage à la Cour Neuve (Figure 20) et suggère une activité de swarming.

À la Cour Neuve, la plus forte activité est cette fois observée durant le second passage, entre le 30 août et le 2 sept. (Figure 25). Si le début de nuit est assez irrégulier, l'activité augmente progressivement et atteint un pic durant la 6<sup>ème</sup> après le coucher du soleil avec plus de 60 contacts certains en moyenne par nuit (maximum à près de 200 lors de la nuit du 30 au 31 août). Cette nuit est d'ailleurs la seule à montrer un tel patron d'activité, les autres nuits du passage 2 étant bien plus calmes. Là encore, ce patron suggère fortement une activité de swarming sur ce site (au moins durant une nuit).

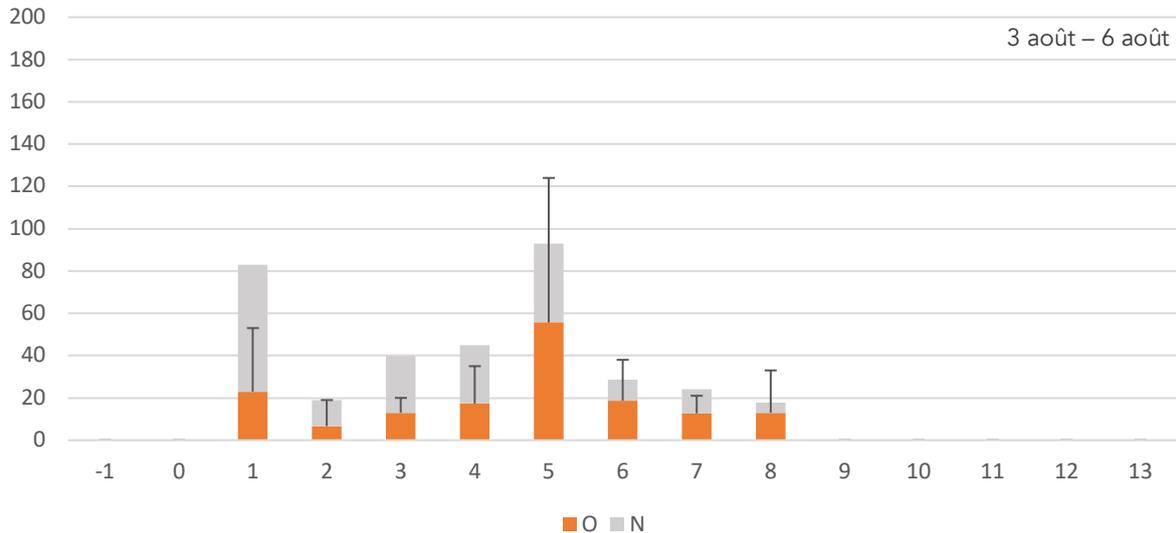


Figure 24 Les Forges : activité horaire Murin à moustaches lors du 1er passage de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage. Attention, l'échelle des contacts est différente par rapport aux figures précédentes.

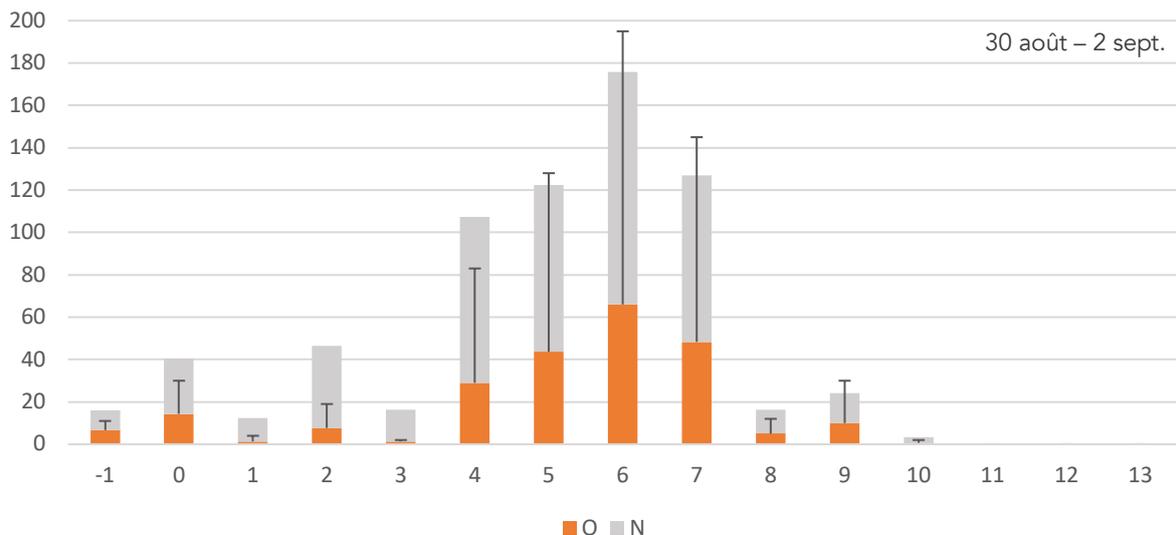


Figure 25 La Cour Neuve : activité horaire Murin à moustaches lors du 2ème passage de la saison 2019. Les barres orange indiquent la moyenne du nombre de contacts certains par nuit dans la tranche d'heure après le coucher du soleil. Les barres grises indiquent la moyenne des contacts incertains. Les barres d'erreur renvoient au nombre maximum de contacts certains observé durant une tranche horaire lors d'un même passage. Attention, l'échelle des contacts est différente par rapport aux figures précédentes.

