

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 94 (2014-2015)  
**Heft:** 1

**Artikel:** Phénologie et déterminants de l'activité d'un important site de rassemblement automnal de chauves-souris : le gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse)  
**Autor:** Patthey, Patrick  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-513638>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 22.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Phénologie et déterminants de l'activité d'un important site de rassemblement automnal de chauves-souris: le gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse)

par

Patrick PATTHEY<sup>1</sup>

**Résumé.**—PATTHEY P., 2014. Phénologie et déterminants de l'activité d'un important site de rassemblement automnal de chauves-souris: le gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse). *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 94.1: 25-37.

Un enregistreur automatique d'ultrasons a été installé de 2010 à 2012 au gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse) pour décrire la phénologie et les déterminants météorologiques de l'intensité du rassemblement automnal de chauves-souris.

En comparaison avec d'autres sites européens, avec au minimum une moyenne quotidienne de 700-1100 visites de chauves-souris durant le mois d'août, ce gouffre est un site d'importance patrimoniale majeure pour les rassemblements automnaux et sa fonctionnalité doit, en conséquence, être garantie à long terme.

Le rassemblement automnal débute à la fin juillet, son intensité est maximale entre le 15 août et le 10 septembre. Pendant les rassemblements, les chauves-souris sont les plus actives entre 4 et 7 heures après le coucher du soleil. L'intensité de l'activité est étroitement liée aux températures élevées, à l'absence de précipitation et à un vent faible. Une forte activité est également observée au début du printemps alors que les chauves-souris sont quasiment absentes durant la période estivale.

La description de la phénologie annuelle et journalière couplée au modèle prédictif d'activité basé sur les conditions météorologiques seront notamment utiles aux chiroptérologues pour optimiser leurs opérations de captures ou de suivis acoustiques.

**Mots clés:** rassemblement automnal, swarming, gouffre, jura, météo, activité.

**Abstract.**—PATTHEY P., 2014. Bat swarming activity at one cave in the swiss Jura Mountains. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 94.1: 25-37.

Swarming bat activity was monitored at the Cascade's cave at 1375 m a.s.l in the Swiss Jura Mountains, using an automated ultrasound data-logger.

As suggested by, at least, an average of 700–1100 bats visits each night in August, the cave is one of the most important known swarming sites in Europe and must be protected. Swarming begun in late July, peaked in late August and early September. Most bats visited the site 4 to 7 hours after sunset. A relative high activity was also detected in spring from April to mid-May where as bats were nearly absent in summer.

<sup>1</sup>Le Cheminet 28, CH-1305 Penthalaz.  
E-mail: patrick.patthey@chauves-souris.ch

Swarming activity was positively correlated with temperature and negatively with rain and wind intensities. Our model with good predictive power will help to optimize future bat swarming surveys in the Jura Mountains.

*Keywords:* bat, swarming, cave, jura mountains, phenology, weather, activity prediction.

## INTRODUCTION

Certaines espèces de chauves-souris se rassemblent chaque année en automne; des centaines voire des milliers d'individus de plusieurs espèces peuvent se retrouver ainsi simultanément sur des sites particuliers, généralement des cavités naturelles ou artificielles. Les origines et les causes de ces rencontres sont encore peu connues en raison de leur découverte relativement récente. Néanmoins, les dernières recherches montrent que ces rassemblements sont une étape cruciale du cycle vital des chauves-souris. Elles visiteraient ces sites pour prospecter des sites potentiels d'hibernation, pour les parades nuptiales et les accouplements. La majorité des fécondations pourraient avoir lieu sur ces sites (ANGELL *et al.* 2013) et les individus semblent fidèles à leur site (PARSONS & JONES 2003, RIVERS *et al.* 2006, FURMANKIEWICZ 2008, GLOVER & ALTRINGHAM 2008). Certaines espèces peuvent faire plus de 70 kilomètres entre leur colonie de mise bas et leur site de rassemblement automnal (PARSONS *et al.* 2003, RIVERS *et al.* 2006). Un site peut regrouper en un seul lieu des individus issus de plusieurs colonies estivales distinctes. Les sites de rassemblement automnal - appelés «swarming sites» en anglais - sont donc des lieux majeurs pour le flux de gène de certaines espèces en assurant le brassage génétique (KERTH *et al.* 2003, VEITH *et al.* 2004, FURMANKIEWICZ & ALTRINGHAM 2007).

A partir de données de captures, PATTHEY & MAEDER (2014) concluent que le Jura vaudois est probablement une des régions les plus importantes d'Europe pour ces rassemblements de par la densité élevée de très grandes cavités souterraines, le nombre d'espèces et le nombre d'individus observés.

L'objectif de ce travail est de confirmer l'importance de ces sites en comparant l'activité chiroptérologique du Jura vaudois avec celle d'autres sites européens; de compléter nos connaissances locales en décrivant la phénologie annuelle et journalière du rassemblement automnal et en déterminant quels sont les paramètres météorologiques influençant l'intensité du rassemblement automnal. Ces résultats permettront de statuer définitivement de l'importance du Jura vaudois pour les rassemblements automnaux et de fournir des informations utiles aux chiroptérologues, notamment pour optimiser les opérations de captures.

