

Effets de différents spectres lumineux sur l'activité et le déplacement des chiroptères le long d'une lisière forestière

Iuna Thomas

▶ **To cite this version:**

Iuna Thomas. Effets de différents spectres lumineux sur l'activité et le déplacement des chiroptères le long d'une lisière forestière. Sciences du Vivant [q-bio]. 2019. dumas-02385738

HAL Id: dumas-02385738

https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02385738

Submitted on 29 Nov 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AGROCAMPUS OUEST

☐ **CFR Angers**

☑ **CFR Rennes**

Année universitaire : 2018 - 2019 Spécialité : Master 2 de Modélisation en Ecologie	**Mémoire de fin d'études** ☑ d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage ☐ de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage ☐ d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

Effets de différents spectres lumineux sur l'activité et le déplacement des chiroptères le long d'une lisière forestière

Par : Iuna THOMAS

Soutenu à Rennes le 13 juin 2019

Devant le jury composé de :

Président : Cédric WOLF (MC U. Rennes 1)

Enseignant référent : Frédéric HAMELIN (MC AGROCAMPUS OUEST)

Autres membres du jury :

Marie-Pierre ETIENNE (MC U. Rennes 1)

Etienne SIROT (MC U. Bretagne Sud)

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation
«Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France»
disponible en ligne http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr

Remerciements

Je tiens à remercier Kevin Barré, mon maître de stage, pour son soutien, ses conseils et son encadrement de qualité. Je tiens également à remercier Isabelle Le Viol et Christian Kerbiriou, qui ont co-encadré mon stage avec bienveillance et qui m'ont toujours donné des conseils pertinents.

Merci à Frédéric Hamelin et à Cédric Wolf, responsables du Master Modélisation en Ecologie, pour leur supervision tout au long de cette année de master.

Je remercie également Marie-Pierre Etienne et Etienne Sirot pour avoir accepté d'évaluer ce mémoire.

Agrocampus Ouest et l'Université de Rennes 1 ont toute ma gratitude pour la formation de qualité que j'ai reçu.

Je remercie aussi le Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation du Muséum national d'Histoire naturelle de m'avoir accueilli au sein de leur structure lors de mon stage de fin d'étude.

Cette recherche a reçu le soutien de la Fondation pour la recherche sur la biodiversité et ses partenaires (FRB - www.fondationbiodiversite.fr)

Abréviations

AIC : Critère d'Information d'Akaike

DTA : Différence de Temps d'Arrivée

Table des matières

Introduction 1
Pressions anthropiques sur la biodiversité 1
Rôles biologiques de la lumière 2
Effets de la lumière artificielle la nuit sur le mouvement et la distribution spatiale des espèces animales 2
Conséquences des perturbations spatio-temporelles liées à la lumière artificielle la nuit sur les populations 3
Les chiroptères comme espèces indicatrices 4
Expérimentation réalisée 5
Matériel et méthodes 6
Sites d'étude 6
Design expérimental 7
Collecte des données acoustiques 8
Identification des espèces 9
Calcul des traversées 11
Traversées latérales 11
Traversées du cône lumineux 12
Analyses statistiques 13
Influence du spectre lumineux sur l'activité 13
Influence du spectre sur le franchissement du cône lumineux 14
Résultats 15
Activité des chiroptères 15
Influence du spectre lumineux sur l'activité 16
Influence du spectre sur le franchissement du cône lumineux 17
Discussion 24
Influence du spectre lumineux sur l'activité 24
Influence du spectre sur le franchissement du cône lumineux 26
Conclusions et perspectives 28

Introduction

Pressions anthropiques sur la biodiversité

Au siècle dernier, la population mondiale a continué sa croissance exponentielle, passant de moins de deux milliards en 1900 à 6 milliards en 2000, et étant estimée à 10 milliards en 2050 (Population Reference Bureau). La moitié de la surface de la planète a été perturbée à cause des activités humaines, et plus d'un tiers des surfaces terrestres est utilisé pour l'agriculture (Goldewijk et Ramankutty). De plus, la proportion de l'humanité vivant en milieu urbain a augmenté drastiquement (N. B. Grimm et al. 2008), passant de 10% en 1900 à 50% en 2018. Cela a entraîné une augmentation de la taille des villes, que ce soit en nombre d'habitants ou bien en surface occupée (Grimm et al. 2008). Cette augmentation globale de la population et des espaces urbains a eu pour conséquence une augmentation exponentielle des surfaces utilisées pour l'agriculture, une surexploitation de nos ressources, une imperméabilisation accrue des sols, une augmentation de la pollution chimique, du bruit et de la pollution lumineuse engendrées par les activités humaines. Ces différentes menaces, dont la pollution lumineuse dont l'étude est en pleine émergence (Franz Hölker et al. 2010; F. Hölker et al. 2010; Stanley et al. 2015), ont toutes des effets importants sur la biodiversité mondiale (Maxwell et al. 2016).

Depuis le siècle dernier, il y a eu un profond changement de la distribution, de l'intensité et du spectre de la lumière artificielle la nuit (Gaston et al. 2014; Christopher C. M. Kyba et al. 2017). L'éclairage artificiel consomme 6,5% des énergies primaires mondiales (Tsao et Waide 2010), et chaque année, l'émission lumineuse mondiale augmente de 6% (Franz Hölker et al. 2010). Cette utilisation massive de l'éclairage artificiel la nuit a profondément transformé le paysage nocturne à travers le monde. En effet, 20% de la surface terrestre est polluée par de la lumière nocturne (Falchi et al. 2016). La lumière artificielle est principalement liée aux constructions humaines telles que les villes, les usines et les infrastructures de transport (Hale et al. 2013), mais cette lumière peut diffuser bien au-delà des paysages urbains et peut donc affecter une importante proportion des écosystèmes environnants (skyglow) (Christopher C. M. Kyba et Hölker 2013), y compris jusque dans les hotspots de biodiversité et aires protégées (Guetté et al. 2018). La lumière artificielle est donc présente à travers tous les types de paysages (Bennie et al. 2015).

Rôles biologiques de la lumière

La lumière est fondamentale aux écosystèmes biologiques. Il y a toujours eu une alternance entre le jour (lumière d'une intensité de 1000 à 200 000 lux) et la nuit (lumière d'une intensité de 0.0001 à 0.1 lux) (Gaston et Bennie 2014; Tierney et al. 2017). La lumière artificielle, en perturbant ces alternances, affecte donc une large gamme d'organismes vivants, marins ou terrestres, des molécules aux écosystèmes (Gaston et al. 2014). Plus spécifiquement, elle affecte les rythmes journaliers et saisonniers de ces organismes. En effet, la lumière provoque la sécrétion d'une hormone photosensible, la mélatonine, qui est un régulateur des rythmes biologiques et un antioxydant puissant ayant d'importants effets sur la fitness des êtres vivants (Tan et al. 2010, T. M. Jones et al. 2015). De ce fait, la variation de présence, d'intensité et/ou de spectre de la lumière artificielle interfère avec les rythmes journaliers et saisonniers des organismes (animaux, plantes, bactéries) via la mélatonine en modifiant les rythmes journaliers (Dominoni et al. 2013) et saisonniers (Da Silva, Valcu, et Kempenaers 2015) perçus (Jones et al. 2015).

Effets de la lumière artificielle la nuit sur le mouvement et la distribution spatiale des espèces animales

La pollution lumineuse est une menace nouvelle et relativement peu connue sur la biodiversité. Certaines espèces fuient les zones illuminées (Davies, Bennie, et Gaston 2012), par exemple car ils ont par exemple besoin d'une faible luminosité pour que leurs photorécepteurs fonctionnent correctement (Buchanan 1993). De façon similaire, de nombreuses espèces animales se déplaçant la nuit utilisant la lumière de la lune et la lumière polarisée des étoiles pour se déplacer (Dacke et al. 2003). Or, l'augmentation des émissions de lumière nocturne peut diminuer la visibilité des étoiles et donc perturber l'orientation des individus (Kyba et al. 2011). De plus, la direction de la migration des oiseaux est décidée par magnétoréception grâce à des photorécepteurs, et la lumière rouge peut perturber ce mécanisme (Wiltschko et al. 1993). Enfin, en présence de lumière artificielle, le risque de prédation des individus est potentiellement accru car il sont alors plus facilement détectables, ce qui a pour conséquence de faire éviter les zones illuminées à certaines espèces (Farnworth et al. 2019).

Au contraire, certaines espèces peuvent profiter de la lumière accrue pour se déplacer (Rodríguez et al. 2018) ou chercher de la nourriture la nuit (Santos et al. 2010). D'autres sont attirées par les points lumineux, comme les insectes, menant à une accumulation de biomasse dans les zones illuminées et vidant les zones sombres alentours de leur biomasse (Eisenbeis 2006). Selon la place de ces espèces qui sont attirées ou qui fuient la lumière dans le réseau trophique, elles peuvent perturber

les communautés locales via des modifications directes et indirectes (Sanders et Gaston 2018). Par exemple, la présence d'insectes sous les lampadaires allumés attire certains prédateurs, tels que certaines espèces de chiroptères, qui n'auraient pas le même comportement s'il n'y avait pas d'insectes sous ces lampes (Rydell 1992).

Conséquences des perturbations spatio-temporelles liées à la lumière artificielle la nuit sur les populations

La lumière artificielle la nuit exerce une forte pression de sélection sur les organismes vivants dans des environnements urbains car elle peut perturber leur comportement (Hoffmann, Palme, et Eccard 2018), leurs interactions sociales, leur survie, leur reproduction (Ikeno, Weil, et Nelson 2014) et leur physiologie (Dominoni et al. 2013). D'une part, elle fragmente les paysages, altérant le mouvement des animaux autour des espaces éclairés artificiellement (Gaston et Bennie 2014), ce qui peut provoquer un isolement spatial des populations. En effet, la lumière peut alors faire office de barrière, interrompant les continuités écologiques nécessaires aux individus pour se déplacer entre plusieurs espaces naturels en milieu urbain. D'autre part, la lumière artificielle la nuit peut entraîner une asynchronie de phénologies entre les zones éclairées et les zones non éclairées. Par exemple, les mésanges charbonnières sont actives plus tard le soir et plus tôt le matin en zone éclairée la nuit qu'en zone non éclairée (de Jong et al. 2016). Ces facteurs ont récemment été suggérés comme exerçant une importante pression évolutive sur beaucoup de taxons en altérant la sélection naturelle, la dérive génétique et les flux de gènes (Hopkins et al. 2018). Un exemple particulièrement intéressant d'isolation génétique est celui d'une espèce de papillons de nuit dont les individus provenant de pontes en milieu urbain sont moins attirés par la lumière que ceux provenant du milieu rural, suggérant une forte sélection des individus peu attirés par la lumière par prédation par les chiroptères sous les lampadaires des individus les plus attirés (Altermatt et Ebert 2016).

Enfin, la lumière artificielle la nuit impacte particulièrement les espèces nocturnes, qui constituent 30% des vertébrés et 60% des invertébrés (F. Hölker et al. 2010). C'est donc une grande menace émergente pour la biodiversité. Un des enjeux pour la sauvegarde de la biodiversité est donc de réduire la pollution lumineuse tout en s'adaptant aux sociétés humaines.

Les chiroptères comme espèces indicatrices

Dans ce contexte, les chiroptères, un taxon de mammifères nocturnes, constituent un groupe intéressant à étudier. En effet, toutes les espèces métropolitaines sont insectivores et les insectes sont attirées par la lumière de façon différentielle selon la longueur d'onde de celle-ci (Owens et Lewis 2018). La concentration des proies sous les lampadaires attire certaines espèces de chiroptères, tandis que d'autres demeurent lucifuges (Spoelstra et al. 2017). Les paramètres lumineux tels que l'intensité et le spectre sont connus pour beaucoup les influencer, ce qui en fait des organismes d'étude intéressants.

Les chiroptères sont un taxon de prédateurs permettant d'étudier une partie des réseaux trophiques avec une relative facilité, les chiroptères émettant des cris d'écholocation pour chasser. Il est alors possible soit de procéder à une analyse directe de ces cris sur le terrain, soit de les enregistrer de façon automatique et d'étudier le comportement des chiroptères à partir des enregistrements acoustiques. Cependant, les chiroptères ont principalement été étudiés par des analyses sur l'activité, définie comme le nombre de passages de chiroptères enregistrés à proximité des enregistreurs acoustiques, ces méthodes ne permettant pas de dénombrer les individus. Cependant les effets observées à partir de l'activité des chiroptères sont parfois contraires entre l'échelle locale, où certaines espèces sont attirées par la lumière (Spoelstra et al. 2017), et régionales, où des espèces considérées comme tolérantes à la lumière (*Pipistrellus pipistrellus* par exemple) sont en fait repoussées par la lumière (Pauwels et al. 2019). Le fait que les chiroptères fuient la lumière à l'échelle régionale implique des pertes de connectivités entre les habitats s'il y a une zone éclairée entre eux, d'autant plus si ces zones éclairées sont le long de continuités écologiques utilisées par les chiroptères pour se déplacer (lisières arborées, rivières etc.). Pour le moment, les études fonctionnelles traitant du déplacement d'un point à un autre par les chiroptères sont rares (Hale et al. 2015; Zeale et al. 2018; Stone, Jones, et Harris 2009). De plus, aucune étude n'a encore été faite sur l'effet de différents types de spectre lumineux sur le déplacement d'espèces considérées comme tolérantes à la lumière. Un enjeu majeur est donc de réussir à mieux évaluer les impacts des paramètres lumineux sur lesquels il est possible d'agir pour réduire les impacts de la lumière artificielle la nuit, notamment en termes de perte d'habitat et de connectivité. De nouvelles études comportementales et fonctionnelles renseignant plus précisément sur les réactions face à la lumière lors de déplacement le long de continuités écologiques doivent donc être effectuées.

Expérimentation réalisée

Les données utilisées dans cette étude ont été récoltées sur des sites expérimentaux avec très peu de pollution lumineuse aux Pays Bas. Chaque site expérimental dispose de lampadaires identiques émettant différents spectres lumineux et placés à des distances standardisées les uns des autres. Les lampadaires de ces sites expérimentaux sont allumés toutes les nuits depuis 2012 (K. Spoelstra et al. 2015), permettant ainsi d'étudier les effets durables de la lumière artificielle.

Ce dispositif expérimental nous permet d'étudier les questions auxquelles nous allons essayer de répondre dans cette étude. L'activité des chiroptères sur ces sites expérimentaux est-elle cohérente avec la littérature ? Cependant, l'activité à elle seule nous donne seulement des informations sur la présence des individus, sans pouvoir isoler de comportement particulier (chasse, transit). De plus, l'activité ne permet pas d'obtenir des informations sur les déplacements des chiroptères. La seconde question à laquelle nous tenterons de répondre est donc de savoir si les déplacements de chiroptères le long des continuités arborées sont affectés par la nature du spectre lumineux et par le comportement de vol.