## V. Discussion

Cette seconde année d'étude sur le swarming en Indre-et-Loire a permis de poursuivre le suivi de certains sites (la Louère, Puits Gibert) et de caractériser l'activité acoustique des chiroptères sur deux nouveaux sites (les Forges, la Cour Neuve). L'échantillonnage, plus important qu'en 2018 en termes d'amplitude de dates et de pression par passage, permet à la fois d'élargir notre vision et de préciser notre analyse. Ces nouvelles données peuvent nous permettre de répondre (ou d'essayer de répondre) à certaines des questions qui ont émergé de l'étude de 2018 et ont motivé la réalisation de cette seconde étude.

### A. Quels sites montrent une activité de swarming en Indre-et-Loire ?

#### 1. Les Perrotins (Saint-Épain)

En 2018, le site des Perrotins (commune de Saint-Épain) avait montré une activité de swarming chez le **Murin à oreilles échancrées**. Une quarantaine d'individus montrant des comportements de poursuite avaient tout d'abord été observés le 13 septembre 2018, période de plus forte activité de swarming connue pour l'espèce (Schaik et al. 2015), avant que des enregistrements acoustiques suggèrent le maintien du swarming dans la nuit du 8 au 9 octobre (conclusion obtenue à partir des contacts incertains : jusqu'à 100 contacts dans la 5<sup>ème</sup> heure après le coucher du soleil ; voir Figure 11, page 18, dans Sansault et al. 2019).

Sur ce site, le patron de l'activité acoustique du **Murin de Natterer** suggérait également que l'espèce utilisait le site pour le swarming au moment de l'activité maximale de l'espèce (Parsons et al. 2003, Schaik et al. 2015) : jusqu'à 180 contacts certains en milieu de nuit le 8 octobre (Sansault et al. 2019 ; Figure 10 page 18).

Le site ne fut pas suivi en 2019.

#### 2. Les Forges (Coteaux-sur-Loire)

Suivi pour la première fois en 2019, le site des Forges a montré l'activité la plus faible parmi les 4 sites suivis : la moyenne des contacts par nuit y est entre 3 et 6 fois inférieure aux autres sites.

Cela dit, le **Murin à moustaches** fut l'espèce la plus détectée sur le site (en prenant en compte les contacts incertains a priori assimilables quand même à l'espèce) et, en plus de la présence d'individus locaux enregistrés en début de nuit, il n'est pas impossible que quelques individus soient venus de plus loin pour essaimer, comme le montre le patron d'activité du premier passage ainsi que l'activité maximale ayant atteint jusqu'à 190 contacts certains ou incertains par heure en milieu de nuit le 3 août 2019 (Figure 24). Même si l'espèce est connue pour pouvoir essaimer très tôt et sur une longue période (de juillet à novembre selon Arthur & Lemaire 2009), l'activité de la Forge est très limitée et semble correspondre à un pic saisonnier précoce déjà observé en Allemagne (Schaik et al. 2015). Il est possible que ce premier passage de reconnaissance ne satisfasse pas les individus, qui ne reviennent plus sur le site plus tard en saison. L'espèce est d'ailleurs présente en très faible effectif durant l'hiver avec seulement 3 individus (Tableau 3).

Toutefois, la difficulté pour le logiciel Tadarida de discriminer les Myotis entre eux (sauf le Murin de Natterer) incite à regrouper certaines espèces afin de mesurer leur activité en tant que « groupe ». Ainsi, l'activité des **Myotis** (sauf *M. nattereri*) présente des patrons de swarming durant le 1<sup>er</sup> passage (jusqu'à 260 contacts par heure en milieu de nuit), mais également pendant certaines nuits du 3<sup>ème</sup> passage.