## MÉTHODE

### *Le gouffre de la Cascade*

Selon PATTHEY & MAEDER (2014), le gouffre de la Cascade est l'un des onze sites majeurs de rassemblement automnal de la chaîne jurassienne vaudoise (figure 1). Le site est visité majoritairement par les Oreillards roux (*Plecotus auritus*) (figure 2) ainsi que par les

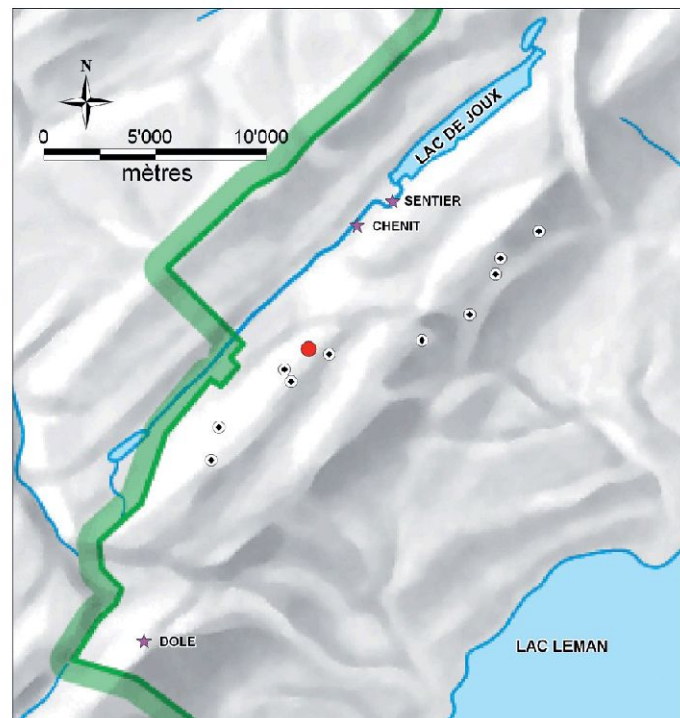


Figure 1.—Situation du gouffre de la Cascade (rond rouge), des stations météo (étoiles violettes; codes voir tableau 1), des autres sites connus de rassemblements automnaux (ronds blancs avec losange noir) selon PATTHEY & MAEDER, 2014. La frontière franco-suisse est symbolisée par la ligne verte («Source: Office fédéral de topographie»).



Figure 2.—La chauve-souris la plus fréquente au gouffre de la Cascade: l'oreillard brun (*Plecotus auritus*) ©Patrick Patthey.



Figure 3.—Le murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*) visite en faible nombre le gouffre de la Cascade ©Patrick Patthey.



Murins de Daubenton (*Myotis daubentonii*), à moustaches (*M. mystacinus*), de Naterrer (*M. natereri*), de Bechstein (*M. bechsteinii*) (figure 3), de Brandt (*M. brandtii*) et les grands Murins (*M. myotis*) (MAEDER & PATTHEY 2005). De plus, des chauves-souris ont été observées en hibernation à plus de 100 mètres de profondeur et 300 mètres de l'entrée du gouffre (AUDÉTAT & HEISS 2002).

Le gouffre de la Cascade se trouve à 1375 mètres d'altitude dans une pessière à myrtilles (figure 4). Il est l'un des plus grands gouffres du Jura vaudois avec une dénivellation de 235m et un développement de 1183m. Son entrée est située au fond d'un effondrement d'une vingtaine de mètres de long par trois mètres de large, après un ressaut de 2m suivi par une galerie descendante de 5 mètres qui surplombe le premier puits. Le gouffre est constitué de galeries de largeur et de hauteur variables, parfois remontantes, surplombées par de nombreuses cheminées et entrecoupées par des puits (figure 5, AUDÉTAT & HEISS 2002). L'entrée de la cavité est libre de neige même au plus fort de l'hiver (P. Patthey, données non publiées).



Figure 4. – Le gouffre de la Cascade débute par une faille peu visible au milieu de la pessière à myrtille  
©Patrick Patthey.