Au regard des études publiées actuellement, nous nous attendons à ce que l'activité et le déplacement le long des continuités écologiques soit faiblement impactés par les lampes aux spectres émettant peu de longueurs d'ondes inférieure à 600 nm (c'est-à-dire par le orange et le rouge) (Spoelstra et al. 2017). Pour l'activité des chiroptères, nous nous attendons à trouver des résultats similaires à ceux de Spoelstra et al. (2017). Ainsi, nous supposons notamment que l'activité des espèces de milieu ouvert et de haut vol *Nyctalus* et *Eptesicus* ne soient pas dépendantes du spectre, contrairement aux espèces forestières à vol lent des groupes *Myotis* et *Plecotus* et aux espèces de lisière comme le groupe des *Pipistrellus.* Pour les *Myotis* et les *Plecotus*, nous nous attendons à ce qu'ils évitent les lampes blanches et vertes. Pour les *Pipistrellus* au contraire, nous nous attendons à ce qu'elles soient significativement plus abondantes autour des lumières blanches et vertes où les insectes s'accumulent le plus. Concernant les déplacements des chiroptères le long des continuités écologiques, nous pourrions nous attendre à ce que les individus soient perturbés dans leurs déplacements par le blanc et le vert, soit parce qu'ils s'y arrêtent pour se nourrir, soit parce que ces cônes lumineux font office de barrière lié à leur sensibilité à la lumière ou au risque accru de prédation en milieu éclairé. De plus, les individus qui chassent volent plus lentement que les individus en transit (6,7 $m.s^{-1}$ contre 9.3 $m.s^{-1}$ en moyenne) (Grodzinski et al. 2009). Pour les espèces attirées par la lumière, nous supposons ainsi d'une part que les individus volant lentement soient plus sensibles aux différents spectres lumineux du fait de leur comportement de chasse autour de la lumière, et d'autre part que les individus volant plus rapidement soient moins sensibles aux spectres lumineux. A partir de ces hypothèses, un potentiel effet barrière de la lumière ne pourra être démontré qu'en cas d'impact du spectre lumineux sur toutes les vitesses de vol.

Matériel et méthodes

Sites d'étude

Les données ont été récoltées sur cinq sites expérimentaux aux pays bas, situés dans des paysages naturels et avec très peu de pollution lumineuse. Un site est constitué de quatre ou huit (pour le site 4 & 5 et le site 6 & 7 qui sont considérés comme formant chacun un seul site, car ils sont situés au même endroit) transects de 100 m chacun, le long desquels sont disposés cinq lampadaires de 4 m de haut. Sur chaque transect, il y a cinq lampes toutes éclairées de la même couleur : blanches, vertes, rouges, ou des lampadaires témoins qui ne s'allument pas. Toutes les couleurs sont représentées par le même nombre de transect. Les transects coupent perpendiculairement une lisière entre un milieu ouvert et un milieu boisé. Ainsi dans un transect il y a deux lampadaires en milieu ouvert, un lampadaire à la lisière de la forêt, et deux lampadaires à l'intérieur de la forêt (Figure 1). L'éclairage des lampadaires est orienté vers la droite quand on regarde la lisière forestière de face. Les lampadaires sont allumés du lever au coucher du soleil depuis 2012 (Spoelstra et al. 2015; 2017). Les lampes blanches sont des Philips Fortimo White, les vertes des Philips Fortimo ClearSky et les rouges des Philips Fortimo ClearField (voir annexe 1 pour la composition spectrale). Les lampadaires ont une intensité lumineuse correspondant à celle utilisée pour éclairer les routes de campagne, selon les standards CIE (Commission Internationale de l'Eclairage. Vienna: CIE 2010). Les lampes produisent une quantité négligeable de lumière UV et ne produisent aucun son entre 0 et 120 kHz (K. Spoelstra et al. 2015).

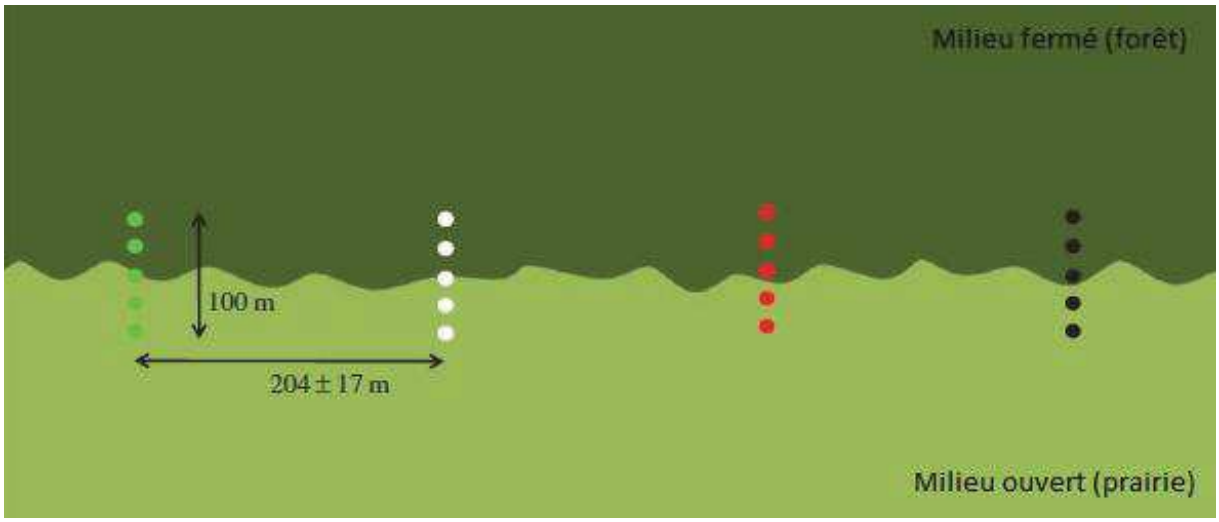
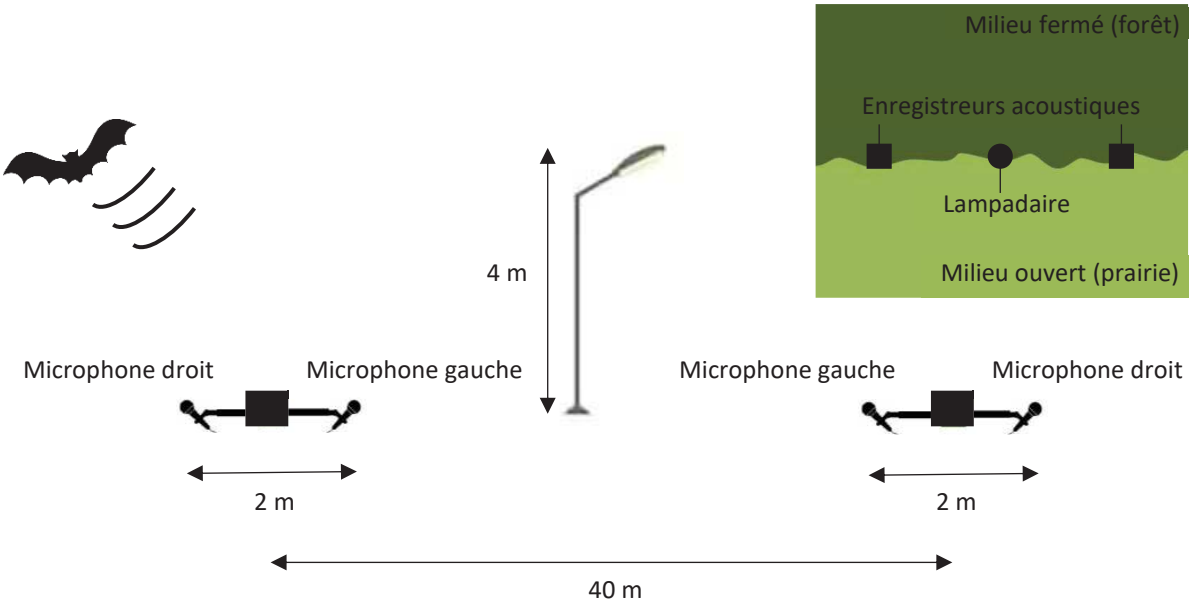


Figure 1. Schéma d'un site expérimental. Les 4 transects sont perpendiculaires à la lisière forestière. Les transects font 100 m de long sont constitués de lampadaires de 4 m de haut. Les transects sont parallèles les uns aux autres. La distance entre les transects varie selon les contraintes locales. Une couleur de lampe a été attribué au hasard à chaque transect ; un des transect est non-éclairé en permanence (K. Spoelstra et al. 2015).

Design expérimental

Dans le but d'étudier les traversées des cônes lumineux le long de la lisière forestière par les chiroptères, deux enregistreurs acoustiques automatiques (Song Meter SM2Bat+, Wildlife Acoustics Inc.) sont espacés de 40 m le long de la lisière forestière, chacun à 20 m de part et d'autre du lampadaire central de chaque transect (figure 2). Ces deux enregistreurs acoustiques forment une paire. Un même enregistreur acoustique est équipé de deux microphones (SMX-US et SMX-U1, Wildlife Acoustics Inc.) afin d'enregistrer en stéréo chaque séquence émise par un chiroptère. Les deux microphones sont séparés par 2 m de distance. Le microphone du canal gauche a toujours été placé du côté du lampadaire, tandis que celui du canal droit est toujours situé de l'autre côté du SM2Bat+ (Figure 2). Tous les microphones, bien que peu directionnels, ont toujours été placés perpendiculairement à la lisière, légèrement inclinés vers le sol. Ce design expérimental permet de caractériser les traversées de chiroptères en utilisant la méthode de reconstruction acoustique des chemins de vol (Claireau et al. 2019), qui sera détaillée ci-après.

Figure 2. Schéma d'une paire d'enregistreurs acoustiques vue de face et vue du haut.



Collecte des données acoustiques

Les données acoustiques ont été collectées par Kevin Barré pendant huit nuits (Tableau 1) en juillet 2018 sous des conditions météorologiques très favorables et homogènes, c'est-à-dire sans pluie, avec peu de vent (<7 $m.s^{-1}$) et à une température de début de nuit supérieure à 12°C, tel que recommandé par Vigie-Chiro, le programme français de suivi participatif des chiroptères.

L'échantillonnage acoustique est réalisé durant des nuits entières. Il commence une demi-heure avant le coucher du soleil et se termine une demi-heure après le lever du soleil. Chaque nuit, un ou deux sites ont été échantillonnés en fonction du nombre de lampes présentes sur chaque site. Cela signifie que chaque nuit, huit paires d'enregistreurs acoustiques (soit 16 SM2Bat+ et 32 microphones) ont été placés de part et d'autre de huit lampadaires (excepté la dernière nuit où seulement quatre lampadaires ont été étudiés). Au total, nous disposons donc de 120 points d'étude (c'est-à-dire un SM2Bat+ pendant une nuit) différents (16 SM2Bat+ pendant sept nuits + 8 pendant une nuit), ce qui correspond au total à 15 lampes pour chacun des spectres. Cependant, nous étudierons seulement 113 points d'écoutes à la suite de problèmes d'enregistrement sur sept détecteurs. Le déclenchement des enregistrements intervient lorsqu'un son dépasse le bruit ambiant de 6 dB, et l'enregistrement s'arrête lorsqu'il y a une période de silence de plus de deux secondes. La fréquence d'échantillonnage est de 192 kHz pour chaque canal.

Tableau 1. Sites échantillonnés par nuit.

Date\Site	1	3	4 & 5	6 & 7	8
2018-07-09			✓		
2018-07-10				✓	
2018-07-11	✓	✓			
2018-07-12				✓	
2018-07-13			✓		
2018-07-14	✓	✓			
2018-07-15	✓				✓
2018-07-16					✓

Identification des espèces

Dans le but d'identifier les espèces présentes dans les enregistrements acoustiques récoltés, le logiciel Kaleidoscope© (Wildlife Acoustique Inc.) a été utilisé afin d'extraire des fichiers .wav à partir des fichiers .wac (format compressé contenant tous les enregistrements déclenchés). Un facteur d'expansion de temps de 10 a été spécifié afin de rendre les enregistrements lisibles sur spectrogramme pour avoir accès aux critères d'identification visuels et auditifs des espèces (Barataud 2015). Etant donné qu'il n'est pas possible d'être certain du nombre d'individus présents sur un même enregistrement, les fichiers ont été coupés de façon à ce qu'ils fassent cinq secondes maximum, ce qui correspond à la durée moyenne d'une séquence émise par un chiroptère (Kerbiriou et al. 2019). Ces enregistrements sont au maximum de cinq secondes et permettent de standardiser et quantifier l'activité comme étant un nombre de séquences acoustiques émises par un chiroptère.

Les fichiers .wav ainsi obtenus ont été analysés grâce au logiciel *Tadarida* (Bas, Bas, et Julien 2017), qui permet d'identifier les chiroptères grâce aux cris d'écholocation tout en distinguant le nombre d'individus présents simultanément sur chaque séquence. Plus précisément, ce logiciel détecte et extrait automatiquement des centaines de métriques (telles que la durée des cris ou leur fréquence de maximum d'énergie) à partir des cris d'écholocation enregistrés et leur attribue une espèce en associant un indice de confiance (de 0 à 1) à l'identification grâce à un algorithme de *random forest* (Cutler et al. 2007).

Une fois l'identification automatique effectuée par *Tadarida*, certaines séquences acoustiques ont été vérifiées manuellement afin de prendre en compte les erreurs potentielles de l'identification automatique. La méthode suivie permet de s'assurer de la robustesse des résultats de l'identification automatique en ne vérifiant manuellement qu'une petite partie des enregistrements beaucoup trop nombreux pour être vérifiés (Barré et al. 2018). Dans un premier temps, pour cinq espèces (*E. serotinus*, *N. leislerii*, *N. noctula*, *P. nathusii* et *P. pipistrellus*) et deux groupes d'espèces (*Myotis sp.* et *Plecotus sp.*) de chiroptères, un échantillon de 740 séquences de cinq secondes ont été vérifiés manuellement grâce au logiciel BatSound© en suivant les critères d'identification visuels utilisés dans la plupart des études (Barataud 2015). Au maximum, douze séquences ont été tirées aléatoirement par espèce et par classe de 0,1 d'indice de confiance, en ayant comme contrainte de ne pas pouvoir tirer plus d'une séquence par identifiant site/enregistreur acoustique/microphone afin d'optimiser la représentativité de l'échantillon des séquences vérifiées. S'il y avait moins de douze séquences ayant un identifiant différent, toutes ont été vérifiées manuellement étant donné leur faible nombre. Dans un deuxième temps, les séquences vérifiées manuellement ont permis de modéliser des régressions logistiques entre le succès ou l'échec des identifications automatiques (variable réponse binomiale provenant des

identifications manuelles) et les indices de confiance attribués par *Tadarida* à ces séquences (variable explicative), et ce pour chaque espèce ou groupe d'espèce, en utilisant la fonction glm du package R lme4. Ceci a permis de définir l'indice de confiance minimum requis pour chaque espèce ou groupe d'espèce en dessous duquel supprimer toutes les séquences afin d'assurer un taux d'erreur maximum donné dans le jeu de données incluant les séquences vérifiées et non vérifiées. Enfin, le jeu de donnée de sortie (incluant les séquences vérifiées et non vérifiées) de *Tadarida* a été filtré sur deux seuils d'indice de confiance en supprimant les séquences sous ces seuils correspondant à un taux d'erreur maximal de 0,5 et de 0,1. Cela permet de faire des analyses statistiques sur différents seuils de taux d'erreur maximum toléré pour l'identification automatique des espèces et impliquant des compromis faux positifs/vrais positifs très différents (chaque seuil ayant ses limites), puis de vérifier la cohérence des résultats entre les seuils de 0,5 et de 0,1. En effet, un seuil de 0.5 conserve plus de faux positifs (erreurs d'identification automatique) mais permet de faire les analyses sur plus de séquences, bien que cela ajoute du bruit aux analyses statistiques. En revanche, un seuil plus restrictif de 0,1 limite les faux positifs mais supprime plus de vrais positifs, ce qui peut aussi affecter la robustesse des analyses. Nous présenterons ici les résultats obtenus au seuil 0,5, en les confirmant au seuil 0,1, et conclurons seulement si les deux seuils donnent des résultats similaires (Barré et al. 2018).