Le **Murin à oreilles échancrées** est l'espèce la plus présente en hiver sur le site avec jusqu'à 230 individus (Tableau 3), c'est de plus la troisième espèce la plus contactée sur le site, il est donc intéressant de regarder plus en détail son activité. En prenant en compte le nombre de contacts

certain et incertain (méthodologie a priori la plus pertinente pour cette espèce compte-tenu des résultats des analyses acoustiques de l'année précédente), on remarque un patron d'activité de type swarming lors du premier passage avec un maximum de 60 contacts par heure en milieu de nuit du 3 au 5 août (Figure 26). L'activité est plus faible et sans patron particulier lors du second passage, elle reprend pendant le troisième passage avec un patron moins lisible (maximum de contacts en milieu de nuit le 18 sept.) et se réduit enfin lors du dernier passage. Ce résultat rappelle des travaux de captures réalisés en Allemagne et qui ont montré un premier pic de capture avant le 15 août, celui-ci précédant une diminution brutale des effectifs avant une remontée progressive à partir du 20 août avec un pic entre le 15 et 20 sept. (Schaik et al. 2015). L'activité maximale observée ici durant le premier pic saisonnier est un peu plus faible que celle mesurée sur le site des Perrotins en octobre 2018, soit lors d'une période assez faible en termes d'activité (voir paragraphe précédent). Cela suggère que le swarming aux Forges, s'il existe bel et bien, reste somme toute assez marginal. Toutefois, la méthode d'analyse acoustique de *Tadarida* ayant évolué entre 2018 et 2019, il est difficile de comparer l'activité entre ces deux années (la nouvelle version de l'algorithme ayant en moyenne permis de diminuer le taux d'erreur de 35 %).

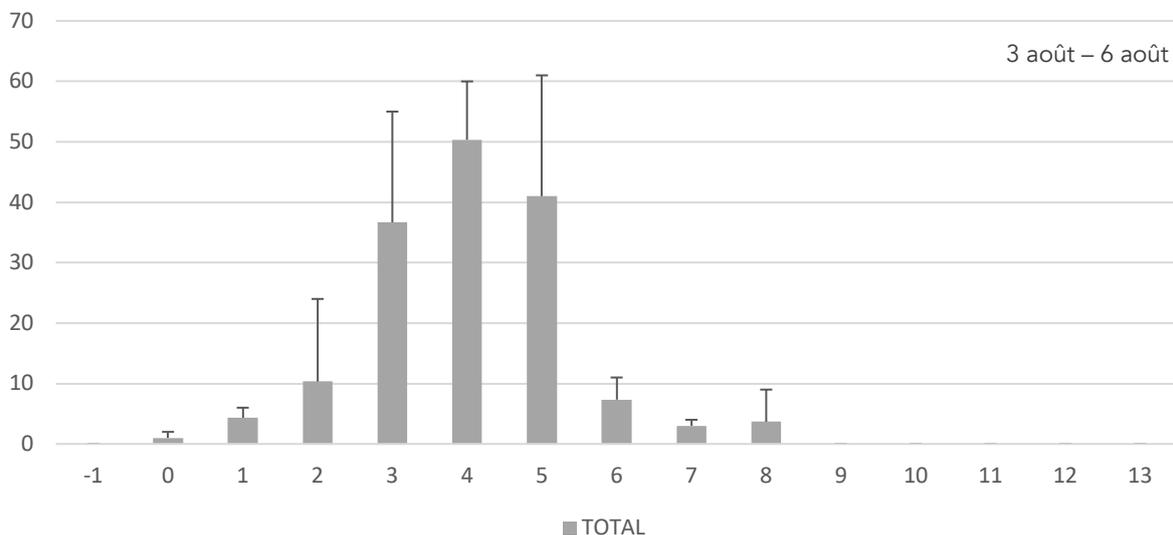


Figure 26 Activité acoustique du Murin à oreilles échancrées sur le site des Forges durant le premier passage (du 3 au 6 août 2019). Les barres grises montrent l'activité horaire moyenne, contacts certains et incertains cumulés. Les barres d'erreur correspondent à l'activité maximale enregistrée par heure durant une nuit donnée (contacts certains et incertains cumulés).

Par ailleurs, des **Murins de Natterer** non locaux ont semble-t-il visité le site deux nuits d'affilée durant le second passage : jusqu'à 100 contacts par heure en milieu de nuit le 28 août et jusqu'à 300 le lendemain durant la nuit du 29 au 30 août (Figure 15). Cette période est pourtant peu marquée par le swarming chez cette espèce tardive qui essaime à partir de la seconde moitié de septembre (Parsons et al. 2003, Arthur et Lemaire 2009, Schaik et al. 2015).

### 3. La Cour Neuve (Huismes)

En 2019, ce nouveau site fut principalement actif lors des deux premiers passages (du 6 au 9 août puis du 30 août au 2 sept.). Les espèces les plus contactées furent la Pipistrelle commune, le Murin à moustaches, le Murin de Natterer et Grand rhinolophe.