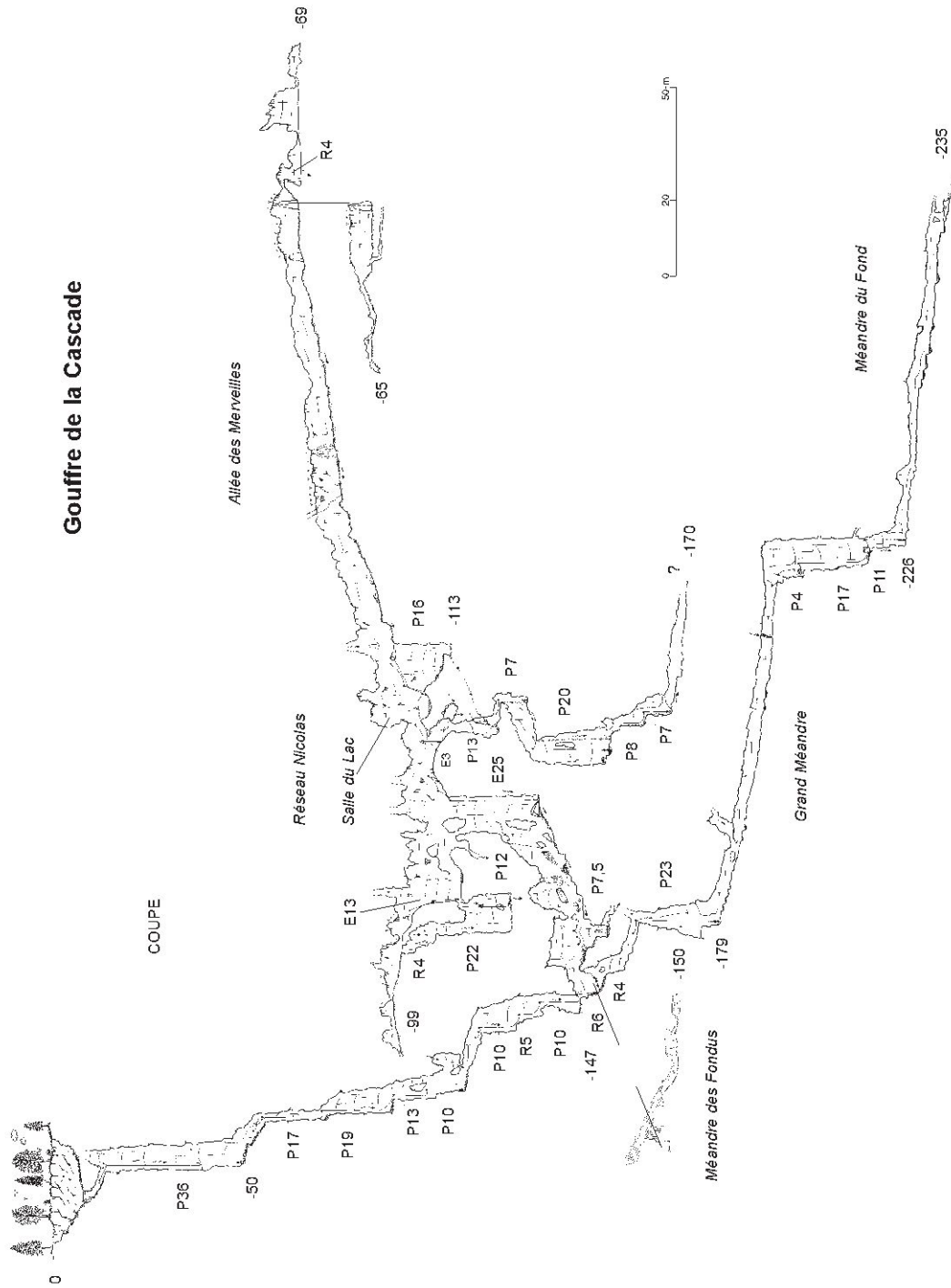


Figure 5.—Coupe du gouffre de la Cascade d'une dénivellation de 235 mètres et d'un développement de 1183 mètres. Des chauves-souris ont été observées dans la cheminée de 25m du réseau Nicolas ©AUDETAT & HEISS 2002.



### *Activité des chauves-souris*

Un système d'enregistrement automatique d'ultrasons, placé dans la courte galerie descendante de l'entrée du gouffre, a été utilisé pour compter les passages de chauves-souris entrant ou sortant de cette cavité. Le système comprend un détecteur d'ultrasons (Batbox IIID, Batbox Ltd.) réglé sur une fréquence de 42 kHz, connecté un filtre (Bat Count Unit, Skye Instrument Ltd.) qui envoie au maximum une occurrence d'ultrasons par 0.5 seconde, à un enregistreur (Tinytag Plus TGPR1201, Gemini Dataloggers Ltd.). La sensibilité du filtre a été réglée de façon à ce qu'une chauve-souris entrant ou sortant de la cavité passe en 0.5 seconde dans la zone de détection. Le nombre de contacts acoustiques enregistrés correspond ainsi à un nombre minimum de passages de chauves-souris car plusieurs chauves-souris peuvent entrer ou sortir simultanément du gouffre. Mis à part le détecteur (Batbox IIID ou lieu de Batbox III), le système d'enregistrement est identique à celui utilisé par Glover et Altringham (2008) afin de permettre une comparaison des résultats.

Les enregistrements ont été réalisés de fin août à fin septembre 2010, de début avril 2011 à fin septembre 2011 et de mi-juin 2012 à fin septembre 2012. Le nombre total de passages de chauves-souris ainsi que le nombre de passages par période horaire entre le coucher du soleil et le lever du soleil ont été estimés pour chacune des nuits de suivi.

### *Conditions météorologiques*

Les données des stations météorologiques (moyenne par tranche de 10 minutes) les plus proches (figure 1) ont été utilisées pour dériver des paramètres susceptibles d'être corrélés à l'activité des chauves-souris (tableau 1).

Tableau 1.—Variables utilisées pour modéliser l'intensité de l'activité des rassemblements automnaux. L'emplacement des stations météo est indiqué sur la figure 1.