Tableau 2. Nombre total de séquences acoustiques de chiroptères identifiées automatiquement par Tadarida, nombre de séquences vérifiés manuellement et nombre de faux positifs observés en fonction des classes d'indice de confiance.

Espèce	Limite supérieure des classes d'indice de confiance de l'identification automatique										Total
	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1	
Eptesicus serotinus											
Nombre total	46	818	1903	2642	3325	4053	5483	8052	6426	616	33364
Nombre vérifié	12	13	11	12	12	12	12	12	12	12	120
Faux positifs	11	7	4	3	3	7	3	2	1	0	34.20%
Myotis sp.											
Nombre total	50	329	464	431	353	192	119	109	103	0	2150
Nombre vérifié	12	12	12	12	12	12	12	12	12	0	108
Faux positifs	12	10	7	8	1	0	1	0	0	0	36.10%
Nyctalus leislerii											
Nombre total	17	266	426	278	132	80	47	11	1	0	1258
Nombre vérifié	12	12	12	12	12	12	12	8	1	0	93
Faux positifs	12	8	9	4	1	1	0	0	0	0	37.60%
Nyctalus noctula											
Nombre total	63	801	1893	2135	1675	1486	1878	1930	447	0	12308
Nombre vérifié	12	13	11	12	12	12	12	12	12	0	108
Faux positifs	9	10	10	5	4	0	0	0	0	0	35.20%

Pipistrellus nathusii											
Nombre total	36	558	1737	2169	3344	5868	8106	6014	2026	25	29883
Nombre vérifié	5	12	12	12	12	12	12	12	12	12	113
Faux positifs	5	5	2	1	1	0	0	0	0	0	12.40%
Pipistrellus pipistrellus											
Nombre total	95	1296	3540	4881	7059	11857	21057	44412	76483	2608	173288
Nombre vérifié	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	120
Faux positifs	9	3	3	3	0	1	0	0	0	0	15.80%
Plecotus sp.											
Nombre total	40	223	428	562	395	100	10	0	0	0	1758
Nombre vérifié	12	12	12	12	12	12	6	0	0	0	78
Faux positifs	11	6	0	0	0	0	0	0	0	0	21.80%

Calcul des traversées

A partir des données d'activité de chiroptères (nombre de séquences enregistrées à proximité des enregistreurs acoustiques), il est possible de déterminer le nombre de traversées du cône lumineux du lampadaire en utilisant la méthode de reconstruction acoustique des chemins de vol en une dimension (Claireau et al. 2019).

Traversées latérales

Pour chaque passage de chiroptère et pour chaque détecteur acoustique, la différence de temps d'arrivée (DTA) entre les deux microphones a été calculée, ce qui permet de savoir si l'individu a traversé le plan médian entre les deux microphones et le cas échéant, le sens dans lequel il l'a traversé (figure 3). Le DTA est calculé à partir de caractéristiques de temps et de fréquence des cris d'écholocation récupéré grâce au logiciel *Tadarida* (Bas, Bas, et Julien 2017). Quand le DTA est inférieur à zéro, cela signifie que le chiroptère est dans le plan situé entre les deux enregistreurs acoustiques ; quand il est supérieur à zéro, cela signifie que le chiroptère est à l'extérieur du plan situé entre les deux enregistreurs acoustiques. Quand le DTA change de signe pour au moins 10% des cris d'écholocation pendant l'enregistrement, cela signifie que le chiroptère a traversé le plan médian entre les deux microphones d'un enregistreur acoustique. Les microphones étant toujours placés de la même manière, il est possible de déterminer dans quel sens un individu traverse le plan médian (figure 3).

Traversées du cône lumineux

A partir du calcul de ces traversées latérales du plan médian entre deux microphones, il est ensuite possible de calculer les traversées totales (c'est-à dire les traversées du plan entre les deux microphones du premier enregistreur acoustique, puis traversée du cône lumineux, puis du second enregistreur) entre les deux enregistreurs acoustiques constituant une paire (figure 3). Pour cela, l'identité de l'espèce et la vitesse minimale de traversée entre les deux enregistreurs sont les deux critères permettant d'associer un individu entrant et un individu sortant de chaque côté du lampadaire.

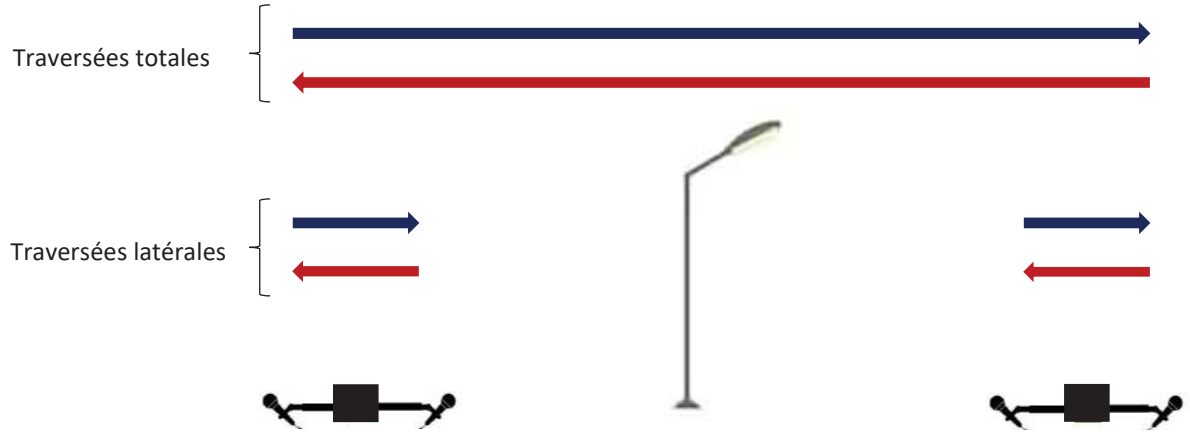


Figure 3. Schéma représentant les traversées latérales et les traversées totales obtenues à partir des enregistrements acoustiques.

La vitesse minimale de traversée entre les deux enregistreurs a été choisie dans un premier temps comme étant la vitesse moyenne de l'espèce ou du groupe d'espèce moins l'écart type correspondant afin de tenir compte de l'incertitude. Cette vitesse moyenne a été calculée à partir de données de trajectographie en trois dimensions récoltées sur les mêmes sites en parallèle des données de traversées en utilisant le même matériel et les mêmes méthodes de calcul et de reconstruction des trajectoires que Ing et al. (2016) (tableau 3). Cette première vitesse minimale de traversée est un bon compromis entre une diminution du bruit de la métrique et une conservation de sa puissance. En effet, pour des vitesses minimales de traversées faible, il est plus probable de détecter des traversées alors qu'il n'y en a pas réellement, si deux chiroptères de la même espèce passent à peu de temps d'intervalle près des deux enregistreurs acoustiques situés de part et d'autre du lampadaire. Au contraire, pour des vitesses minimales de traversées élevées, le nombre de traversées détectées est fortement réduite. Dans un deuxième temps, les traversées totales ont été calculées pour cinq vitesses minimales de traversée échelonnées de 2 $m.s^{-1}$ à 10 $m.s^{-1}$ avec un pas de 2$m.s^{-1}$, afin d'étudier l'évolution des résultats pour différentes vitesses de vol attendues et donc différents comportements.

Un vol lent (6,7 $m.s^{-1}$ en moyenne) sera associé à un comportement de chasse, et un vol rapide (9,3 $m.s^{-1}$) à un comportement de transit entre deux destinations.

Tableau 3. Vitesses moyennes en $m.s^{-1}$ et écart type par espèce ou groupe d'espèce.

Espèce	*Eptesicus serotinus*	*Myotis sp.*	*Nyctalus leislerii*	*Pipistrellus nathusii*	*Pipistrellus pipistrellus*	*Plecotus sp.*
Moyenne	7.025	7.025	7.464	7.413	6.340	6.789
Ecart type	2.644	2.108	2.919	2.767	2.177	1.842

Analyses statistiques

En premier lieu, à partir des vérifications manuelles des espèces de chiroptères, une ANOVA a été faite afin de tester une éventuelle corrélation entre le succès de l'identification automatique (0 ou 1) et le spectre des lampes (blanc, vert, rouge, non éclairé). Le résultat montre que ces deux variables sont faiblement corrélées (p-value = 0,032).

Tous les modèles présentés ci-dessous ont été comparés à un modèle aléatoire (effets aléatoires inclus) grâce au critère d'information d'Akaike (AIC) afin de s'assurer que les modèle étudiés sont plus vraisemblables que des modèles aléatoires (effets aléatoires inclus) (Mac Nally et al. 2018). De plus, les coefficients de corrélation ainsi que les résidus des modèles ont systématiquement été vérifiés.

On dispose d'une part d'un jeu de donnée sur l'activité, qui est le nombre de séquences de chiroptères détectées par un enregistreur acoustique (quantification de l'activité à défaut de pouvoir quantifier l'abondance en individus à partir des signatures acoustiques), et d'autre part d'un second jeu de donnée sur le nombre de traversées du cône lumineux le long de la lisière forestière.

Influence du spectre lumineux sur l'activité

La première analyse réalisée a pour but de savoir si l'activité (variable réponse) varie significativement en fonction du spectre (variable explicative) émis par le lampadaire pour chaque regroupement d'espèces en utilisant des modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM, package R MASS) avec une distribution d'erreur binomiale négative au vu de la nature des données (comptage) (Zuur et al. 2009). Les espèces acoustiquement et écologiquement proches ont été regroupées ensemble. Trois regroupements d'espèces sont ainsi étudiés : *Eptesicus sp.* et *Nyctalus sp*. d'une part, *Myotis sp.* et *Plecotus sp.* d'autre part, et enfin *Pipistrellus sp.* (Spoelstra et al. 2017). Un modèle pour chaque regroupement d'espèces a été réalisé, ainsi qu'un modèle global regroupant toutes les espèces.

Un effet aléatoire sur le site d'échantillonnage a été inclus au modèle afin de prendre en compte les potentielles variations paysagères et météorologique entre les sites échantillonnés simultanément chaque nuit et couvrant l'ensemble des spectres de manière équilibrée. Un second effet aléatoire a été mis sur l'espèce afin de prendre en compte les différences entre espèces au sein d'un regroupement d'espèces. Le modèle complet est écrit comme suit :

Activité ~ Spectre + 1|Site + 1|Espece

Influence du spectre sur le franchissement du cône lumineux

La seconde analyse menée avait pour but d'analyser le nombre de traversées totales (c'est-à-dire de traversées du cône lumineux) en fonction du spectre et du côté de la lampe pour chaque espèce et pour, dans un premier temps, une vitesse minimale de traversée correspondant à la différence entre la vitesse moyenne de l'espèce et son écart type, puis dans un second temps pour plusieurs vitesses minimales de traversée (de 2 $m.s^{-1}$ à 10 $m.s^{-1}$ avec un pas de 2$m.s^{-1}$), en utilisant également des GLMM pour chaque espèce, de la même façon que pour l'activité ci-dessus. Nous avons pris en compte le côté de la lampe par lequel le chiroptère commence la traversée car les lampadaires éclairent plus un côté du plan de traversée que l'autre du fait de leur orientation. Cependant, le nombre de traversées totales était fortement corrélé positivement (0,61) à l'activité (p-value = $2{,}2.10^{-16}$, test de Pearson). Ceci n'est pas étonnant du fait que la probabilité de détecter une traversée dépend totalement de la quantité d'activité, cette dernière étant elle-même potentiellement dépendante du spectre et n'informant donc pas sur l'impact du spectre sur le franchissement du cône lumineux. Au vu de cette corrélation et de quelques vérifications (à l'aide des mêmes modèles que ceux utilisés pour l'activité) démontrant que cette variable est le reflet exact des résultats sur l'activité, nous n'étudierons donc pas le nombre de traversées totales en fonction du spectre car les résultats attendus sont similaires à ceux de l'activité. Afin de s'affranchir de cette corrélation, nous avons choisi de travailler en relatif. Le modèle choisi étudie donc le rapport entre le nombre de chiroptères effectuant une traversée totale du plan entre les deux détecteurs acoustiques (et donc une traversée du cône lumineux) et ceux n'effectuant qu'une traversée latérale entrante (variable réponse) (figure 3). De cette façon, on peut obtenir la probabilité qu'un individu effectue une traversée totale à partir du modèle. Le spectre, le côté de la lampe et l'interaction entre les deux ont été placés comme variables explicatives. Cette analyse a également été réalisée en utilisant des modèles linéaires mixtes généralisés avec une distribution d'erreur binomiale (Zuur et al. 2009). Dans ce modèle, seul le site a été mis en variable aléatoire, les autres variables n'expliquant pas de variance en tant qu'effets aléatoires. Le modèle complet est écrit comme suit :

(Traversées totales, Traversées latérales entrantes) ~ Spectre + Côté + Spectre:Côté + 1|Site

En plus des modèles par espèce, un modèle global regroupant toutes les espèces a été réalisé.

Résultats

Les résultats présentés ci-dessous sont issus d'analyses réalisées sur des jeux de données filtrés sur un taux maximum d'erreur toléré de 0,5, l'ensemble des résultats ont été vérifiés à un seuil plus restrictif de 0,1 à la fin de cette partie.

Activité des chiroptères

Au total, 246 509 séquences de cinq espèces et deux groupes d'espèces de chiroptères ont été enregistrés pendant huit nuits. L'espèce la plus abondante est *P. pipistrellus* (172 950 passages) qui représente 68% des observations. Les espèces les moins abondantes sont *Myotis* (1 176 passages) et *Nyctalus leislerii* (598 passages). Toutes les espèces sont présentes dans plus de 86% des 113 points d'étude, un point d'étude étant un enregistreur acoustique pendant une nuit donnée (Tableau 4).

Tableau 4. Nombre de séquences acoustiques de chiroptères enregistrées par espèce/groupe d'espèce, pourcentage correspondant des passages totaux et occurrences (pourcentage de présence sur les 113 points d'écoute) en fonction du taux d'erreur maximum toléré pour la sélection des données (données brutes, taux d'erreur maximum toléré de 0.5 et de 0.1).