La **Pipistrelle commune** représente à elle seule 55 % des contacts sur ce site alors qu'elle atteint à peine 20 % des enregistrements réalisés durant l'étude. Cette espèce peut essayer précocement, dès la première décennie d'août (Schaik et al. 2015) mais le swarming débute généralement à la fin août (Arthur & Lemaire 2009). Nos observations correspondent aux deux cas de figure, avec tout d'abord

une forte activité de type swarming mêlée à l'activité d'individus locaux entre le 3 et le 6 août, puis un patron d'activité de swarming entre le 30 août et le 2 sept., sans visible activité d'individus locaux en début de nuit (Figure 20). L'activité horaire semble elle aussi en accord avec la littérature puisque qu'elle démarre assez abruptement 2 heures après le coucher du soleil (Arthur & Lemaire 2009). Chez cette espèce, l'essaimage est principalement lié à un comportement d'accompagnement des jeunes par les femelles pour la reconnaissance des sites d'hibernation (Sendor 2002), pourtant elle est peu représentée sur ce site en hiver avec moins d'une dizaine d'individus. L'hibernation (ou plutôt hibernation pour cette espèce), s'effectue probablement dans le bâti proche du site (deux châteaux) et il est également très possible que des dizaines d'individus échappent à la lampe torche des naturalistes lors des comptages hivernaux de ce site aux nombreuses fissures (Tableau 2).

Chez le **Murin à moustaches**, on observe sur ce site un pic d'activité présentant un patron de swarming durant le second passage uniquement (Figure 25). Ce pic d'activité saisonnier correspond à ce qui a pu être observé en Allemagne et en Angleterre (Parsons et al. 2003, Schaik et al. 2015). Durant ce passage, les contacts certains furent importants (200 contacts par heure) et la somme des contacts certains et incertains a frôlé les 500 par heure en milieu de nuit le 30 août. Il s'agit là d'un chiffre très proche de ce qui a pu être observé chez le Murin de Natterer à la Louère.

Le Grand rhinolophe a montré une forte activité sur le site entre le 30 août et le 2 septembre. L'espèce n'est pas connue pour essaimer de manière aussi spectaculaire que les Myotis par exemple. Les mâles sont sexuellement actifs dès le mois de juillet et ils forment des harems de quelques femelles à partir d'août-septembre. L'activité enregistrée à la Cour Neuve correspond probablement à ces accouplements (Figure 22). Enfin, bien que l'espèce soit présente en hiver dans des effectifs importants (jusqu'à 120 individus), la période de cette activité maximale semble à la fois trop précoce et trop marquée pour être relative à l'installation des individus pour l'hiver.

La **Barbastelle d'Europe** montre quant à elle un patron d'activité de type swarming lors du second passage (du 30 août au 2 sept.) avec jusqu'à 35 contacts par heure en milieu de nuit. Ce chiffre peut sembler faible mais le patron d'activité est assez typique du swarming et diffère notamment de celui des passages 3 et 4, plus creux en milieu de nuit. Une analyse plus fine permettrait de savoir si cette activité par heure est liée à la présence d'un seul individu actif durant 5 minutes ou à celle de plusieurs individus détectés chaque minute (étude du nombre de minutes positives ou de contacts par minute positive).

Enfin, l'activité du Murin de Natterer peut sembler très limitée sur ce site comparativement à la Louère ou à Puits Gibert (Figure 16). En changeant d'échelle, on observe toutefois un patron caractéristique du swarming durant les passages 2 et 3, avec des pics atteignant 20 à 30 contacts certains par heure en milieu de nuit. L'activité est maximale dans la nuit du 30 au 31 août. Bien que ce nombre de contacts soit très faible en comparaison à d'autres espèces, et peut-être non significatif, cette observation est assez surprenante puisque cette espèce est connue pour essaimer tardivement, principalement après le 20 septembre. Par ailleurs, l'activité est très faible sur ce site lors du dernier passage alors qu'elle est encore très élevée à la Louère au même moment (Figure 17).

#### 4. La Louère (Marcé-sur-Esves)

En 2018, le site la Louère avait montré une très forte activité acoustique du Murin de Natterer dans la nuit du 9 au 10 octobre, avec un patron caractéristique et de 500 à 600 contacts certains par heure entre 2 heures et 3 heures du matin. Le phénomène n'avait été observé qu'une seule nuit et l'activité de l'espèce était beaucoup plus basse à la mi-novembre (voir Figure 16, page 22, dans Sansault et al. 2019).

En 2019, les enregistrements ont débuté le 9 août, soit 2 mois plus tôt que l'année précédente. Le site s'est avéré être le plus actif des 4 et presque 60 % des enregistrements sont attribués au **Murin de Natterer**. On retrouve les mêmes patrons d'activité que ceux observés en 2018 et qui correspondent sans aucun doute à du swarming (des observations visuelles ayant été réalisées lors de l'étude de 2018). Malgré les modifications apportées à la méthode d'analyse automatique de Tadarida, on observe un

volume d'activité similaire entre les deux années. En effet, en 2018 le pic avait atteint 600 contacts par heure le 9 octobre (voir Figure 15 page 21 dans Sansault et al. 2019). L'espèce est connue pour ses essaimages impressionnants, ce qui correspond aux résultats de la présente étude : il s'agit en effet de la chauve-souris la plus contactée entre août et octobre, plus de deux fois plus que la Pipistrelle commune ! En revanche, les essaimages, connus pour être assez tardifs et pour s'étendre au moins jusqu'en novembre (Parsons et al. 2003, Arthur & Lemaire 2009, Schaik et al. 2015), ont été observés en 2019 dès le 2 septembre lors du premier passage (Figure 17). Dès début septembre, l'activité fut de surcroît maximale et très régulière (bien plus que durant les passages suivants), indiquant que l'essaimage avait probablement débuté quelques jours ou semaines plus tôt (comme le suggère d'ailleurs une faible activité de type swarming sur le site des Forges dès le 26 août). Sur ce site, l'essaimage diminue par contre très fortement dès la mi-novembre (Sansault et al. 2019).