Variable	Unité	CODE
Vitesse moyenne du vent des 5 premières heures de la nuit pour la station météo du Chenit	m/s	VENT
Température minimale (2m du sol) des 5 premières heures de la nuit pour la station météorologique de la Dôle	°C	TEMP
Cumul des précipitations des 5 premières heures de la nuit pour la station météorologique du Sentier	mm	PLUIE
Date julienne (0 = 1 janvier)	Jour	DATE
Date julienne <sup>2</sup> (0 = 1 janvier)	Jour	DATE <sup>2</sup>
Année	Facteur	ANNEE

### *Modèle prédictif de l'activité des chauves-souris pendant le rassemblement automnal (15 juillet - 30 septembre)*

Nous avons utilisé un modèle linéaire mixte généralisé, avec une distribution de quasipoisson et une fonction de lien logistique (McCULLOUGH & NELDER 1989) pour modéliser le nombre d'ultrasons enregistrés par nuit en fonction de la vitesse moyenne du vent (tableau 1, VENT),

de la température minimale (TEMP), du cumul des précipitations pour les 5 premières heures de la nuit (PLUIE), de la date julienne (DATE) et de sa valeur quadratique (DATE<sup>2</sup>). L'année (ANNEE) a été traitée comme facteur aléatoire. La normalité et l'homogénéité de variance ont été contrôlées visuellement sur la base des résidus. Nous avons prédit le nombre d'ultrasons à partir des données originelles et estimé la corrélation (test de Spearman) entre les nombres d'ultrasons prédits et observés afin d'évaluer la qualité du modèle (VAUGHAN & ORMEROD 2005). Ce modèle a ensuite été utilisé pour prédire et visualiser les variations de l'activité (prédite) en fonction de chacun des paramètres significatifs du modèle tout en fixant les autres paramètres à une valeur constante (moyennes des valeurs observées). Les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010).

## RÉSULTATS

### *Rassemblement automnal (15 juillet à fin septembre)*

Le rassemblement «automnal» débute fin juillet, culmine fin août et se termine avec le début de l'automne (figures 6 et 7). Le nombre journalier moyen de passages de chauves-souris atteint son maximum en août (figure 7).

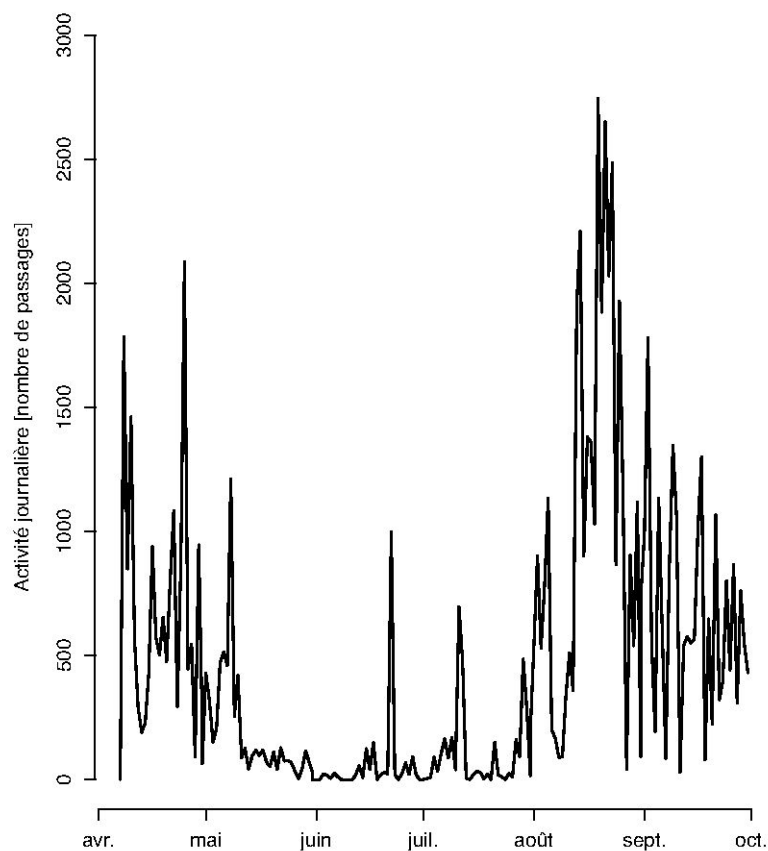
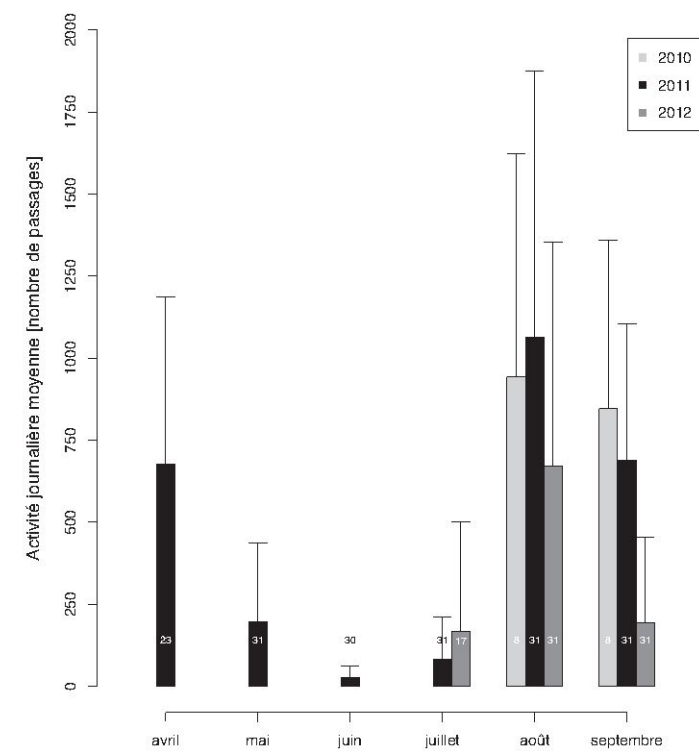
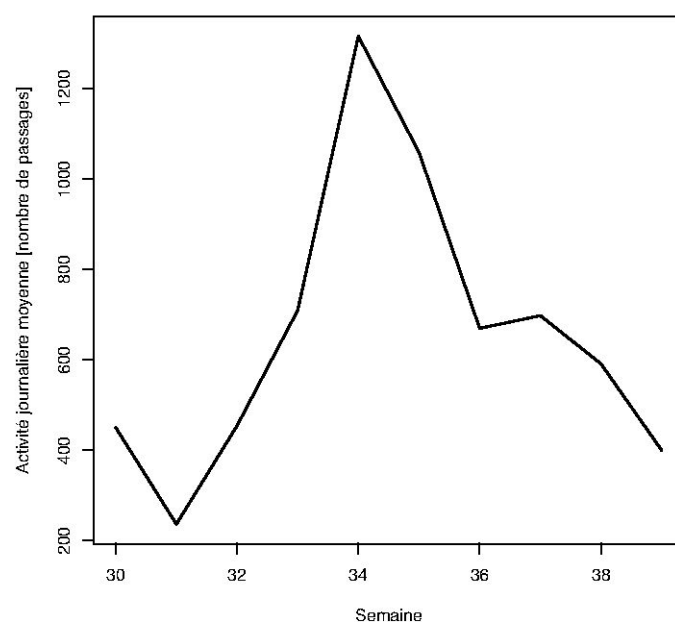