Species	Nombre de séquences acoustiques enregistrées			% des passages totaux			Occurrence (%)		
	Brutes	0.5	0.1	Brutes	0.5	0.1	Brutes	0.5	0.1
Pipistrellus pipistrellus	173288	172950	163770	68	70	81	100	100	100
Eptesicus serotinus	33364	31221	3102	13	13	2	98	98	88
Pipistrellus nathusii	29883	29576	27061	12	12	13	100	100	100
Nyctalus noctula	12308	9371	5332	5	4	3	99	98	85
Plecotus sp.	1758	1617	1423	1	1	1	98	97	96
Myotis sp.	2150	1176	528	1	<1	<1	98	88	72
Nyctalus leislerii	1258	598	172	<1	<1	<1	97	86	42

Influence du spectre lumineux sur l'activité

Le nombre moyen de séquences acoustiques de chiroptères enregistrées par nuit et par site varie fortement entre les regroupements d'espèces, avec 1248 ± 1921 pour les *Eptsesicus* et *Nyctalus*, 127 ± 83 pour les *Myotis* et *Plecotus* et 9206 ± 7840 pour les *Pipistrellus*.

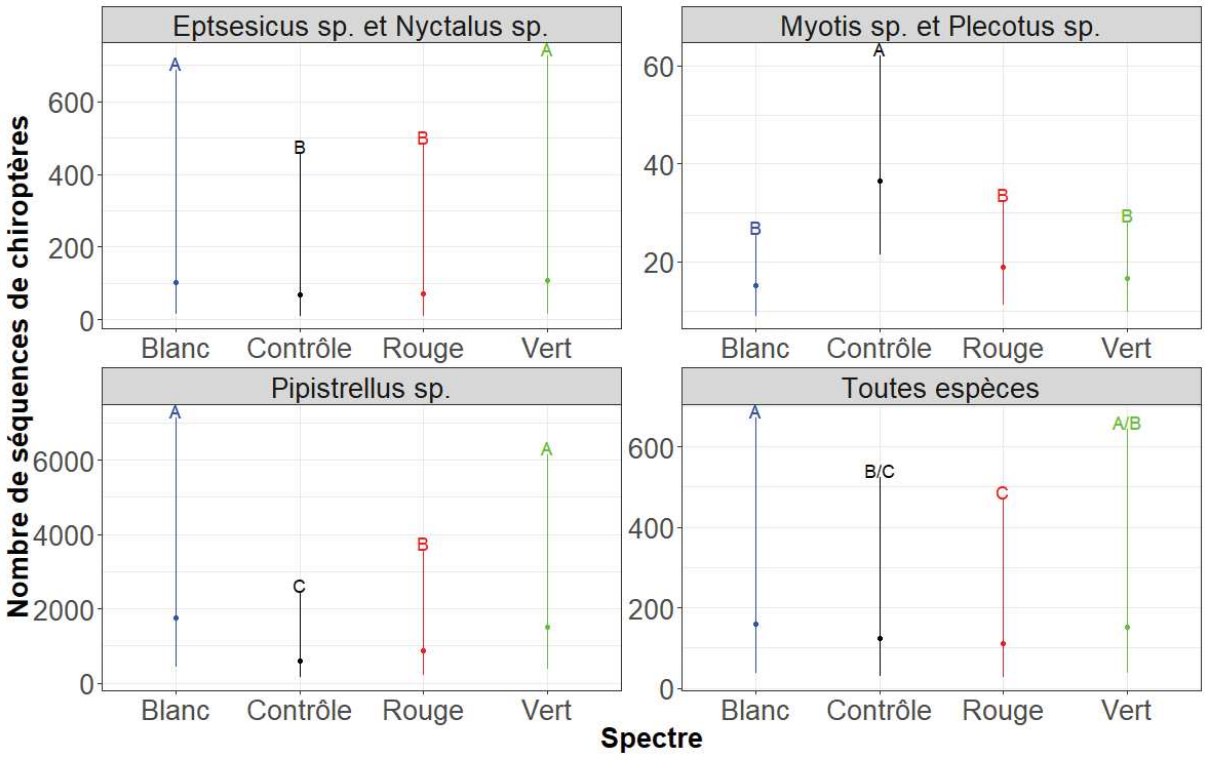


Figure 4. Nombre total de séquences acoustiques de chiroptères enregistrées sur les huit nuits d'échantillonnage estimés à partir d'un modèle linéaire mixte généralisé ayant une distribution binomiale négative des erreurs (link = log) pour les regroupements d'espèces Eptsesicus sp. et *Nyctalus sp.*, Myotis sp. et Plecotus sp., Pipistrellus sp et pour toutes les espèces confondues. Les points représentent l'estimation du modèle, les traits l'intervalle de confiance à 95%. Les lettres capitales indiquent les différences significatives entre les spectres (p-value < 0,05).

Pour les *Myotis* et *Plecotus*, le modèle utilisé montre qu'il y a plus d'activité (nombre de séquences de chiroptères enregistrées à proximité des enregistreurs acoustiques) autour du contrôle qu'autour des autres spectres, toute couleurs confondues. A l'inverse, pour les *Eptsesicus* et *Nyctalus*, on observe significativement plus de chiroptères à proximité des lampes blanches et vertes que des lampes rouges et du contrôle. De manière similaire, le regroupement *Pipistrellus* est significativement plus actif autour les lumières blanches et vertes, puis significativement moins autour des lumières rouges, et encore significativement moins autour des lampadaires non-éclairés. Enfin, le modèle toutes espèces confondues se rapproche des résultats de *Eptesicus*, *Nyctalus* et *Pipistrellus* avec significativement plus d'activité en lumière blanche qu'en lumière rouge et que pour le contrôle (figure

4). Le coefficient de corrélation conditionnel a été vérifié pour les quatre modèles et est toujours supérieur à 0,44.

Influence du spectre sur le franchissement du cône lumineux

Parmi les 246 509 passages de cinq espèces et deux groupes d'espèces de chiroptères enregistrés pendant huit nuits, 11 017 traversées latérales entrantes (traversée entrante du plan situé entre les deux microphones d'un enregistreur acoustique) et 2657 traversées totales (traversée entrante du plan situé entre les deux microphones du premier enregistreur acoustique, puis traversée du cône lumineux, puis traversée sortante plan situé entre les deux microphones du second enregistreur) ont été détectées en tolérant une vitesse minimale de traversée correspondant à la moyenne de la vitesse de l'espèce moins son écart-type (Tableau 5). On rappellera que cette vitesse moyenne a été calculée à partir de données de trajectographie 3D récoltées en parallèle des données de traversées, sur les mêmes sites (Tableau 3).

Tableau 5. Vitesse minimale de traversée, nombre de traversées latérales entrantes et nombre de traversées totales par espèce/groupe d'espèces.

Espèce	Vitesse minimale de traverse ($m.s^{-1}$)	Nombre de traversées latérales entrantes	Nombre de traversées totales
Eptesicus serotinus	4.381	1464	374
Myotis sp.	4.918	98	18
Nyctalus leislerii	4.545	5	1
Nyctalus noctula	4.196	324	53
Pipistrellus nathusii	4.646	1114	274
Pipistrellus pipistrellus	4.162	7953	1930
Plecotus sp.	4.947	59	7

Parmi les 2657 traversées totales détectées, seule l'espèce *P. pipistrellus* a pu être étudiée au niveau de l'espèce. En effet, les autres espèces avaient soient un nombre de traversées trop faible pour que les modèles convergent, soit le modèle correspondant avait un AIC plus élevé que celui du modèle nul. Le modèle regroupant toutes les espèces a également pu être étudié.

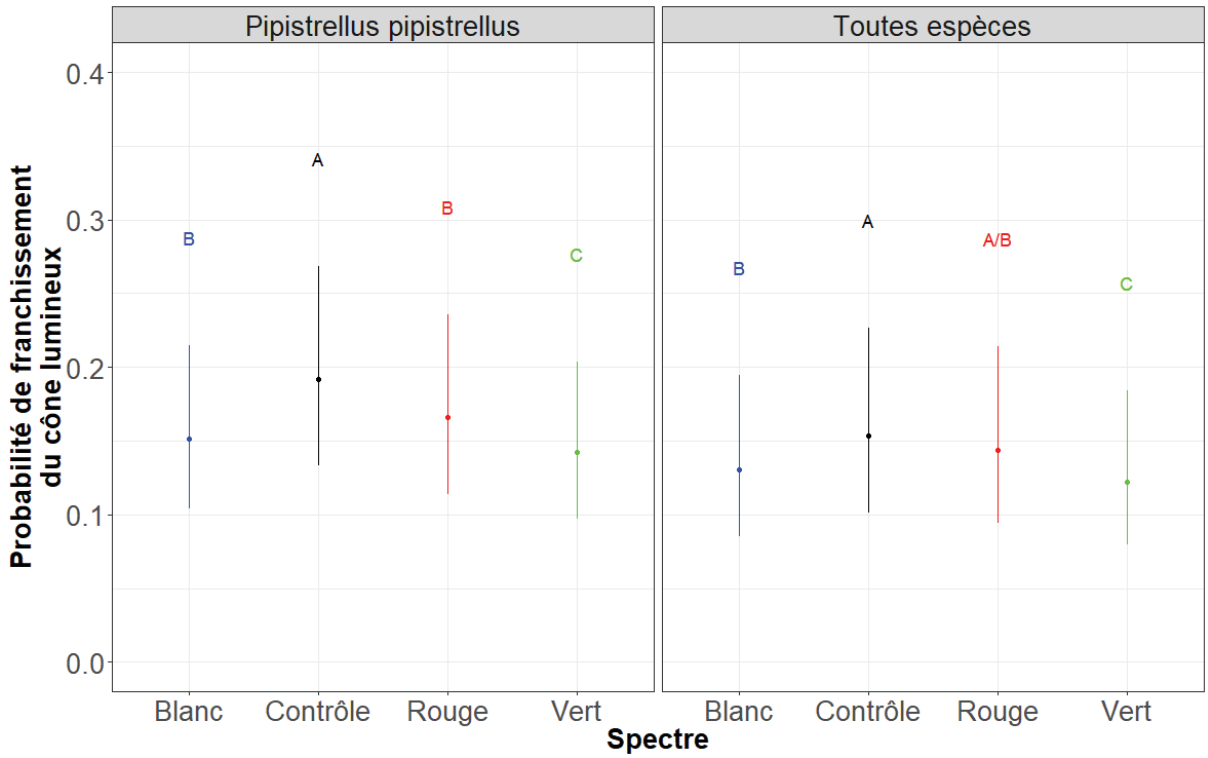


Figure 5. Probabilités qu'un individu effectue une traversée totale estimé à partir d'un modèle linéaire mixte généralisé ayant une distribution binomiale des erreurs (link = logit) pour *P. pipistrellus* et pour toutes les espèces confondues. Les traits représentent l'intervalle de confiance à 95% de l'estimation du modèle. Les points représentent l'estimation du modèle, les traits l'intervalle de confiance à 95%. Les lettres capitales indiquent les différences significatives entre les spectres (p-value < 0,05).

Pour *P. pipistrellus*, le modèle montre que la probabilité de traversée totale (c'est-à-dire la probabilité qu'un individu franchisse le premier SM2Bat+, puis le cône lumineux, puis le second SM2Bat+) au niveau des lampadaires témoin est significativement plus importante qu'au niveau des autres spectres. De plus, au sein des lampes émettant de la lumière, il y a plus de traversées dans le blanc et dans le rouge que dans le vert. Les résultats sont similaires pour le modèle regroupant toutes les espèces, mis à part que dans ce modèle le spectre rouge n'est significativement différent ni du contrôle ni du blanc (figure 5). Le coefficient de corrélation conditionnel a été vérifié pour les deux modèles et est de 0,08 pour le modèle regroupant toutes les espèces et de 0,07 pour *P. pipistrellus*.

Afin de déterminer le potentiel effet barrière de l'éclairage des lisières selon le spectre, la même analyse a été conduite pour cinq vitesses minimales attendues de traversées entre les deux enregistreurs acoustiques. Ces vitesses sont échelonnées de 2 $m.s^{-1}$ à 10 $m.s^{-1}$ avec un pas de 2$m.s^{-1}$.

Tableau 6. Nombre de traversées latérales entrantes et nombre de traversées totales par espèce/groupe d'espèces en fonction de la vitesse minimale de traversée tolérée lors de la construction des traversées.

Espèce	Nombre de traversées latérales entrantes	Nombre de traversées totales				
		2 $m.s^{-1}$	4 $m.s^{-1}$	6 $m.s^{-1}$	8 $m.s^{-1}$	10 $m.s^{-1}$
Eptesicus serotinus	1464	537	403	252	152	107
Myotis sp.	98	34	20	9	0	0
Nyctalus leislerii	1	1	1	0	0	0
Nyctalus noctula	324	73	53	42	27	23
Pipistrellus nathusii	1114	361	302	198	97	54
Pipistrellus pipistrellus	7953	2804	1993	1174	623	402
Plecotus sp.	59	10	9	6	2	2

Le nombre de traversées totales varie fortement selon les vitesses minimales de traversées tolérées, allant de 3820 pour 2 $m.s^{-1}$ à 588 pour 10 $m.s^{-1}$ (tableau 6).

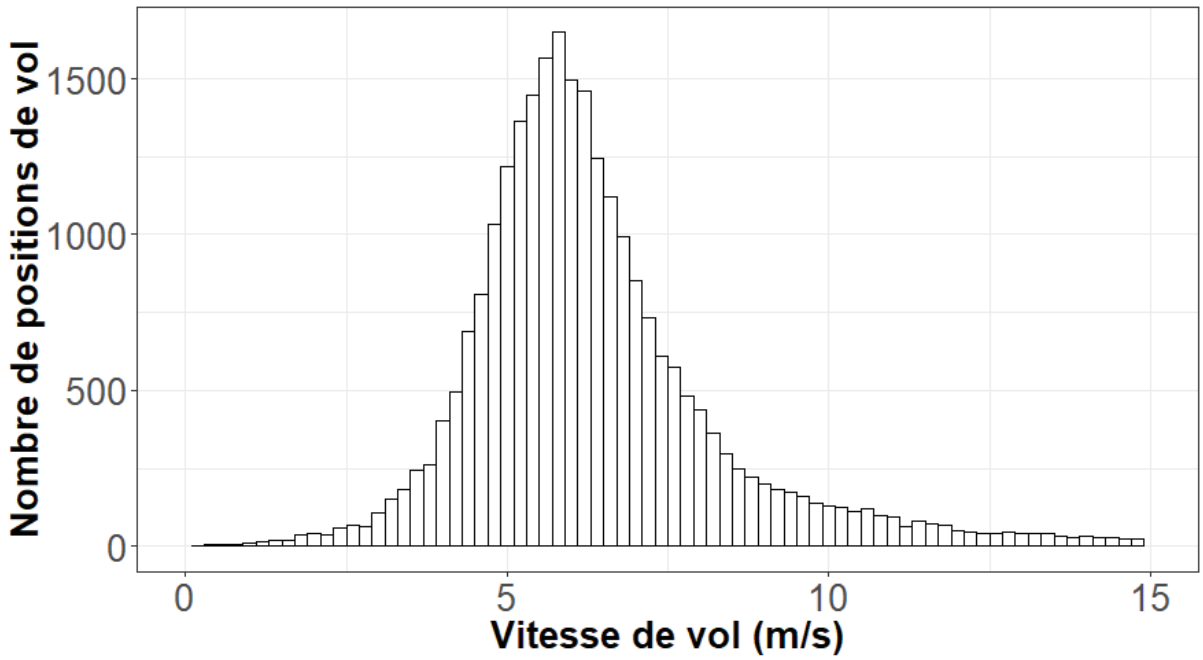


Figure 6. Histogramme des vitesses de vol entre 0 $m.s^{-1}$ et 15 $s.m^{-1}$ pour toutes les espèces confondues. Ces vitesses ont été calculées à partir de données de trajectographie 3D récoltées en parallèle des données de traversées en utilisant le même matériel et les mêmes méthodes de calcul et de reconstruction des trajectoires que Ing et al. (2016).