## 5. Puits Gibert (Beaulieu-les-Loches)

En 2018, une visite du site dans la nuit du 14 au 15 sept. avait montré la présence simultanée d'environ 80 **Oreillards roux** en swarming (comportements de poursuites). Un mois plus tard, une activité d'individus du genre **Plecotus** (Oreillards gris à 75 %) fut enregistrée durant les nuits des 12 au 14 octobre. Globalement, elle présentait un patron de swarming avec entre 80 et 120 contacts (non certains) par heure en milieu de nuit. Le mois suivant, aucune activité ne fut enregistrée.

En 2019, aucune activité de *Plecotus* ne fut enregistrée lors du 1<sup>er</sup> passage du 12 au 15 août (18 contacts au total). Lors du second passage des 5 au 9 sept. (correspondant au premier passage de 2018 durant lequel des individus avaient été observés), une activité de swarming fut enregistrée avec jusqu'à 213 contacts de *Plecotus* par heure en milieu de nuit (contacts incertains inclus, 85 % d'Oreillard roux) (Figure 27).

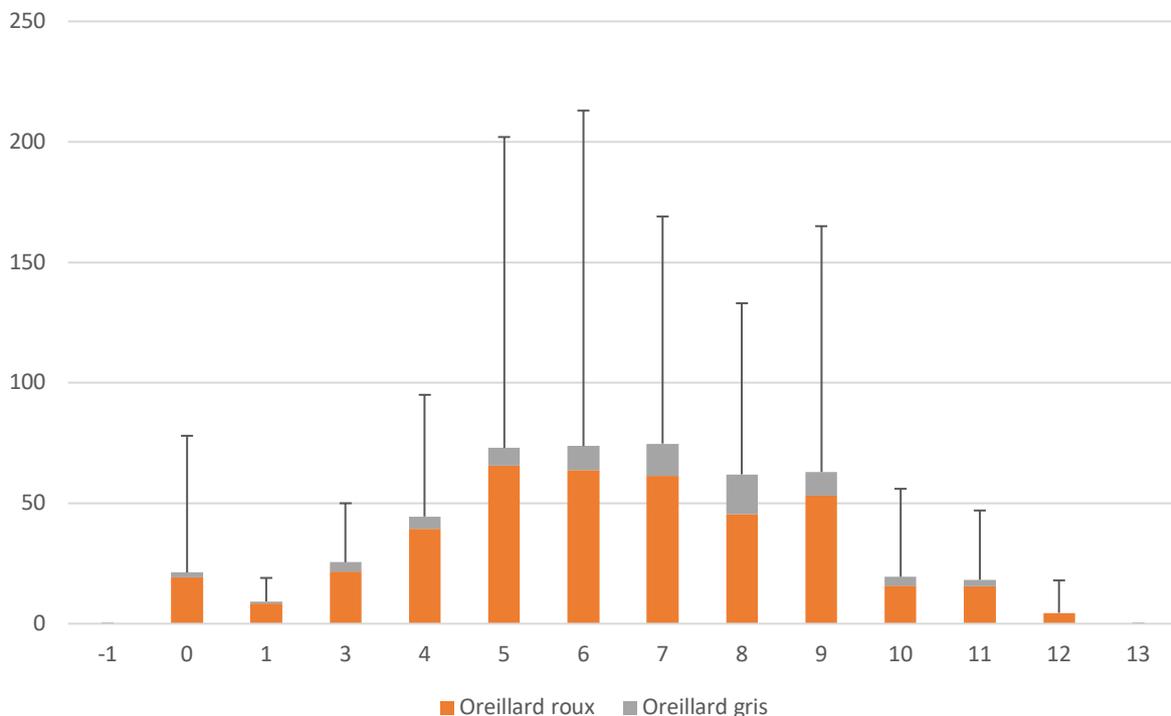


Figure 27 Activité horaire moyenne des deux *Plecotus* à Puits Gibert entre le 5 et le 9 sept. (passage 2), tous types de contacts compris. Les barres d'erreur correspondent à l'activité maximale enregistrée par heure durant une nuit donnée pour les deux espèces (contacts certains et incertains cumulés).