Figure 6.—Exemple de phénologie de l'activité annuelle (nombre de passages de chauves-souris enregistrés par nuit en 2011) au gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse). Les pics d'activité observés de juin à mi-juillet sont probablement causés par l'activité des spéléologues.





a



b

Figure 7.—Variations a) mensuelles avec écart-types et b) hebdomadaires de l'activité nocturne (nombre de passages de chauves-souris enregistré par nuit) au gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse). Le nombre de nuits de suivi par mois et année est indiqué dans la figure a.

L'intensité de l'activité est étroitement liée à la température, à la date et à l'intensité du vent et des précipitations. L'activité augmente avec la température et diminue avec les précipitations et le vent (tableau 2, figure 8). Les performances prédictives du modèle de l'activité automnale sont excellentes ( $R_s = 0.86$ ,  $p < 0.0001$ ).

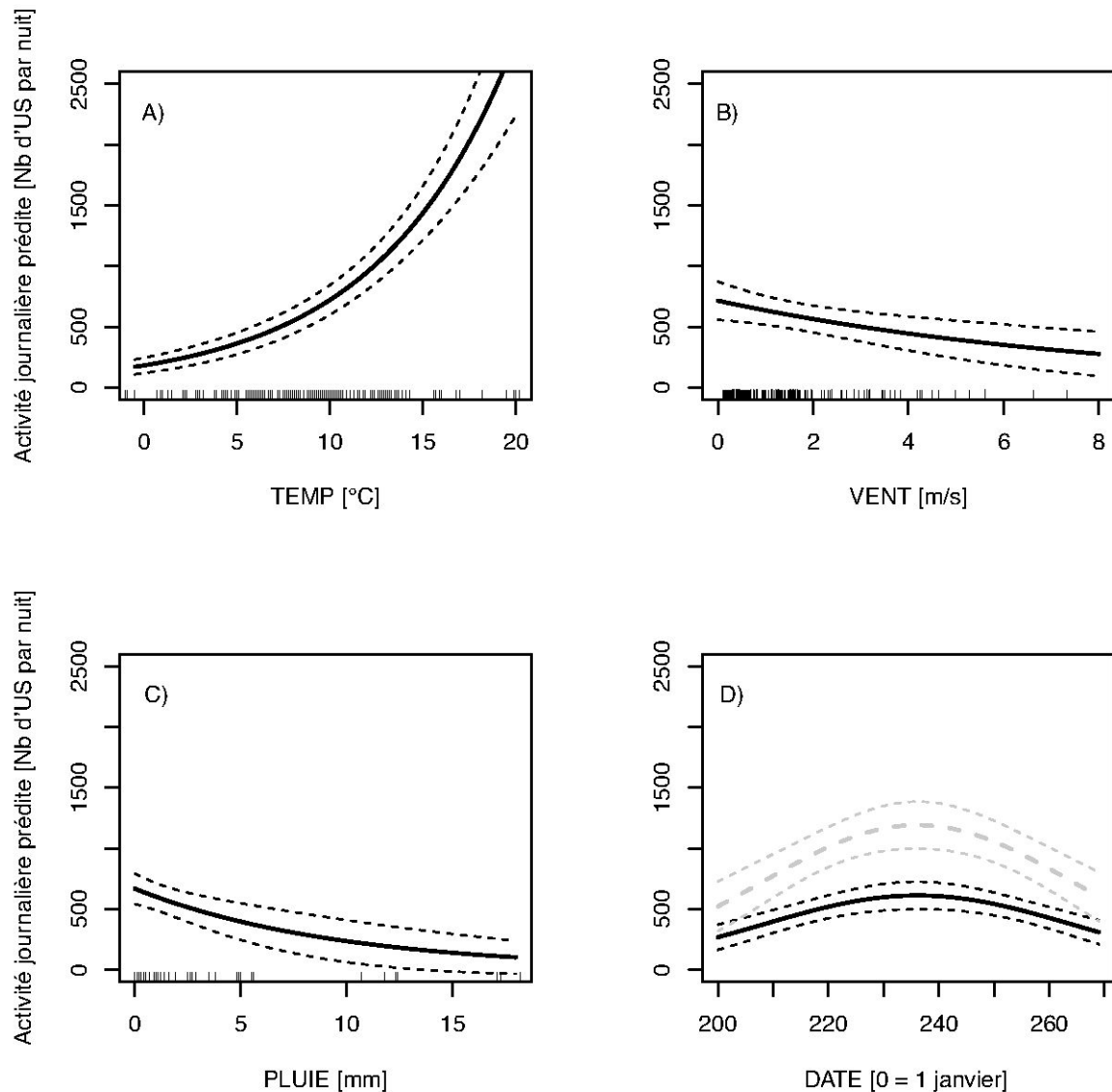


Figure 8. –Prédictions (avec intervalle de confiance à 95%) de l'intensité de l'activité du rassemblement automnal (15 juillet - 30 septembre) au gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse) en fonction de A) la température, B) le vent, les C) précipitations et D) la date julienne. Les prédictions sont basées sur le modèle décrit dans le tableau 2. Pour chacune des figures, les variables qui ne varient pas ont été fixées à leur valeur moyenne et les valeurs observées sont indiquées sur l'axe horizontal. La figure D présente également en grisé les prédictions pour une nuit avec de bonnes conditions météorologiques (nuit sans pluie, tempérée (12°C) et avec peu de vent (0.2 m/s)). Le tableau 1 décrit les variables.

Tableau 2.–Valeurs des coefficients fixes du modèle mixte de quasipoisson prédisant l'activité (nombre de passages) des chauves-souris pendant les rassemblements automnaux au gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse). Le tableau 1 décrit les variables.

	Coefficient	Erreur standard	Valeur t	P (> t )
Ordonnée à l'origine	-30.4397	8.4765	-3.59	p < 0.0001
DATE	0.3047	0.0724	4.21	p < 0.0001
DATE <sup>2</sup>	-0.0006	0.0002	-4.21	p < 0.0001
TEMP	0.1360	0.0119	11.42	p < 0.0001
PLUIE	-0.1042	0.0385	-2.71	p < 0.01
VENT	-0.1190	0.0479	-2.49	p < 0.05