Les vitesses de vol les plus élevées correspondant majoritairement à du transit rapide avec peu de comportement d'alimentation sont les vitesses les moins utilisées (figure 6).

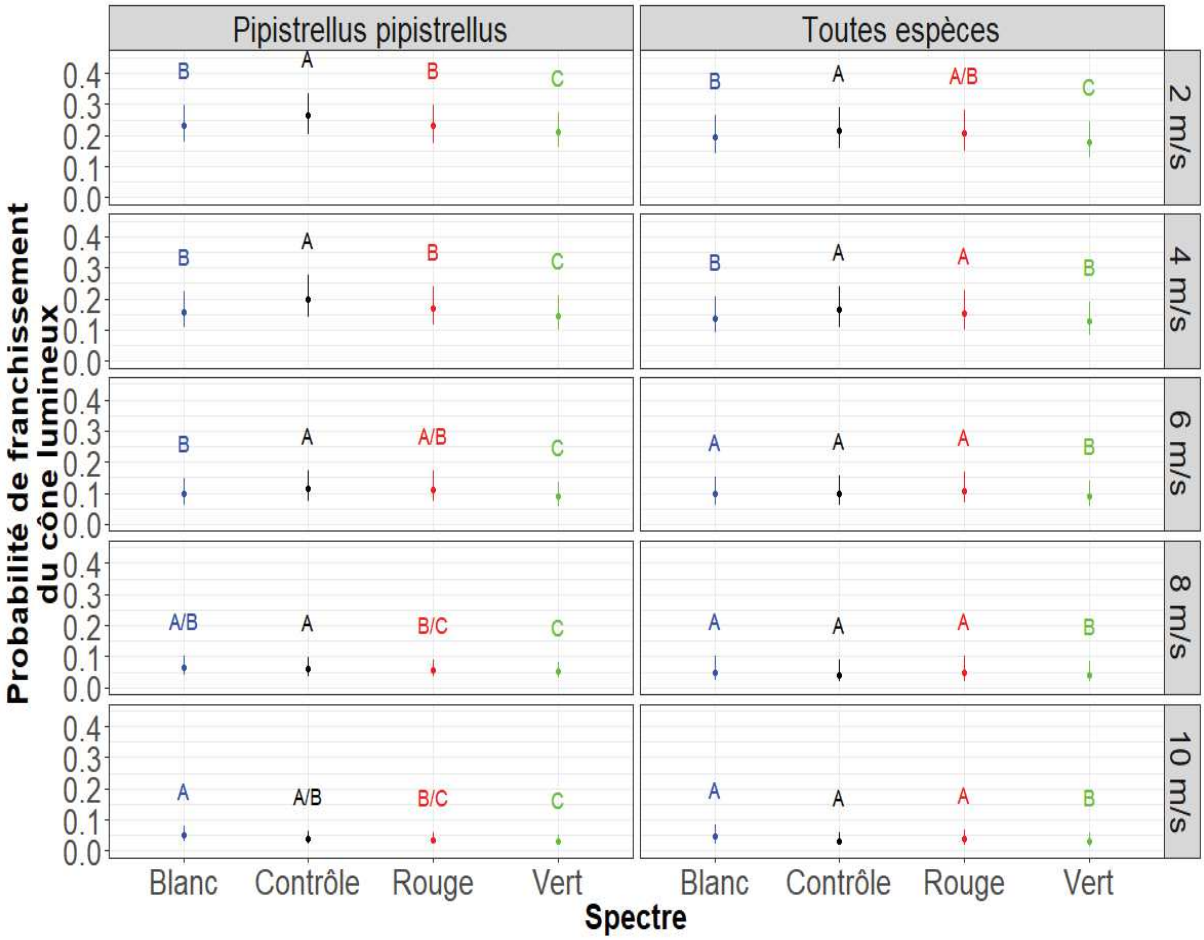


Figure 7. Probabilité qu'un individu effectue une traversée totale estimée à partir d'un modèle linéaire mixte généralisé ayant une distribution binomiale des erreurs (link = logit) pour *P. pipistrellus* et pour toutes les espèces, et ce pour cinq vitesses minimales de traversée (2 $m.s^{-1}$, 4 $m.s^{-1}$, 6 $m.s^{-1}$, 8 $m.s^{-1}$ et 10 $m.s^{-1}$). Les points représentent l'estimation du modèle, les traits l'intervalle de confiance à 95%. Les lettres capitales indiquent les différences significatives entre les spectres (p-value < 0,05).

Pour *P. pipistrellus*, on remarque que pour toutes les vitesses minimales de traversée totale, c'est-à-dire pour tous les comportements de vol (Grodzinski et al. 2009), la probabilité de traversée totale au niveau du contrôle est toujours significativement plus élevée que celle des lampes à spectre vert. De la même façon, il y a toujours plus de traversées au niveau du spectre blanc que du vert. De plus, la probabilité de traversée au niveau du spectre rouge est toujours comprise entre celle du contrôle et celle du vert. On remarquera également qu'il y a significativement plus de traversée au niveau du contrôle que des spectres lumineux blancs, mais uniquement jusqu'à 6 $m.s^{-1}$. De façon similaire, pour le modèle regroupant toutes les espèces, les probabilités de traversée au niveau du contrôle et du spectre lumineux rouge sont significativement plus élevées que pour le spectre vert, et ce pour toutes les vitesses, et donc pour tous les comportements de vol (Grodzinski et al. 2009).

Concernant le blanc en revanche, la probabilité de traversée n'est significativement inférieure à celle des sites contrôles que jusqu'à 4m.s^{-1}, et ne l'est plus pour des vitesses de vol plus élevées (figure 7).

Pour *P. pipistrellus*, le sens de traversée a un effet significatif seulement pour 8 m.s^{-1}, où significativement plus de chiroptères commencent la traversée à partir de l'arrière du lampadaire. Pour le modèle regroupant toutes les espèces, significativement plus de chiroptères commencent la traversée de derrière le lampadaire pour toutes les vitesses supérieures à 6 m.s^{-1}. Les détails des résultats des modèles sont présentés dans le tableau 7.

En observant l'interaction entre le spectre et le côté de la lampe dans les résultats des modèles (tableau 7), on s'aperçoit que quelle que soit la vitesse, la significativité du vert par rapport au contrôle est toujours plus marquée face au lampadaire par rapport à l'arrière du lampadaire, et ce pour le modèle avec toutes les espèces regroupées ainsi que pour le modèle sur *P. pipistrellus*. De même, la différence entre le blanc et le vert est toujours plus marquée à l'arrière du lampadaire par rapport à l'avant.

Le coefficient de corrélation conditionnel a été vérifié pour tous les modèles et est toujours compris entre 0,05 et 0,18.

Tableau 7. Détails des résultats (estimate ± écart-type) de la probabilité qu'un individu effectue une traversée totale estimée à partir d'un modèle linéaire mixte généralisé ayant une distribution binomiale des erreurs (link = logit) pour *P. pipistrellus* et pour toutes les espèces, et ce pour cinq vitesses minimales de traversée (2 m.s^{-1}, 4 m.s^{-1}, 6 m.s^{-1}, 8 m.s^{-1} et 10 m.s^{-1}). Les variables en première position sont les variables en intercept. Le ΔAIC est la différence d'AIC entre le modèle aléatoire correspondant au modèle étudié (effets aléatoires inclus) et le modèle étudié. Les astérisques représentent la p-value. 0,1 < p-value < 0,05 : .. 0,05 < p-value < 0,01 : *. 0,01 p-value < 0,001 : **. 0,001 < p-value < 0 : ***.

Espèce		Toutes espèces	*Pipistrellus pipistrellus*
Vitesse moyenne (m.s^{-1})		6.463915	6.339619
Vitesse minimale de traversée (m.s^{-1})			2
	ΔAIC	**21.96593**	**24.75148**
Côté	(D) Derrière vs. Devant	-0.13094 ± 0.08483	0.007604 ± 0.102498
Spectre	(A) Contrôle vs. Vert	**-0.42206 ± 0.07963 *** **	**-0.469884 ± 0.093958 *** **
	(A) Contrôle vs. Rouge	-0.05682 ± 0.08166	**-0.215447 ± 0.102912 ***
	(A) Contrôle vs. Blanc	**-0.19622 ± 0.07566 ****	**-0.205262 ± 0.089523 ***
	(B) Vert vs. Rouge	**0.36524 ± 0.07702 *** **	**0.25443 ± 0.09384 ****
	(B) Vert vs. Blanc	**0.22583 ± 0.06912 ****	**0.26462 ± 0.07746 *** **
	(C) Rouge vs. Blanc	-0.13939 ± 0.07216 .	0.010185 ± 0.088151
Spectre : Côté	(A) Contrôle vs. Vert	**0.39367 ± 0.11530 *** **	**0.362003 ± 0.134514 ****
	(A) Contrôle vs. Rouge	0.02068 ± 0.12001	0.068650 ± 0.152371
	(A) Contrôle vs. Blanc	0.16151 ± 0.10691	0.061958 ± 0.125548
	(B) Vert vs. Rouge	**-0.37300 ± 0.11593 ****	**-0.29334 ± 0.14286 ***
	(B) Vert vs. Blanc	**-0.23217 ± 0.10203 ***	**-0.30004 ± 0.11380 ****

	(C) Rouge vs. Blanc	0.14082 ± 0.10758	-0.006698 ± 0.134242
Vitesse minimale de traversée ($m.s^{-1}$)			4
	ΔAIC	**24.32407**	**31.06983**
Côté	(D) Derrière vs. Devant	-0.14980 ± 0.09299	-0.02907 ± 0.11244
Spectre	(A) Contrôle vs. Vert	**-0.49801 ± 0.08818 *** **	**-0.57929 ± 0.10436 *** **
	(A) Contrôle vs. Rouge	-0.12415 ± 0.09087	**-0.30910 ± 0.11581 ** **
	(A) Contrôle vs. Blanc	**-0.29846 ± 0.08422 *** **	**-0.34920 ± 0.10002 *** **
	(B) Vert vs. Rouge	**0.37387 ± 0.08756 *** **	**0.27019 ± 0.25403 * **
	(B) Vert vs. Blanc	**0.19955 ± 0.07929 * **	**0.23009 ± 0.24325 * **
	(C) Rouge vs. Blanc	**-0.17432 ± 0.08274 * **	-0.04011 ± 0.10289
Spectre : Côté	(A) Contrôle vs. Vert	**0.42572 ± 0.12898 *** **	**0.42304 ± 0.15087 ** **
	(A) Contrôle vs. Rouge	0.07502 ± 0.13424	0.22311 ± 0.17042
	(A) Contrôle vs. Blanc	0.19091 ± 0.11969	0.11221 ± 0.14107
	(B) Vert vs. Rouge	**-0.35070 ± 0.13239 ** **	-0.19993 ± 0.47268
	(B) Vert vs. Blanc	**-0.23481 ± 0.11733 * **	**-0.31083 ± 0.42110 * **
	(C) Rouge vs. Blanc	0.11588 ± 0.12342	-0.11089 ± 0.15408
Vitesse minimale de traversée ($m.s^{-1}$)			6
	ΔAIC	**7.900914**	**11.23181**
Côté	(D) Derrière vs. Devant	**-0.29654 ± 0.11831 * **	-0.2107 ± 0.48440
Spectre	(A) Contrôle vs. Vert	**-0.41327 ± 0.10841 *** **	**-0.5647 ± 0.31986 *** **
	(A) Contrôle vs. Rouge	-0.06566 ± 0.11156	-0.2406 ± 0.30730 .
	(A) Contrôle vs. Blanc	-0.18196 ± 0.10286 .	**-0.2844 ± 0.28933 * **
	(B) Vert vs. Rouge	**0.34761 ± 0.10718 ** **	**0.3241 ± 0.303780 * **
	(B) Vert vs. Blanc	**0.23130 ± 0.09671 * **	**0.2803 ± 0.283543 * **
	(C) Rouge vs. Blanc	-0.11632 ± 0.10067	-0.04387 ± 0.270642
Spectre : Côté	(A) Contrôle vs. Vert	**0.57630 ± 0.16152 *** **	**0.5793 ± 0.62054 ** **
	(A) Contrôle vs. Rouge	0.32320 ± 0.16546 .	**0.4743 ± 0.60502 * **
	(A) Contrôle vs. Blanc	0.29278 ± 0.14979 .	0.2313 ± 0.54718
	(B) Vert vs. Rouge	-0.25311 ± 0.16032	-0.1050 ± 0.530386
	(B) Vert vs. Blanc	**-0.28351 ± 0.14379 * **	**-0.3481 ± 0.463648 * **
	(C) Rouge vs. Blanc	-0.03040 ± 0.14869	-0.24305 ± 0.443509
Vitesse minimale de traversée ($m.s^{-1}$)			8
	ΔAIC	**11.24582**	**5.802245**
Côté	(D) Derrière vs. Devant	**-0.53449 ± 0.16477 ** **	**-0.4842 ± 0.2016 * **
Spectre	(A) Contrôle vs. Vert	**-0.49831 ± 0.14583 *** **	**-0.6114 ± 0.1727 *** **
	(A) Contrôle vs. Rouge	-0.14479 ± 0.14711	**-0.4123 ± 0.1924 * **
	(A) Contrôle vs. Blanc	-0.08829 ± 0.13328	-0.1445 ± 0.1575
	(B) Vert vs. Rouge	**0.3535 ± 0.1452 * **	0.1992 ± 0.1856
	(B) Vert vs. Blanc	**0.41 ± 0.1287 ** **	**0.4670 ± 0.1466 ** **
	(C) Rouge vs. Blanc	0.05649 ± 0.13131	0.2678 ± 0.1693
Spectre : Côté	(A) Contrôle vs. Vert	**0.93497 ± 0.22015 *** **	**0.9238 ± 0.2631 *** **
	(A) Contrôle vs. Rouge	**0.58923 ± 0.22336 ** **	**0.7232 ± 0.2953 * **
	(A) Contrôle vs. Blanc	**0.51863 ± 0.20165 * **	**0.4957 ± 0.2402 * **
	(B) Vert vs. Rouge	-0.3457 ± 0.2111	-0.2006 ± 0.2746
	(B) Vert vs. Blanc	**-0.4163 ± 0.1874 * **	**-0.4281 ± 0.2143 * **
	(C) Rouge vs. Blanc	-0.07057 ± 0.19206	-0.2275 ± 0.2527

Vitesse minimale de traversée ($m.s^{-1}$)			10
	ΔAIC	**14.1439**	**9.602638**
Côté	(D) Derrière vs. Devant	**-0.46676 ± 0.20628 ***	-0.1743 ± 0.2556
Spectre	(A) Contrôle vs. Vert	**-0.52672 ± 0.18936 ****	**-0.5508 ± 0.2352 ***
	(A) Contrôle vs. Rouge	-0.02597 ± 0.18238	-0.2501 ± 0.2514
	(A) Contrôle vs. Blanc	0.13642 ± 0.16476	0.2154 ± 0.2051
	(B) Vert vs. Rouge	**0.5008 ± 0.1824 ****	0.3008 ± 0.2399
	(B) Vert vs. Blanc	**0.6631 ± 0.1618 *****	**0.7662 ± 0.1874 *****
	(C) Rouge vs. Blanc	0.16237 ± 0.15536	**0.4654 ± 0.2080 ***
Spectre : Côté	(A) Contrôle vs. Vert	**0.98929 ± 0.27689 *****	**0.7472 ± 0.3363 ***
	(A) Contrôle vs. Rouge	0.33031 ± 0.27808	0.3621 ± 0.3739
	(A) Contrôle vs. Blanc	0.43464 ± 0.24681 .	0.1927 ± 0.2966
	(B) Vert vs. Rouge	**-0.6590 ± 0.2642 ***	-0.3851 ± 0.3503
	(B) Vert vs. Blanc	**-0.5546 ± 0.2300 ***	**-0.5545 ± 0.2663 ***
	(C) Rouge vs. Blanc	0.10434 ± 0.23272	-0.1694 ± 0.3123

L'ensemble des résultats sont fortement semblables pour des analyses menées à un seuil de 0,1 de taux d'erreur d'identification des espèces de chiroptères, ce qui renforce la confiance que nous pouvons avoir en ces résultats.