Il serait tentant de rechercher à faire correspondre les effectifs estimés en 2018 au nombre de contacts enregistrés à la même époque en 2019, mais le très faible taux de contacts certains chez les

*Plecotus* (1 à 5 %) montre que *Tadarida* peut encore évoluer pour devenir plus précis dans l'identification de ces espèces. D'ailleurs, il semble que cette amélioration soit déjà visible car les enregistrements réalisés lors du passage 3 sont composés à 72 % d'Oreillard roux, contre 25 % à la même époque en 2018. Durant ce passage du 30 sept. au 4 oct., l'activité des *Plecotus* suit un patron de swarming (visible d'ailleurs chez chaque espèce même si l'activité globale est deux fois moindre que durant le passage précédent. Enfin, lors du passage n°4 du 28 au 31 octobre, l'activité globale des Oreillards est presque inexistante et sans patron particulier.

Chez le **Murin à moustaches**, un patron de swarming est visible sur les contacts incertains lors du second passage. Comme dit précédemment, l'algorithme d'analyse peut confondre les contacts des différentes espèces de *Myotis* (sauf peut-être le Murin de Natterer car cette espèce possède un fort taux de contacts certains par rapport aux autres et sa forte présence sur le site de la Louère n'entraîne pas l'augmentation des contacts des autres *Myotis*).

Déjà observée en 2018, le swarming chez le **Murin de Natterer** est bien visible lors des passages 2 et 3 (Figure 18) (voir paragraphe suivant pour plus de détails).

### B. Quel est l'impact des grilles de Puits Gibert ?

Le site de Puits Gibert est géré par le Conservatoire d'Espaces Naturels de la région Centre-Val de Loire. Dans le cadre du plan de gestion, deux grilles furent posées en novembre 2018 au niveau de l'entrée de la Viorne (cette grande carrière possède deux entrées). Installées au niveau d'un puits d'aération et de l'entrée, ces grilles sont constituées de barreaux métalliques horizontaux espacés d'une quinzaine de centimètres du sol au plafond (Figure 28).

Malgré la mise à jour de *Tadarida* entre les sessions de 2018 et 2019, il reste pertinent de comparer le nombre de contacts totaux enregistrés sur place avant et après la pose des grilles.



Figure 28 À gauche : la grille au niveau de l'entrée Viorne. À droite : la grille au niveau du puits d'aération, une trentaine de mètres après l'entrée et à l'aplomb duquel fut posé le micro lors des sessions de 2018 et 2019.

L'activité générale (toutes espèces et tous types de contacts compris) est un peu plus forte mi-octobre 2018 que début octobre 2019 (Tableau 5). La différence entre les deux années est de 700 contacts par nuit en moyenne, soit une diminution de 18 % en 2019. Toutefois, la différence entre les deux années est plus faible que celle observée au sein même des passages qui est d'environ 70 % chaque année entre la nuit la plus active et celle la moins active. Il est donc très difficile de savoir si cet écart est lié à la pose de la grille, à de la variation normale d'activité entre les nuits ou à l'amélioration de la capacité d'analyse de *Tadarida* (chez cette espèce, le taux de faux négatif est passé de 17 % en 2018 à 12 % en 2019). Par ailleurs, si l'on considère uniquement le Murin de Natterer, on remarque que son activité en nombre de contacts certains par heure est plus faible en 2018 (maximum de 140 contacts certains/heure, moyenne de 100) qu'en 2019 (max. 300, moy. 150). Le constat est presque identique pour les contacts totaux : 2018 (max. 298, moy. 250) et 2019 (max. 369, moy. 190), la plus faible moyenne de 2019 pouvant être attribuée à une seule mauvaise nuit durant le passage.

Il semble par conséquent que la seule analyse acoustique ne permette pas de statuer sur l'impact des grilles. Des observations visuelles devront être réalisées en 2020, à la même époque que celles faites en 2018 pour les Oreillards, puis à la période d'activité maximale du Murin de Natterer. Il sera alors possible de voir si les chauves-souris passent à travers les grilles ou si elles utilisent d'autres entrées comme celle (sans grille) située à une cinquantaine de mètres de l'entrée Viorne (Figure 29).

Tableau 5 Nombre de contacts de chiroptères sur le site de Puits Gibert en 2018 et 2019. Les sessions sont classées par période, indépendamment de l'année (les résultats 2018 sont grisés). Les deux sessions comparables sont encadrées.

| Année | Période       | Contacts totaux | Nb_nuits | Moy/nuit | Grille (O/N) |
|-------|---------------|-----------------|----------|----------|--------------|
| 2019  | 12/08 - 15/08 | 558             | 3        | 186      | O            |
| 2019  | 05/09 - 09/09 | 14204           | 4        | 3551     | O            |
| 2019  | 30/09 - 04/10 | 11530           | 4        | 2883     | O            |
| 2018  | 11/10 - 14/10 | 10527           | 3        | 3509     | N            |
| 2019  | 28/10 - 31/10 | 950             | 3        | 317      | O            |
| 2018  | 12/11 - 14/11 | 400             | 2        | 200      | O            |



Figure 29 Large ouverture vers le ciel à proximité de l'entrée Viorne à Puits Gibert. Située à une cinquantaine de mètres de l'entrée, cette ouverture permet le passage des chiroptères.

