

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 104 (2025)

**Artikel:** Variations saisonnières de la fréquentation de la lagune des Saviez aux Grangettes (VD, Suisse) par les chauves-souris  
**Autor:** Genoud, Michel  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1092346>

### **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:** 18.04.2026

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

# Variations saisonnières de la fréquentation de la lagune des Saviez aux Grangettes (VD, Suisse) par les chauves-souris

Michel GENOUD<sup>1</sup>

GENOUD M., 2025. Variations saisonnières de la fréquentation de la lagune des Saviez aux Grangettes (VD, Suisse) par les chauves-souris. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 104: 59-84.

## Résumé

Les variations de la fréquentation des zones humides et aquatiques par les chiroptères au cours du cycle annuel sont encore peu documentées. Ces habitats sont pourtant des terrains de chasse importants pour de nombreuses espèces de chauves-souris, parmi lesquelles beaucoup sont menacées en Suisse. La phénologie de la fréquentation par les chiroptères de la lagune des Saviez, un plan d'eau situé dans une réserve naturelle d'importance, a été étudiée au moyen d'un suivi acoustique effectué durant un cycle annuel, à raison d'une session d'une heure toutes les deux semaines. Deux procédés d'analyse manuelle des spectrogrammes et un procédé automatique basé sur un algorithme ont été appliqués pour identifier les espèces ou les groupes d'espèces. Les variations de la fréquence des cris sociaux et des buzzes émis lorsque les chiroptères chassent ou s'abreuvent ont également été examinées.

Dix espèces ont été identifiées par les trois procédés. La fréquentation de la lagune a montré une forte saisonnalité. Occasionnelle et principalement due à *Pipistrellus pipistrellus* et *P. nathusii* en hiver, elle a été quasi continue de fin mars à mi-septembre (médiane = 88,1% des séquences de 5 s disponibles au cours d'une session). Durant cette période, des indices d'activité très élevés et similaires ont été obtenus pour *P. pipistrellus* et *P. pygmaeus* et la fréquence des buzzes a été élevée. *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*, *Hypsugo savii*, ainsi que les *Myotis* (essentiellement représentés par *M. daubentonii*) ont montré un déroulement bimodal de fréquentation, avec des maxima au printemps et à la fin de l'été. Les variations de l'abondance des proies et la succession d'événements particuliers du cycle vital pourraient expliquer ce déroulement. La fréquence des cris sociaux a montré un déroulement bimodal semblable. *Nyctalus noctula* a fréquenté la lagune surtout lors de sa migration printanière et *P. nathusii* y a été présente toute l'année. Bien qu'ils aient parfois conduit à des résultats très différents, les procédés d'identification utilisés sont apparus comme complémentaires. L'étude a confirmé que la lagune est intensément fréquentée par les chauves-souris du printemps au début de l'automne.

**Mots-clés:** activité, Chiroptera, cris sociaux, écholocalisation, phénologie, suivi acoustique.

<sup>1</sup> Département d'écologie et d'évolution, Université de Lausanne, Biophore, 1015 Lausanne, Suisse, michel.genoud@unil.ch

GENOUD M., 2025. Seasonal variations in bat activity over the Saviez lagoon in the Granges (VD, Switzerland). *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 104: 59-84.

### Abstract

Variations in the use of wetlands and aquatic areas by chiropterans during the annual cycle are still poorly documented. Yet these habitats are important hunting grounds for many bat species, among which a number are threatened in Switzerland. The phenology of bat activity at the Saviez lagoon, a water body located in a nature reserve of major importance, was studied by acoustic monitoring during an annual cycle, with a one-hour session every two weeks. Two methods involving a manual analysis of the spectrograms and one automatized method based on an algorithm were applied to identify species or species groups. The variations of the frequency of feeding and drinking buzzes and of social calls were also examined.

Ten species were identified by the three methods. Bat activity at the lagoon was strongly seasonal. Only occasional and principally due to *Pipistrellus pipistrellus* and *P. nathusii* in winter, it was almost continuous between the end of March and mid-September (median = 88.1 % of the 5 s long sequences available during each session). During this latter period, similar and high activity indices were obtained for *P. pipistrellus* and *P. pygmaeus* and a high frequency of buzzes was observed. The activity of *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*, *Hypsugo savii*, as well as of the *Myotis* (essentially represented by *M. daubentonii*) followed a bimodal pattern with peaks in spring and late summer. Variations in prey abundance and the timing of certain events in the bats' life cycle could explain this pattern. The frequency of social calls followed a similar bimodal pattern. *Nyctalus noctula* visited the lagoon mainly during its spring migration, while *P. nathusii* was there all year round. Although they sometimes gave different results, the identification methods used were considered complementary in the context of phenological studies of bat activity. The study confirmed that the Saviez lagoon is heavily visited by bats from spring to the beginning of fall.