Discussion

Cette étude confirme le rôle ambivalent de la lumière sur les populations de chiroptères. Les résultats sur l'activité nous permettent de dire qu'à l'exception des *Myotis* et des *Plecotus* qui fuient toute source lumineuse peu importe son spectre, toutes les autres espèces de cette étude sont attirées par les lumières blanches et vertes. Cependant, en s'intéressant aux résultats sur les comportements de traversée d'un cône lumineux, nous avons mis en évidence une chute de la probabilité de traversée pour toutes les vitesses de vol dans les spectres lumineux verts par rapport au contrôle non éclairé pour le modèle regroupant toutes les espèces et pour *P. Pipistrellus*, qui est considérée comme tolérante à la lumière.

Influence du spectre lumineux sur l'activité

Tous les regroupements d'espèces ont montré une réponse marquée aux différents spectres lumineux des lampes. Les résultats sur l'influence du spectre lumineux sur l'activité (nombre de séquences enregistrées à proximité des enregistreurs acoustiques) des chiroptères, sont globalement similaires aux résultats de Spoelstra et al. (2017), qui avaient menés des analyses semblables sur les mêmes sites (voir l'annexe 2 pour la figure résumant les résultats sur l'activité de Spoelstra et al. (2017)). Notons cependant que pour le regroupement des *Eptesicus* et des *Nyctalus*, nous avons détecté que l'activité autour des spectres lumineux blancs et verts était significativement supérieure à celle autour du spectre lumineux rouge et du contrôle non éclairé, contrairement à Spoelstra et al. (2017) qui n'avaient détecté aucun effet de la lumière. Pour le regroupement des *Myotis* et des *Plecotus*, nos résultats montrent que l'activité est réduite autour de tous les spectres lumineux, ce qui se rapproche des résultats de Spoelstra et al. (2017), mis à part que dans cette dernière étude, l'activité dans le spectre lumineux rouge et dans le contrôle non éclairé est significativement supérieure à celle des spectres lumineux blancs et verts. Les résultats pour les *Pipistrellus* sont presque identiques entre les deux études, montrant une attirance des *Pipistrellus* par les lumières blanches et vertes.

Ces faibles différences entre les deux études menées sur les mêmes sites pourraient s'expliquer par le fait que l'étude de Spoelstra et al. (2017) a analysé plusieurs années et saisons (2012 – 2016) tandis que nous n'avons des données que sur huit nuits de juillet 2018. Ainsi, certains effets pourraient être exacerbés ou au contraire diminués selon la période de l'année où l'étude est menée. De plus, nos méthodes d'échantillonnage sont différentes. Dans l'étude de Spoelstra et al. (2017), les échantillonnages se font directement sous la lampe tandis que dans notre étude ils se font à 20 m de

la lampe. Cela influe fortement sur la détection des *Myotis* et des *Plecotus* notamment, qui ont des cris d'écholocation détectables à faible distance uniquement (Barataud 2015), alors que les *Pipistrellus*, qui ont des cris d'écholocation détectables sur une plus grande distance (Barataud 2015), ont des résultats qui ne varient presque pas d'une étude à l'autre.

Le fait que Spoelstra et al. (2017) ne trouvent pas d'effet sur la lumière rouge sur les *Myotis* et les *Plecotus*, contrairement à nos résultats, signifierait que ces groupes d'espèces ont une réponse différente au spectre rouge selon la distance à laquelle ils se trouvent. Ils fuiraient le rouge à une vingtaine de mètres, mais ce spectre pourrait avoir un effet attractif à faible distance, contrairement au blanc et au vert qui ont peut-être un effet répulsif à plus longue distance (Azam et al. 2018), nous permettant d'expliquer la différence de nos résultats par rapport à ceux de Spoelstra et al. (2017) pour ce regroupement d'espèces.

Selon nos résultats, les *Myotis* et les *Plecotus* fuient toute source de lumière, ce qui se rapproche des résultats d'autres études (Azam et al. 2018, 2016). Cela pourrait être lié à la sensibilité accrue des yeux des chiroptères aux ondes lumineuses bleues (Müller et al. 2009), présentes en majorité dans les lampes blanches et vertes (voir annexe 1 pour la composition spectrale) ou bien à un risque de prédation accru lorsqu'ils sont exposés à la lumière (Lima et O'Keefe 2013). Il est également intéressant de noter que cet effet négatif de la lumière s'observe uniquement lorsque les chiroptères sont en vol, puisqu'il n'est pas rare d'observer des colonies dans des gîtes partiellement éclairés par une lumière naturelle ou artificielle (Arthur et Lemaire s. d.), laissant supposer que le risque de prédation est réduit au sein des colonies. Au contraire des *Myotis* et des *Plecotus*, les *Eptesicus* et les *Nyctalus* ainsi que les *Pipistrellus* s'approchent des zones éclairées en blanc et en vert, probablement pour se nourrir (Rydell 1992), la concentration d'insectes étant plus élevée sous les cônes lumineux (Eisenbeis 2006). Cela souligne le fait que ces différentes espèces de chiroptères font différents compromis par rapport à l'accès à la ressource alimentaire et au risque de prédation, peut-être car leur régime alimentaire diffère. En effet, alors que les *Pipistrellus* se nourrissent principalement d'insectes volants (Swift, Racey, et Avery 1985), les *Myotis* et les *Plecotus* consomment un grande part d'insectes glanés sur les feuillages (Shiel, McAney, et Fairley 1991).

Malgré l'intérêt de ces résultats, l'activité est une variable nous donnant seulement une information sur la présence d'individus, sans pouvoir différencier leur comportement (chasse, transit).

Influence du spectre sur le franchissement du cône lumineux

Afin, d'avoir de plus fines informations sur le franchissement d'un cône lumineux par les chiroptères le long d'une lisière forestière en fonction des spectres et de différents comportements de vol, analysons les résultats de l'analyse du nombre de traversées totales (traversée entrante du plan situé entre les deux microphones du premier enregistreur acoustique, puis traversée du cône lumineux, puis traversée sortante du plan situé entre les deux microphones du second enregistreur). Les modèles ont été meilleurs que des modèles aléatoires pour toutes les vitesses minimales de traversées seulement pour toutes les espèces regroupées et pour les *P. pipistrellus*, ne permettant donc de conclure que sur ces groupes. Nous avons émis quatre hypothèses pour expliquer l'échec de la plupart des modèles sur les différentes espèces ou groupes d'espèces. Premièrement, l'échec des modèles a pu venir d'un manque puissance, c'est-à-dire d'un manque de données de traversées. En effet, les deux modèles ayant fonctionné ont à chaque fois analysé plus de 400 traversées totales (c'est-à-dire du cône lumineux), et les modèles ayant échoué ont toujours analysé moins de 400 traversées totales. Pour cette étude, 400 traversées semblent donc être un minimum pour analyser les effets des différents spectres lumineux. Pour pouvoir étudier les espèces que nous n'avons pas pu analyser dans cette étude, il faudrait donc effectuer des échantillonnages ciblés sur une espèce précise pour avoir plus de données. Deuxièmement, la reconstruction des traversées totales n'est peut-être pas assez précise. En effet, la méthode utilisée pour calculer les traversées totales a pu ne pas détecter toutes les traversées réelles (Claireau et al. 2019). En effet, une des conditions pour détecter une traversée totale est qu'un individu soit détecté par les quatre microphones. Ceci est fortement corrélé à la distance de détection du chiroptère (Barataud 2015), qui varie selon les espèces en fonction de l'intensité moyenne (dB) de leurs cris et de la direction du son émis. D'autre part, pour l'étude des faibles vitesses minimales de traversées, il est probable que nous augmentions le bruit en détectant des traversées alors qu'il n'y en a pas (si deux individus différents de la même espèce passent à peu de temps d'intervalle près des enregistreurs acoustiques de part et d'autre du lampadaire). Réciproquement, pour les vitesses minimales de traversées élevées, on affaiblit le jeu de données en ne prenant que les traversées totales ayant une vitesse élevée. Cependant, même si trop ou pas assez de traversées ont été détectées par rapport aux traversées réelles, il n'y a pas de raison de penser que les résultats observés sont biaisés par rapport à ceux qui auraient été observés avec un jeu de donné plus précis, car nous comparons différents spectres lumineux entre eux. En effet, on suppose qu'il n'y a pas de biais de détection de traversées selon le spectre. Il serait cependant bon de vérifier que la probabilité de détection d'une traversée n'est pas dépendante du spectre. Troisièmement, le faible pourcentage de variance expliquée (R^2 compris entre 0,05 et 0,18) nous indique qu'il y a d'autres sources de variation mis à part celles incluses dans les modèles sur la probabilité de traversée totale

(c'est-à-dire du cône lumineux). Ces sources de variations non contrôlées pourraient être des variables paysagères, bien qu'elles soient en théorie en partie corrigées par l'effet aléatoire sur le site. Elles pourraient également être liées à la période d'échantillonnage (juillet), où les jeunes viennent de s'envoler (Arthur et Lemaire s. d.) et où ils sont peut-être globalement moins sensibles à la lumière à cause de leur manque d'expérience. Et enfin quatrièmement, une dernière possibilité est qu'il n'y ait réellement pas d'influence du spectre sur les traversées totales pour les modèles ayant échoué.

Que ce soit pour le regroupement de toutes les espèces ou pour *P. pipistrellus*, le fait qu'il y ait toujours moins de probabilité de traversée totale dans les spectres lumineux verts par rapport au contrôle, et ce pour toutes les vitesses minimales de traversées, nous fait conclure que les spectres verts font office de barrière dans le paysage, que ce soit à faible vitesse, lorsque les chiroptères chassent, ou bien à vitesse plus élevée, lorsqu'ils sont en transit (Grodzinski et al. 2009). Cependant, afin d'être absolument sûr qu'il y a bel et bien un effet barrière lié aux lumières vertes, il serait intéressant de faire des études de trajectographie en trois dimensions afin d'étudier plus finiment le comportement des chiroptères aux abords des lampes (déviation de trajectoire, demi-tour, changement de vitesse, etc.). De plus, pour *P. pipistrellus*, il est intéressant de faire remarque que la probabilité de traversée dans le spectre lumineux blanc est significativement moins élevée que pour le contrôle jusqu'à 6 $m.s^{-1}$, vitesse correspondant globalement à un comportement de chasse (Grodzinski et al. 2009). Cela signifierait donc qu'en transit, *P. pipistrellus* serait moins sensible à la lumière blanche que lorsqu'elle chasse autour des lampadaires, ce qui semble logique. On retrouve un schéma similaire pour la lumière blanche pour le modèle regroupant toutes les espèces, ce qui signifie que ce raisonnement serait applicable à d'autres espèces. De plus, pour le modèle regroupant toutes les espèces, les spectres rouges ne sont significativement différents du contrôle pour aucune vitesse minimale de traversée. S'il y a absolument besoin d'éclairage, les lumières rouges semblent donc être le meilleur choix pour limiter l'impact sur les chiroptères le long des continuités écologiques.

Pour finir, on retiendra que malgré le rôle majeur de la lumière artificielle la nuit sur les chiroptères, l'agriculture intensive et l'imperméabilité des sols sont aussi des facteurs à prendre en compte lors de l'étude des impacts de l'urbanisation sur ce taxon (Azam et al. 2016).

Conclusions et perspectives

La réduction observée de l'activité des espèces lucifuges de vol lent comme les *Myotis* et les *Plecotus* implique une perte d'habitat lié à la lumière, quel que soit son spectre, au même titre que d'autres pressions anthropiques telles que l'urbanisation. De plus, le fait que certaines espèces (*Eptesicus* et *Nyctalus*, *Pipistrellus*) soient attirées par la lumière, à l'image de beaucoup d'études, peut donner l'impression que la lumière ne produit pas de rupture de connectivité pour les chiroptères. Cependant, les résultats de cette étude selon lesquels il y a significativement moins de probabilité de traverser les cônes lumineux verts que les contrôles non éclairés quelle que soit la vitesse de vol nous permet de suggérer que certains spectres lumineux, comme le vert, ont un effet barrière sur les déplacements des chiroptères. La lumière artificielle la nuit fragmente donc potentiellement l'habitat des chiroptères, d'autant plus lorsqu'elle contient du vert et lorsqu'elle est placée le long de continuités écologiques telles que les lisières arborées ou les rivières. Cependant le fait que les impacts sous lumière blanche se limitent aux vitesses de vol faibles et donc aux plus fortes proportions d'individus étant en chasse ne permet pas de conclure quant à un potentiel effet barrière de la lumière blanche, puisqu'il n'est pas possible de savoir si ces individus ne traversent pas car ils se nourrissent ou bien parce qu'ils font demi-tour.

Afin d'étudier plus finement les réponses comportementales des chiroptères à la lumière artificielle la nuit, des analyses complémentaires sur la lumière blanche sont cependant nécessaires pour confirmer que l'effet barrière est moins flagrant pour la lumière blanche que pour la lumière verte et en trouver les causes. Ces analyses complémentaires pourraient être l'étude des trajectoires individuelles des chiroptères en trois dimensions autour de différents spectres lumineux, ce qui permettrait des approches encore plus fines.