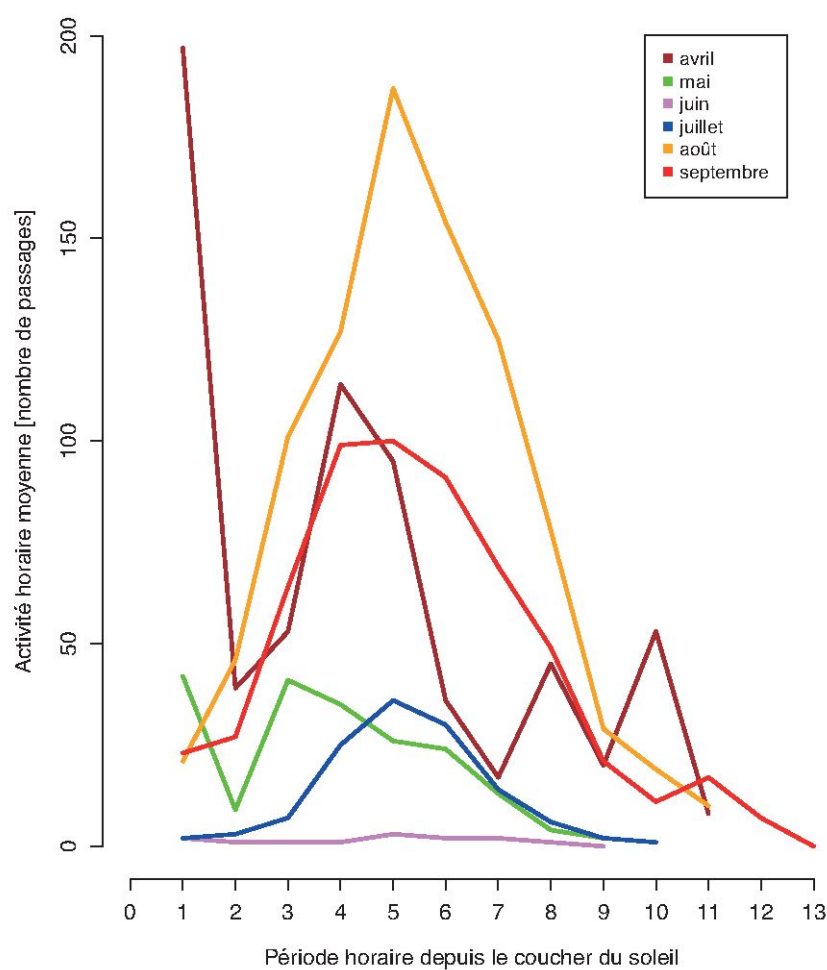


Figure 9.–Variations horaires de l'activité nocturne au gouffre de la Cascade (Jura vaudois, Suisse). Le nombre de nuits de suivi par mois et année est indiqué dans la figure 7a.



L'activité nocturne peut être divisée en quatre phases (figure 9). On observe premièrement un pic d'activité de faible intensité en début de nuit qui coïncide avec la sortie des chauves-souris du gouffre. Ensuite une phase de faible activité est observée avant l'arrivée sur le site des chauves-souris qui effectuent leur ballet aérien à l'extérieur de la cavité. L'intensité des passages est maximale entre 4 et 7 heures après le coucher du soleil. En fin de nuit, les chauves-souris quittent le site. En septembre, un pic d'activité de faible intensité peut parfois être observé avant le lever du soleil.

### *Phénologie annuelle*

Une période de forte activité est observée entre le début avril (début des mesures) et la mi-mai (figures 6 et 7). Le patron d'activité nocturne est par contre différent de celui qui caractérise les rassemblements automnaux (figure 9): l'activité est intense en début de nuit et on ne discerne pas de pic d'activité en milieu de nuit.

De mi-mai à fin juillet, l'activité est quasiment nulle. Les deux pics journaliers d'activité visibles en juin et juillet 2011 sont probablement causés par l'activité des spéléologues. En effet, ces derniers ont visité le gouffre à de nombreuses reprises (min. 5x) cette année (P. Patthey, données non publiées).

## DISCUSSION

L'intensité quotidienne moyenne minimale des rassemblements automnaux mesurée varie de 500 à plus de 1000 passages de chauves-souris entrant ou sortant chaque nuit du gouffre de la Cascade. GLOVER (2006) et GLOVER & ALTRINGHAM (2008) ont dénombré avec la même méthode acoustique en de 300-400 (3 sites anglais) à 1250 (1 site) passages journaliers entre 2003-2005. En Angleterre comme au gouffre de la Cascade, l'activité acoustique estimée est conservatrice car elle sous-estime le nombre réel de passages de chauves-souris. En effet, plusieurs individus peuvent passer en peu de temps, par exemple une femelle suivie d'un ou plusieurs mâles, en ne déclenchant qu'une seule fois le détecteur. L'activité réelle est donc supérieure, dans une proportion inconnue, aux valeurs relevées. PIKSA *et al.* (2011) ont, quant à eux, comptés en moyenne de 500 (2 sites) à 1500 (1 site) passages par nuit de 2008 à 2009 (82 nuits au total) avec une méthode de comptage quasiment absolue. Nos résultats confirment ainsi l'importance patrimoniale majeure de ce site pour le rassemblement automnal.

Le patron d'activité nocturne automnale est similaire à celui observé sur d'autres sites européens (RIVERS *et al.* 2006, GLOVER & ALTRINGHAM 2008, PIKSA *et al.* 2011). La majorité des individus ne vient sur le site qu'en milieu de nuit. Par contre, le nombre important de visites du gouffre de la Cascade au printemps n'a pas à ma connaissance été relevé sur d'autres sites européens. Il est possible que cette activité soit liée à des individus sortant d'hibernation et commençant à quitter le site et/ou à un comportement de pariade ou de préparation aux pariades automnales.

L'activité du rassemblement automnal est étroitement dépendante de la date et des conditions météorologiques. Elle est logiquement plus élevée lors de conditions

météorologiques favorables. Le pic d'activité mesuré de 2010 à 2012 se situe entre fin août et début septembre.

Les observations réalisées et le modèle d'activité seront utiles aux chiroptérologues pour identifier les sites de grands rassemblements automnaux ou optimiser les opérations de capture. L'introduction de prévisions météorologiques dans le modèle prédictif permet d'évaluer l'activité future du rassemblement et donc d'anticiper le succès de capture des chauves-souris. Les variations d'activité journalière montrent que ces captures doivent au minimum durer 4 heures, mais idéalement 6 heures, pour couvrir le pic d'activité quotidien. Les différentes espèces de chauves-souris ont des périodes de rassemblement différentes (PIKSA *et al.* 2011). Si une seule session de capture est planifiée, elle devrait avoir lieu pendant le pic d'activité, soit entre le 15 août et le 10 septembre (semaines 34 à 37). Cette période est vraisemblablement celle qui regroupe un maximum d'espèces (PIKSA *et al.* 2011). Cependant, une à deux sessions supplémentaires de captures réparties sur l'ensemble de la période d'activité est conseillée pour obtenir une liste d'espèce plus complète.