C. Comment intégrer les sites de swarming au sein du réseau des ZNIEFF ?

Si l'importance du swarming dans le cycle biologique des chiroptères n'est plus à démontrer (accouplement, maintien du flux de gènes, apprentissage, repérage pré-hivernal), l'importance des sites pour les espèces est plus délicate à mesurer.

Dans un premier temps, il faudra définir chez quelles espèces l'activité d'essaimage au sein d'un site confère à ce site un intérêt particulier (au niveau de l'intérêt ZNIEFF). La liste des espèces déterminantes des ZNIEFF en région Centre-Val de Loire comporte aujourd'hui 16 espèces sur les 25 présentes en régions (Chatton 2013, DREAL 2015), les espèces non déterminantes sont a priori communes et peu sténoèces sur la base des données estivales et hivernales, mais presque tout reste à découvrir sur le nombre de sites d'essaimage qu'elles utilisent. S'il s'avérait que les sites de swarming étaient bien plus rares que les colonies de reproduction ou les sites d'hibernation, ils pourraient alors présenter un intérêt particulier à valoriser au sein du réseau des ZNIEFF. La liste des espèces déterminantes s'en verrait alors augmenter, en précisant que seuls les sites de swarming sont éligibles pour ces espèces. Cette première question entraîne le fait de savoir si un site montre ou non une activité de swarming, et pour quelles espèces. Cela peut se mesurer par l'acoustique (nous l'avons vu) mais aussi par des observations visuelles à la bonne période dans le cas d'espèces assez peu détectées en acoustique mais dont l'activité présente un patron de swarming (voir l'étude de 2018).

Ensuite, il sera nécessaire de statuer sur le besoin ou non d'affiner d'éventuelles conditions de déterminance en fonction par exemple du nombre de contacts ou d'individus détectés durant l'essaimage. Pour le moment, ces sous-conditions ne sont pas précisées dans la liste actuelle concernant les sites d'hibernation ou de reproduction : il n'y a pas d'effectif minimum permettant de justifier la ZNIEFF (seule la présence des espèces et de conditions favorables et durables sont prises en compte). Les propositions se font généralement en fonction de l'importance d'un site ou d'un secteur via le calcul d'une note d'intérêt (Tapiero et al. 2013). La méthodologie actuelle pourrait tout d'abord être appliquée aux sites de swarming, avant d'être éventuellement précisée si besoin. Cela impliquerait un suivi d'au moins 5 saisons sur un site afin de s'assurer que l'essaimage y est durable (ce besoin est d'autant plus fort chez les espèces montrant une activité assez faible malgré un patron de swarming).

Ces questionnements pourront être abordés avec l'animateur du PRA Chiroptères et la DREAL.

## VI. Conclusion

La poursuite des études acoustiques sur le swarming en Indre-et-Loire précise la phénologie du phénomène chez certaines espèces (Murin à moustaches et Murin de Natterer par exemple). Elle permet également d'identifier des sites utilisés lors de cette phase très importante dans le cycle biologique des chiroptères et qui auraient pu passer inaperçus sur la simple base de comptages hivernaux. Le site de la Louère est un bon exemple car il ne compte qu'une cinquantaine d'individus chaque hiver alors qu'il est très utilisé par le Murin de Natterer en période de swarming. Ces données incitent d'ailleurs à réévaluer l'importance de ce site en hiver puisque celui-ci possède un grand nombre de fissures très favorables au Murin de Natterer.

La facilité de mise en place de la méthode acoustique pour mesurer une activité de swarming (chez les toutes les espèces ou une espèce particulière au sein d'un site) permet d'envisager d'intégrer des sites utilisés en période d'essaimage, mais dont l'intérêt en période d'élevage des jeunes ou d'hibernation n'est pas reconnu, au réseau des ZNIEFF. La méthodologie devra être rapidement discutée avec l'animateur du PRA et la DREAL (quelles espèces, durée du suivi préalable, etc.).

Cette méthode ne permet toutefois pas de répondre à toutes les questions et il est pertinent de la compléter par des observations visuelles (ou éventuellement par des captures) ou d'augmenter le nombre d'enregistreurs (à l'échelle du territoire afin d'augmenter le nombre de sites suivis et d'obtenir des données simultanées, ou à l'échelle du site dans le cas de réseaux complexes avec plusieurs entrées). En effet, la simple analyse de l'impact de la pose de grilles sur un site s'avère en définitive assez difficile sur la base des seules données acoustiques et elle doit être complétée par des observations en temps réel permettant d'apprécier les comportements des individus face aux grilles et les entrées utilisées. De manière générale, il est aujourd'hui impossible de faire correspondre un nombre de contacts par heure à des effectifs en présence. La comparaison avec des sites déjà étudiés et au sein desquels des captures et enregistrements furent réalisés en parallèle n'est malheureusement pas pertinente (bien que tentante) compte-tenu des forts biais dans la méthode d'enregistrement acoustique. Une étude dans ce sens sera réalisée en 2020.