Différentes solutions existent pour réduire l'impact de la lumière artificielle la nuit sur les chiroptères. L'une d'entre elle serait de diminuer la portée et l'intensité de l'éclairage artificiel à travers le territoire, ou bien à défaut, de systématiser le fait d'éteindre l'éclairage une partie de la nuit ou encore d'installer des lampadaires à détecteur de mouvement qui ne s'allumeraient qu'en cas de besoin. Une autre solution pour limiter l'impact de la lumière artificielle serait d'utiliser des spectres lumineux avec plus de rouge et moins de vert, d'ultraviolet et de bleu (contenu en grande partie dans le blanc). Enfin, introduire une notion de sous-trame noire dans les notions de trames vertes et bleues déjà en vigueur aiderait à la prise de conscience de l'enjeu majeur qu'est la pollution lumineuse, d'autant plus aux niveaux des continuités écologiques telles que les lisières arborées ou les rivières, qui sont des éléments primordiaux des paysages pour de nombreux taxons.

Références

Altermatt, Florian, et Dieter Ebert. 2016. « Reduced Flight-to-Light Behaviour of Moth Populations Exposed to Long-Term Urban Light Pollution ». *Biology Letters* 12 (4): 20160111. https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0111.

Arthur, Laurent, et Michèle Lemaire. s. d. *Les Chauves-souris de France Belgique Luxembourg et Suisse*. Biotope Editions. Consulté le 7 juin 2019. https://www.vivlio.fr/ebooks/les-chauves-souris-de-france-belgique-luxembourg-et-suisse-9782366620993_9782366620993_2.html.

Azam, Clémentine, Isabelle Le Viol, Yves Bas, Georges Zissis, Arthur Vernet, Jean-François Julien, et Christian Kerbiriou. 2018. « Evidence for distance and illuminance thresholds in the effects of artificial lighting on bat activity ». *Landscape and Urban Planning* 175 (juillet): 123-35. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.02.011.

Azam, Clémentine, Isabelle Le Viol, Jean-François Julien, Yves Bas, et Christian Kerbiriou. 2016. « Disentangling the Relative Effect of Light Pollution, Impervious Surfaces and Intensive Agriculture on Bat Activity with a National-Scale Monitoring Program ». *Landscape Ecology* 31 (10): 2471-83. https://doi.org/10.1007/s10980-016-0417-3.

Barataud, Michel. 2015. *BARATAUD, M. 2015. Acoustic ecology of European bats. Species Identification and Studies of Their Habitats and Foraging Behaviour. Biotope Editions, Mèze; National Museum of Natural History, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 340 p.*

Bas, Yves, Didier Bas, et Jean-François Julien. 2017. « Tadarida: A Toolbox for Animal Detection on Acoustic Recordings ». *Journal of Open Research Software* 5 (février). https://doi.org/10.5334/jors.154.

Bennie, Jonathan, Thomas W. Davies, James P. Duffy, Richard Inger, et Kevin J. Gaston. 2015. « Contrasting Trends in Light Pollution across Europe Based on Satellite Observed Night Time Lights ». *Scientific Reports* 4 (1). https://doi.org/10.1038/srep03789.

Buchanan, Bryant W. 1993. « Effects of enhanced lighting on the behaviour of nocturnal frogs ». *Animal Behaviour* 45 (5): 893-99. https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1109.

Claireau, Fabien, Yves Bas, Sébastien J. Puechmaille, Jean-François Julien, Benjamin Allegrini, et Christian Kerbiriou. 2019. « Bat Overpasses: An Insufficient Solution to Restore Habitat Connectivity across Roads ». Édité par Matthew Struebig. *Journal of Applied Ecology* 56 (3): 573-84. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13288.

Commission Internationale de l'Eclairage. Vienna: CIE. 2010. « Lighting of Roads for Motor and Pedestrian Traffic ». CIE Publication 115.

Cutler, D. Richard, Thomas C. Edwards, Karen H. Beard, Adele Cutler, Kyle T. Hess, Jacob Gibson, et Joshua J. Lawler. 2007. « RANDOM FORESTS FOR CLASSIFICATION IN ECOLOGY ». *Ecology* 88 (11): 2783-92. https://doi.org/10.1890/07-0539.1.

Da Silva, A., M. Valcu, et B. Kempenaers. 2015. « Light Pollution Alters the Phenology of Dawn and Dusk Singing in Common European Songbirds ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370 (1667): 20140126-20140126. https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0126.

Dacke, Marie, Dan-Eric Nilsson, Clarke H. Scholtz, Marcus Byrne, et Eric J. Warrant. 2003. « Insect Orientation to Polarized Moonlight ». *Nature* 424 (6944): 33-33. https://doi.org/10.1038/424033a.

Davies, T. W., J. Bennie, et K. J. Gaston. 2012. « Street Lighting Changes the Composition of Invertebrate Communities ». *Biology Letters* 8 (5): 764-67. https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0216.

Dominoni, Davide M, Wolfgang Goymann, Barbara Helm, et Jesko Partecke. 2013. « Urban-like Night Illumination Reduces Melatonin Release in European Blackbirds (Turdus Merula): Implications of City Life for Biological Time-Keeping of Songbirds ». *Frontiers in Zoology* 10 (1): 60. https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-60.

Eisenbeis, Gerhard. 2006. « Artificial night lighting and insects: attraction of insects to streetlamps in a rural setting in Germany ». *Ecological consequences of artificial night lighting* 2: 191–198.

Falchi, Fabio, Pierantonio Cinzano, Dan Duriscoe, Christopher C. M. Kyba, Christopher D. Elvidge, Kimberly Baugh, Boris A. Portnov, Nataliya A. Rybnikova, et Riccardo Furgoni. 2016. « The New World Atlas of Artificial Night Sky Brightness ». *Science Advances* 2 (6): e1600377. https://doi.org/10.1126/sciadv.1600377.

Farnworth, Bridgette, Richard Meitern, John Innes, et Joseph R. Waas. 2019. « Increasing Predation Risk with Light Reduces Speed, Exploration and Visit Duration of Invasive Ship Rats (Rattus Rattus) ». *Scientific Reports* 9 (1): 3739. https://doi.org/10.1038/s41598-019-39711-3.

Gaston, Kevin J., et Jonathan Bennie. 2014. « Demographic Effects of Artificial Nighttime Lighting on Animal Populations ». *Environmental Reviews* 22 (4): 323-30. https://doi.org/10.1139/er-2014-0005.

Gaston, Kevin J., James P. Duffy, Sian Gaston, Jonathan Bennie, et Thomas W. Davies. 2014. « Human Alteration of Natural Light Cycles: Causes and Ecological Consequences ». *Oecologia* 176 (4): 917-31. https://doi.org/10.1007/s00442-014-3088-2.

Goldewijk, Kees Klein, et Navin Ramankutty. s. d. « Land Use Changes During the Past 300 Years », 23.

Grimm, N. B., S. H. Faeth, N. E. Golubiewski, C. L. Redman, J. Wu, X. Bai, et J. M. Briggs. 2008. « Global Change and the Ecology of Cities ». *Science* 319 (5864): 756-60. https://doi.org/10.1126/science.1150195.

Grimm, Nancy B, David Foster, Peter Groffman, J Morgan Grove, Charles S Hopkinson, Knute J Nadelhoffer, Diane E Pataki, et Debra PC Peters. 2008. « The Changing Landscape: Ecosystem Responses to Urbanization and Pollution across Climatic and Societal Gradients ». *Frontiers in Ecology and the Environment* 6 (5): 264-72. https://doi.org/10.1890/070147.

Grodzinski, Uri, Orr Spiegel, Carmi Korine, et Marc W. Holderied. 2009. « Context-Dependent Flight Speed: Evidence for Energetically Optimal Flight Speed in the Bat *Pipistrellus Kuhlii* ? » *Journal of Animal Ecology* 78 (3): 540-48. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01526.x.

Guetté, Adrien, Laurent Godet, Martin Juigner, et Marc Robin. 2018. « Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots ». *Biological Conservation* 223 (juillet): 97-103. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.04.018.

Hale, James D., Gemma Davies, Alison J. Fairbrass, Thomas J. Matthews, Christopher D. F. Rogers, et Jon P. Sadler. 2013. « Mapping Lightscapes: Spatial Patterning of Artificial Lighting in an Urban Landscape ». Édité par Tobias Preis. *PLoS ONE* 8 (5): e61460. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061460.

Hale, James D., Alison J. Fairbrass, Thomas J. Matthews, Gemma Davies, et Jon P. Sadler. 2015. « The Ecological Impact of City Lighting Scenarios: Exploring Gap Crossing Thresholds for Urban Bats ». *Global Change Biology* 21 (7): 2467-78. https://doi.org/10.1111/gcb.12884.

Hoffmann, Julia, Rupert Palme, et Jana Anja Eccard. 2018. « Long-term dim light during nighttime changes activity patterns and space use in experimental small mammal populations ». *Environmental Pollution* 238 (juillet): 844-51. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.03.107.

Hölker, F., C. Wolter, E. K. Perkin, et K. Tockner. 2010. « Light Pollution as a Biodiversity Threat. » *Trends in Ecology & Evolution* 25 (12): 681-82.

Hölker, Franz, Timothy Moss, Barbara Griefahn, Werner Kloas, Christian C. Voigt, Dietrich Henckel, Andreas Hänel, et al. 2010. « The Dark Side of Light: A Transdisciplinary Research Agenda for Light Pollution Policy ». *Ecology and Society* 15 (4). https://doi.org/10.5751/ES-03685-150413.

Hopkins, Gareth R, Kevin J Gaston, Marcel E Visser, Mark A Elgar, et Therésa M Jones. 2018. « Artificial Light at Night as a Driver of Evolution across Urban-Rural Landscapes ». *Frontiers in Ecology and the Environment* 16 (8): 472-79. https://doi.org/10.1002/fee.1828.

Ikeno, Tomoko, Zachary M. Weil, et Randy J. Nelson. 2014. « Dim Light at Night Disrupts the Short-Day Response in Siberian Hamsters ». *General and Comparative Endocrinology* 197 (février): 56-64. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.12.005.

Ing, Ros Kiri, Raphaël Colombo, Guy-Crispin Gembu, Yves Bas, Jean-François Julien, Yann Gager, et Alexandre Hassanin. 2016. « Echolocation Calls and Flight Behaviour of the Elusive Pied Butterfly Bat (*Glauconycteris Superba*), and New Data on Its Morphology and Ecology ». *Acta Chiropterologica* 18 (2): 477-88. https://doi.org/10.3161/15081109ACC2016.18.2.014.

Jones, T. M., J. Durrant, E. B. Michaelides, et M. P. Green. 2015. « Melatonin: A Possible Link between the Presence of Artificial Light at Night and Reductions in Biological Fitness ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370 (1667): 20140122-20140122. https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0122.

Jong, Maaike de, Lizanne Jeninga, Jenny Q. Ouyang, Kees van Oers, Kamiel Spoelstra, et Marcel E. Visser. 2016. « Dose-Dependent Responses of Avian Daily Rhythms to Artificial Light at Night ». *Physiology & Behavior* 155 (mars): 172-79. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.12.012.

Kerbiriou, Christian, Yves Bas, Isabelle Le Viol, Romain Lorrilliere, Justine Mougnot, et Jean François Julien. 2019. « Potential of Bat Pass Duration Measures for Studies of Bat Activity ». *Bioacoustics* 28 (2): 177-92. https://doi.org/10.1080/09524622.2017.1423517.

Kyba, C. C. M., T. Ruhtz, J. Fischer, et F. Hölker. 2011. « Lunar Skylight Polarization Signal Polluted by Urban Lighting: POLLUTION OF LUNAR SKYLIGHT SIGNAL ». *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 116 (D24): n/a-n/a. https://doi.org/10.1029/2011JD016698.

Kyba, Christopher C. M., et Franz Hölker. 2013. « Do Artificially Illuminated Skies Affect Biodiversity in Nocturnal Landscapes? » *Landscape Ecology* 28 (9): 1637-40. https://doi.org/10.1007/s10980-013-9936-3.

Kyba, Christopher C. M., Theres Kuester, Alejandro Sánchez de Miguel, Kimberly Baugh, Andreas Jechow, Franz Hölker, Jonathan Bennie, Christopher D. Elvidge, Kevin J. Gaston, et Luis Guanter. 2017. « Artificially Lit Surface of Earth at Night Increasing in Radiance and Extent ». *Science Advances* 3 (11): e1701528. https://doi.org/10.1126/sciadv.1701528.

Lima, Steven L., et Joy M. O'Keefe. 2013. « Do Predators Influence the Behaviour of Bats? » *Biological Reviews* 88 (3): 626-44. https://doi.org/10.1111/brv.12021.

Mac Nally, Ralph, Richard P. Duncan, James R. Thomson, et Jian D. L. Yen. 2018. « Model Selection Using Information Criteria, but Is the "Best" Model Any Good? » Édité par Akira Mori. *Journal of Applied Ecology* 55 (3): 1441-44. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13060.

Maxwell, Sean L., Richard A. Fuller, Thomas M. Brooks, et James E. M. Watson. 2016. « Biodiversity: The Ravages of Guns, Nets and Bulldozers ». *Nature News* 536 (7615): 143. https://doi.org/10.1038/536143a.

Müller, Brigitte, Martin Glösmann, Leo Peichl, Gabriel C. Knop, Cornelia Hagemann, et Josef Ammermüller. 2009. « Bat Eyes Have Ultraviolet-Sensitive Cone Photoreceptors ». Édité par Walter S. Leal. *PLoS ONE* 4 (7): e6390. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006390.

Owens, Avalon C. S., et Sara M. Lewis. 2018. « The Impact of Artificial Light at Night on Nocturnal Insects: A Review and Synthesis: XXXX ». *Ecology and Evolution* 8 (22): 11337-58. https://doi.org/10.1002/ece3.4557.

Pauwels, J., I. Le Viol, C. Azam, N. Valet, J. -F. Julien, Y. Bas, C. Lemarchand, A. Sanchez de Miguel, et C. Kerbiriou. 2019. « Accounting for artificial light impact on bat activity for a biodiversity-friendly urban planning ». *Landscape and Urban Planning* 183 (mars): 12-25. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.08.030.

« Population Reference Bureau – Inform, Empower, Advance. » s. d. Consulté le 6 juin 2019. https://www.prb.org//.

Rodríguez, Airam, Ross Holmberg, Peter Dann, et André Chiaradia. 2018. « Penguin Colony Attendance under Artificial Lights for Ecotourism ». *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* 329 (8-9): 457-64. https://doi.org/10.1002/jez.2155.

Rydell, J. 1992. « Exploitation of Insects around Streetlamps by Bats in Sweden ». *Functional Ecology* 6 (6): 744. https://doi.org/10.2307/2389972.

Sanders, Dirk, et Kevin J. Gaston. 2018. « How Ecological Communities Respond to Artificial Light at Night ». *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* 329 (8-9): 394-400. https://doi.org/10.1002/jez.2157.