Les onze sites décrits par PATTHEY & MAEDER (2014) abritent des peuplements chiroptérologiques très similaires et sont situés à des altitudes comparables (figure 1). Il est donc fort probable que la phénologie et les déterminants du rassemblement soient aussi très similaires (PIKSA *et al.* 2011). Le modèle prédictif calibré et validé pour le gouffre de la Cascade est probablement ainsi applicable à ces sites. De même, leur importance patrimoniale est probablement équivalente. Même si cela reste à prouver pour chacune de ces cavités naturelles, ces gouffres devraient, par mesure de précaution, être préservés de toute atteinte pouvant affecter leur rôle pour les chauves-souris.

#### REMERCIEMENTS

Mes remerciements s'adressent à Patrick Dériaz et Cédric Imfeld pour leur collaboration et leur information auprès de leurs collègues spéléologues ainsi que pour leur transmission des données informatisées des gouffres; à la Société Suisse de Spéléologie pour la mise à disposition du profil du gouffre; à Cyril Schönbächler, Thierry Bohnensteigel, Arnaud Maeder et Rémy Meylan pour leur aide lors de l'installation et du contrôle des enregistreurs automatiques; à Emmanuel Rey pour ses conseils météorologiques; à Cyril Schönbächler pour «l'importation» du système anglais d'enregistrement automatique; au CCO qui a mis à disposition le matériel et au CCO-Vaud pour la prise en charge d'une partie des frais de déplacements; à MétéoSuisse et à l'Etat de Vaud DGE-EAU pour avoir mis à disposition gratuitement les données météorologiques; à T. Bohnenstengel, J. Pellet et A. Roulet pour leur relecture critique du manuscrit.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANGELL R.L., BUTLIN R.K. & ALTRINGHAM J.D., 2013. Sexual segregation and flexible mating patterns in temperate bats. *PLoS ONE* 8(1): e54194.
- AUDÉTAT M. & HEISS G., 2002. Inventaire spéléologique de la Suisse – Tome IV – Jura vaudois partie ouest. Commission de Spéléologie de l'Académie suisse des sciences naturelles, La Chaux-de-Fonds. 535 p.
- FURMANKIEWICZ J., 2008. Population size, catchment area, and sex-influenced differences in autumn and spring swarming of the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). *Canadian Journal of Zoology* 86: 207-216.



- FURMANKIEWICZ J. & ALTRINGHAM J., 2007. Genetic structure in a swarming brown long-eared bat (*Plecotus auritus*) population: evidence for mating at swarming sites. *Conservation Genetics* 8: 913-923.
- GLOVER A.M., 2006. The ecology and conservation of cave-roosting bats in the Yorkshire Dales. PhD thesis, University of Leeds, UK.
- GLOVER A. M. & ALTRINGHAM J., 2008. Cave selection and use by swarming bat species. *Biological conservation* 141: 1493-1504.
- KERTH G., KIEFER A., TRAPPMANN C. & WEISHAAR M., 2003. High gene diversity at swarming sites suggest hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. *Conservation Genetics* 4: 491-499.
- MAEDER A. & PATTHEY P., 2005. Inventaire des chauves-souris des cavités du Jura vaudois ouest: résultats préliminaires. In: ARN (Ed). L'enfance d'une réserve. pp. 125-138.
- MCCULLOUGH P. & NELDER J.A., 1989. Generalized Linear Models, 2nd edn. Chapman & Hall, New York.
- PARSONS K. N., JONES G., DAVIDSON-WATTS I. & GREENAWAY F., 2003. Swarming of bats at underground sites in Britain-implications for conservation. *Biological conservation* 111: 63-70.
- PATTHEY P. & MAEDER M., 2014. Identification des cavités souterraines d'importance patrimoniale majeure pour les chauves-souris dans le Jura vaudois. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 94.1: 3-24.
- PIKSA K, BODGDANOWICZ W & TEREBA A., 2011. Swarming of bats at different elevations in the Carpathian Mountains. *Acta Chiropterologica* 13: 113-122,.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM., 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RIVERS N. M., BUTLIN R. K. & ALTRINGHAM J. D., 2006. Autumn swarming behaviour of Natterer's bats in the UK: Population size, catchment area and dispersal. *Biological conservation* 127: 215-226.
- VAUGHAN I.P. & ORMEROD S.J., 2005. The continuing challenges of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology* 42: 720-730.
- VEITH N. B., BEER N., KIEFER A., JOHANNESSEN J. & SEITZ A., 2004. The role of swarming sites for maintaining gene flow in the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). *Heredity* 93.

Manuscrit reçu le 25 octobre 2013