Figure 30 Oreillard roux sur un site de swarming.

## VII. Bibliographie

- Arthur L. & Lemaire M., 2009. Les Chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Collection Parthenope, Publications scientifique du Muséum. Biotope éditions, Mèze. 544 pp.
- Barclay R.M.R. & Thomas D.W., 1979. Copulation call of *Myotis lucifugus*: a discrete situation-specific communication signal. *Journal of Mammalogy* 60, 632–634.
- Barclay, R.M.R., Fenton, M.B., Thomas, D.W., 1979. Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus* II. Vocal communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6, 137– 146.
- Burns L.E. & Broders H.G., 2015. Maximizing mating opportunities: higher autumn swarming activity in male versus female *Myotis* bats, *Journal of Mammalogy*, 96(6): 1326- 1336.
- Chatton T. (coord.), 2013. Liste rouge des Chiroptères de la région Centre : 445-453, in Nature Centre, Conservatoire botanique national du Bassin parisien, 2014. Livre rouge des habitat naturels et des espèces menacés de la région Centre. Nature Centre éd., Orléans, 504 pp.
- DREAL Centre-Val de Loire, 2015. Liste des espèces de mammifères déterminantes : les Chiroptères. 3 pp.
- Fenton M. B., 1969. Summer activity of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) at hibernacula in Ontario and Quebec. *Can. J. Zool.* 47: 597–602.
- Furmankiewicz J., 2004. Mating behaviour of brown long-eared bat *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). PhD thesis, University of Wroclaw, Poland. [in Polish]
- Furmankiewicz J., 2008. Population size, catchment area, and sex- influenced differences in autumn and spring swarming of the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*).
- Glover, A.M., 2006. The ecology and conservation of cave-roosting bats in the Yorkshire Dales. PhD thesis, University of Leeds, UK.
- Glover A.M. & Altringham J.D., 2008. Cave selection and use by swarming bat species. *Biological conservation* 141: 1493-1504.
- Hall J.S. & Brenner F.J., 1968. Summer netting of bats at a cave in Pennsylvania, *Journal of Mammalogy*, 49: 779-781.
- Kerth G., Kiefer A., Trappmann C. & Weishaar, M., 2003. High gene diversity at swarming sites suggest hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. *Conservation Genetics* 4, 491– 499.
- Kerth G. & Morf L., 2004. Behavioural and genetic data suggest that Bechstein's bats predominantly mate outside the breeding habitat. *Ethology* 110, 987–999.
- Parsons K.N. & Jones G., 2003. Dispersion and habitat use by *Myotis daubentonii* and *Myotis nattereri* during the swarming season: Implications for conservation. *Animal Conservation* 6, 283– 290.

Parsons K. N., Jones G., Davidson-Watts I. & Greenaway F., 2003. Swarming of bats at underground sites in Britain – implications for conservation. *Biol. Conserv.* 111: 63– 70.

Rivers N.M., Butlin R.K. & Altringham J.D., 2005. Genetic population structure of Natterer's bats explained by mating at swarming sites and philopatry. *Molecular Ecology* 14, 4299– 4312.

Rivers N.M., Butlin R.K. & Altringham J.D., 2006. Autumn swarming behaviour of Natterer's bats in the UK: Population size, catchment area and dispersal. *Biological Conservation*, 127: 215-226.

Sansault E., Bocquier R., Dhuicque V., 2019. Plan régional d'actions en faveur des Chiroptères. Recherche de sites de swarming en Indre-et-Loire, saison 2018. Association Naturaliste d'Étude et de Protection des Écosystèmes CAUDALIS, DREAL Centre-Val de Loire. 26 pp.

Sendor T., 2002. Population ecology of the pipistrelle bat (*Pipistrellus pipistrellus* Screeber, 1774): the significance of the year-round use of hibernacula for life histories. 148 pp.

Schaik J., Janssen R., Bosch T., Haarsma A.-J., Dekker J.J.A. & Kranstauber B., 2015. Bats Swarm Where They Hibernate: Compositional Similarity between Autumn Swarming and Winter Hibernation Assemblages at Five Underground Sites. *PLoS ONE* 10(7): e0130850. doi:10.1371/journal.pone.0130850

Tapiero A., Biégala L., Brisorgueil A., Dubos T., Mème-Lafond B., Parmentier E., Pavisse R., Roué S., Vinet O. & Tillon L., 2013. Guide méthodologique de hiérarchisation des sites protégés et à protéger à Chiroptères. 15 pp.

Thomas D.W., Fenton M. & Barclay R.M.R., 1979. Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6:129-136.

Veith M., Beer N., Kiefer A., Johannesen J. & Seitz A., 2004. The role of swarming sites for maintaining gene flow in the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). *Heredity* 93, 342– 349.