Santos, Carlos D., Ana C. Miranda, José P. Granadeiro, Pedro M. Lourenço, Sara Saraiva, et Jorge M. Palmeirim. 2010. « Effects of Artificial Illumination on the Nocturnal Foraging of Waders ». *Acta Oecologica* 36 (2): 166-72. https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.11.008.

Shiel, C. B., C. M. McAney, et J. S. Fairley. 1991. « Analysis of the Diet of Natterer's Bat Myotis Nattereri and the Common Long-eared Bat Plecotus Auritus in the West of Ireland ». *Journal of Zoology* 223 (2): 299-305. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04766.x.

Spoelstra, K., R. H. A. van Grunsven, M. Donners, P. Gienapp, M. E. Huigens, R. Slaterus, F. Berendse, M. E. Visser, et E. Veenendaal. 2015. « Experimental Illumination of Natural Habitat--an Experimental Set-up to Assess the Direct and Indirect Ecological Consequences of Artificial Light of Different Spectral Composition ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370 (1667): 20140129-20140129. https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0129.

Spoelstra, Kamiel, Roy H. A. van Grunsven, Jip J. C. Ramakers, Kim B. Ferguson, Thomas Raap, Maurice Donners, Elmar M. Veenendaal, et Marcel E. Visser. 2017a. « Response of Bats to Light with

Different Spectra: Light-Shy and Agile Bat Presence Is Affected by White and Green, but Not Red Light ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284 (1855): 20170075. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0075.

Stanley, Margaret C, Jacqueline R Beggs, Imogen E Bassett, Bruce R Burns, Kim N Dirks, Darryl N Jones, Wayne L Linklater, et al. 2015. « Emerging Threats in Urban Ecosystems: A Horizon Scanning Exercise ». *Frontiers in Ecology and the Environment* 13 (10): 553-60. https://doi.org/10.1890/150229.

Stone, Emma Louise, Gareth Jones, et Stephen Harris. 2009. « Street Lighting Disturbs Commuting Bats ». *Current Biology* 19 (13): 1123-27. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.058.

Swift, S. M., P. A. Racey, et M. I. Avery. 1985. « Feeding Ecology of Pipistrellus pipistrellus (Chiroptera: Vespertilionidae) During Pregnancy and Lactation. II. Diet ». *Journal of Animal Ecology* 54 (1): 217-25. https://doi.org/10.2307/4632.

Tan, Dun-Xian, Rüdiger Hardeland, Lucien C. Manchester, Sergio D. Paredes, Ahmet Korkmaz, Rosa M. Sainz, Juan C. Mayo, Lorena Fuentes-Broto, et Russel J. Reiter. 2010. « The Changing Biological Roles of Melatonin during Evolution: From an Antioxidant to Signals of Darkness, Sexual Selection and Fitness ». *Biological Reviews* 3 (85): 607-23. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00118.x.

Tierney, Simon M, Markus Friedrich, William F Humphreys, Therésa M Jones, Eric J Warrant, et William T Wcislo. 2017. « Consequences of Evolutionary Transitions in Changing Photic Environments: Transitions in Photic Environments ». *Austral Entomology* 56 (1): 23-46. https://doi.org/10.1111/aen.12264.

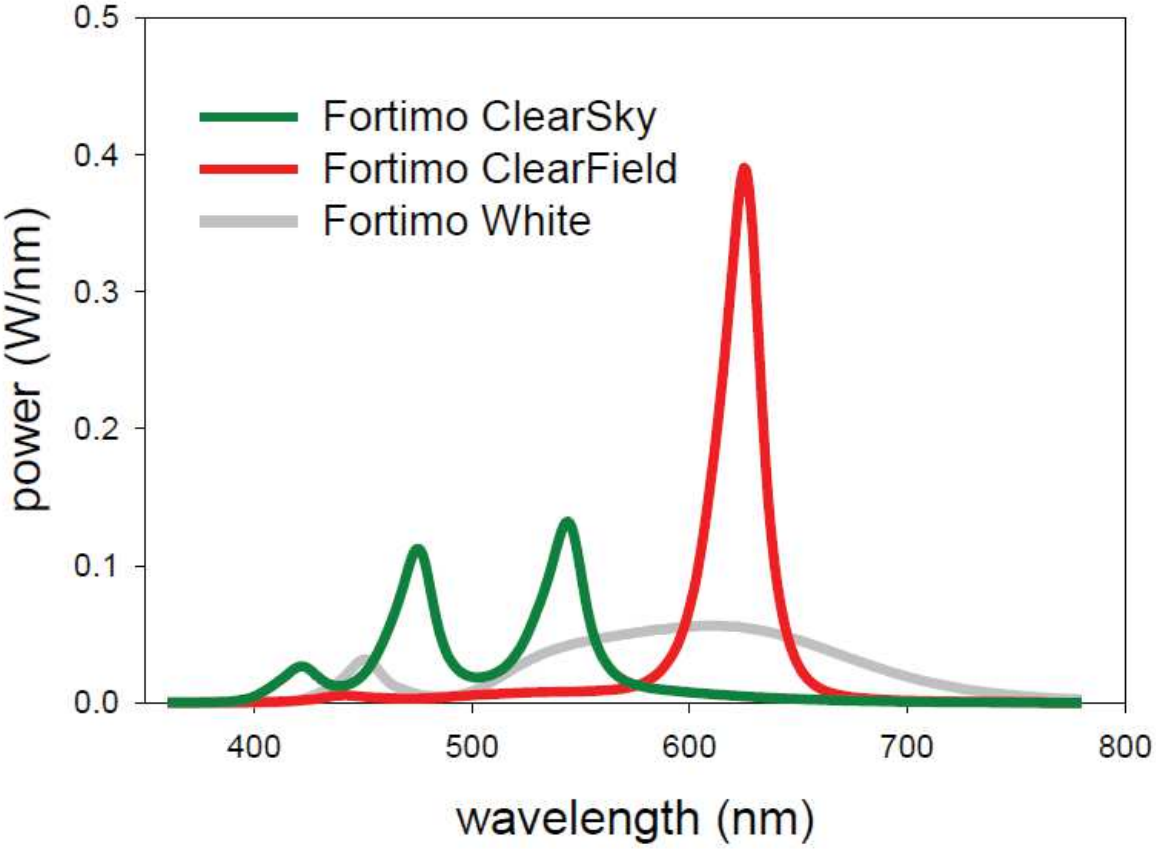
Tsao, Jeffrey Y, et Paul Waide. 2010. « The World's Appetite for Light: Empirical Data and Trends Spanning Three Centuries and Six Continents » 6 (4): 23.

Wiltschko, Wolfgang, Ursula Munro, Hugh Ford, et Roswitha Wiltschko. 1993. « Red Light Disrupts Magnetic Orientation of Migratory Birds ». *Nature* 364 (6437): 525-27. https://doi.org/10.1038/364525a0.

Zeale, Matt R. K., Emma L. Stone, Emma Zeale, William J. Browne, Stephen Harris, et Gareth Jones. 2018. « Experimentally Manipulating Light Spectra Reveals the Importance of Dark Corridors for Commuting Bats ». *Global Change Biology* 24 (12): 5909-18. https://doi.org/10.1111/gcb.14462.

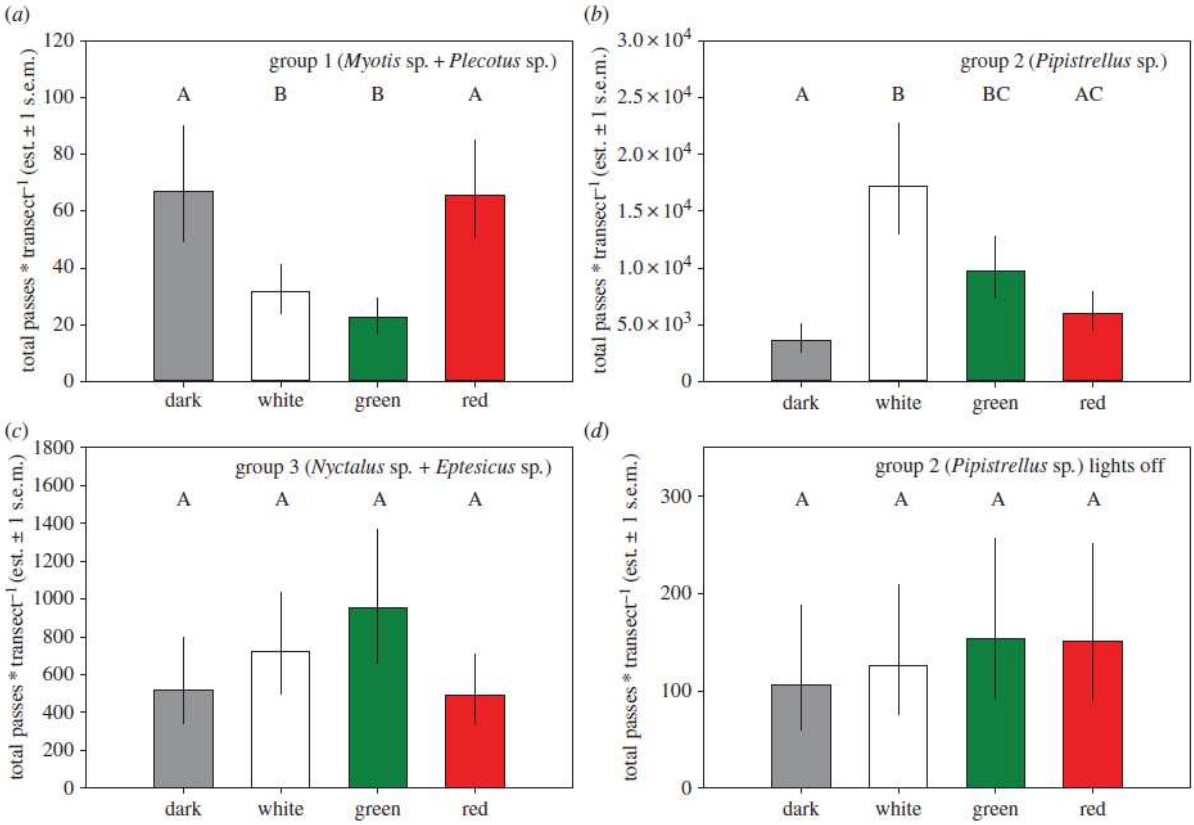
Zuur, Alain, Elena N. Ieno, Neil Walker, Anatoly A. Saveliev, et Graham M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Statistics for Biology and Health. New York: Springer-Verlag. https://www.springer.com/gb/book/9780387874579.

Annexe 1



Annexe 1. Composition spectrale des lampes installées sur les sites expérimentaux. La puissance de sortie de chaque spectre est normalisée en Lux (Spoelstra et al. 2017).

Annexe 2



Annexe 2. Nombre total de séquences acoustiques de chiroptère enregistrées (sommé sur toutes les nuits échantillonnées par transect) pendant les années 2012 à 2016 estimé à partir de modèles linéaires généralisés avec une distribution binomiale négative des erreurs et avec le nombre de séquences et le site comme effets fixes pour (a) group 1 (Myotis sp. et Plecotus sp.), (b) group 2 (Pipistrellus sp.), (c) group 3 (Nyctalus sp. et Eptesicus sp.) and (d). le nombre de séquences de chiroptères du groupe 2 pendant les nuits où les lumières étaient éteinte lors d'échantillonnage de papillons de nuit. Les lettres capitales indiquent les différences significatives entre les spectres (p-value < 0,05).

	Diplôme : Ingénieur Agronome Spécialité : Master 2 de Modélisation en Ecologie Enseignant référent : Frédéric HAMELIN

Auteur(s) : Iuna THOMAS Date de naissance* : 11 octobre 1995	Organisme d'accueil : Muséum National d'Histoire Naturelle, CESCO UMR7204 Adresse : 43 rue Buffon, CP 135 75005 Paris Maître de stage : Kévin BARRE
Nb pages : 33 Annexe(s) : 2	
Année de soutenance : 2019	

Titre français : Effets de différents spectres lumineux sur l'activité et le déplacement des chiroptères le long d'une lisière forestière

Titre anglais : Effects of different light spectra on bat activity and movements along forest edge

Résumé (1600 caractères maximum) : La pollution lumineuse a augmenté de façon spectaculaire ces dernières décennies. Les effets de la lumière artificielle la nuit ont été documentés pour de nombreuses espèces. Parmi ces espèces, les chiroptères sont particulièrement touchés et leur réponse à la lumière varie selon la couleur du spectre lumineux. Nous avons mené des expériences sur cinq sites expérimentaux aux Pays Bas afin de comprendre la réponse des chiroptères à trois spectres lumineux différents le long d'une lisière forestière dans un habitat naturel autrement sombre. Nous avons mesuré l'activité de différentes espèces de chiroptères à 20 m de part et d'autre de lampadaires émettant du blanc, du vert et du rouge. A partir de ces données, nous avons reconstitué le chemin de vol des chiroptères à travers le cône lumineux du lampadaire, et ce pour plusieurs vitesses de vol. Les résultats sur l'activité révèlent que les *Myotis* et les *Plecotus*, qui sont des espèces forestières à vol lent, fuient toute source de lumière, tandis que les plus vives et communes *Pipistrellus*, ainsi que les *Eptesicus* et les *Nyctalus* sont attirées par les lumières blanches et vertes, probablement pour se nourrir. Cependant, les résultats sur les traversées de cônes lumineux montrent que les *Pipistrellus* traversent moins en lumière verte, peu importe leur vitesse de vol. Ainsi, les lampes vertes sont évitées par les *Pipistrellus* et peuvent fragmenter leur habitat. Pour limiter l'effet négatif de la lumière la nuit sur les chiroptères, les lampes vertes devraient dont être évitées le long des continuités écologiques.

Abstract (1600 caractères maximum): Light pollution has shown a spectacular increase over the past decades. Effects of artificial light at night are reported for many species group. Among these, bats are strongly affected, and how bat species react to light vary with light colour. We experimented on five fields sites in the Netherlands to study the response of bats to three different light spectra in an otherwise dark and undisturbed area. We measured activity of several bat species 20 m away and on both side of light posts emitting white, green and red lights. From these data, we reconstructed acoustic flight path of bats across the light of the light post for several flight speeds. Results on bats activity reveal that the slow-flying and forest-dwelling *Myotis* and *Plecotus species* avoided all light sources, whereas the more agile and common *Pipistrellus* as well as *Eptesicus* and *Nyctalus* species were attracted by white and green lights, probably to feed. However, results on bat crossings highlight that *Pipistrellus* species avoided crossing green light, whatever their flying speed. Thus, green lights are avoided by *Pipistrellus* species and are likely to fragment their habitat. In order to limit the negative impact of light at night on bats, green lights should be avoided along ecological continuities.

Mots-clés : Chiroptères, lumière artificielle la nuit, continuité écologique, activité, déplacement

Key Words: Bats, artificial light at night, ecological continuity, activity, movement

* *Elément qui permet d'enregistrer les notices auteurs dans le catalogue des bibliothèques universitaires*