**Keywords:** acoustic monitoring, activity, Chiroptera, echolocation, phenology, social calls.

## INTRODUCTION

Comme celle des autres chiroptères des zones tempérées et boréales de l'hémisphère nord, la vie des chauves-souris de Suisse est rythmée par l'alternance de deux phases profondément différentes dictées par la saisonnalité environnementale (KUNZ & FENTON 2003). Les activités se déroulent principalement au printemps, en été et au début de l'automne, le reste du cycle annuel étant dévolu à l'hibernation (ARTHUR & LEMAIRE 2009). La mise-bas a lieu au printemps ou au début de l'été et le sevrage des jeunes de l'année s'achève en été. Les chauves-souris constituent ensuite des réserves de graisse en fin d'été et au début de l'automne, en vue de leur longue hibernation. Mais c'est aussi à cette période qu'ont lieu la plupart des accouplements, la fécondation et la gestation étant différées après le réveil printanier chez presque toutes les espèces (ARTHUR & LEMAIRE 2009). Cette homogénéité temporelle ne doit pourtant pas cacher l'importante diversité de stratégies écologiques qui a évolué chez les chiroptères des régions tempérées et boréales. Même si l'on se limite aux 30 espèces présentes en Suisse et au Liechtenstein (RUEDI & NUSSBERGER 2021), une variation interspécifique considérable existe, entre autres, au niveau du comportement migratoire, du comportement reproducteur, du régime alimentaire, des stratégies de chasse ou de la sélection des sites de repos (ARTHUR & LEMAIRE 2009, KRÄTTLI & RUEDI 2021).

Cette diversité s'accompagne également de différences interspécifiques dans la fréquentation et le choix d'habitats préférentiels. Les bords de lacs et les plans d'eau stagnante permettent à la plupart des chiroptères de s'abreuver aisément et constituent un lieu de chasse privilégié pour de nombreuses espèces (VAUGHAN *et al.* 1997, RUSSO & JONES 2003, KUSCH *et al.* 2004, KORINE *et al.* 2016, SALVARINA 2016, MAS *et al.* 2022, SALVARINA *et al.* 2023). Ces habitats abritent en effet une abondante communauté d'insectes, parmi lesquels beaucoup

émergent en masse après une phase larvaire aquatique et sont alors des proies potentielles pour les chauves-souris. Mais hormis l'abondance de proies disponibles et un accès facilité à l'eau, de multiples contraintes et facteurs (climat, interactions sociales, reproduction et élevage des jeunes) affectent la fréquentation de ces habitats par les chiroptères (MACKIE & RACEY 2007). Face à cette complexité, le nombre d'études portant sur les variations saisonnières de cette fréquentation paraît encore bien trop faible (BROOKS 2009, CIECHANOWSKI *et al.* 2010, SALVARINA 2016, MAS *et al.* 2021).

Située entre les embouchures de l'Eau Froide et du Rhône dans le lac Léman, la région des Grangettes est une vaste zone humide dont l'importance biologique est reconnue depuis longtemps (SECRETAN 1970). Inscrite à l'inventaire fédéral des paysages, sites et monuments naturels (IFP) et reconnue comme site marécageux d'importance nationale, cette région figure également dans la liste des réserves d'oiseaux d'eau et de migrateurs d'importance internationale (OROEM) et dans l'inventaire Ramsar des zones humides d'importance internationale (STUBER 2015). Une réserve naturelle y a progressivement été constituée (AUBERT 1991). Selon l'Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein (GRAF & FISCHER 2021), pas moins de 12 espèces de chiroptères fréquentent la commune de Noville en aval du village du même nom. Mais cette région est constituée d'une mosaïque d'habitats (roselières, marais et prairies, forêts, étangs, canaux, champs cultivés, pâturages et infrastructures humaines) et les données sur la fréquentation de ces espaces par les différentes espèces au cours du cycle annuel sont encore pour le moins fragmentaires. En particulier, aucune donnée n'est encore disponible sur les chauves-souris de la lagune des Saviez (données du CCO Vaud, com. pers.), une grande étendue d'eau calme située à la marge de la réserve naturelle des Grangettes.

La détection acoustique a permis le développement de nouvelles approches en écologie des chiroptères (AHLÉN & BAAGØE 1999, KOTILA *et al.* 2023). Elle offre une bonne représentation de l'activité des chauves-souris en un site (O'FARRELL & GANNON 1999, BRODERS 2003), tout en évitant la nécessité des captures. Si elle reste parfois difficile, l'identification d'espèces sur la base de leurs signaux d'écholocation s'est considérablement perfectionnée durant la dernière décennie (BARATAUD 2020, RUSS 2021). Le but de ce travail est de décrire la phénologie de la fréquentation de la lagune des Saviez par les chauves-souris au moyen d'un suivi acoustique. Plusieurs aspects de cette phénologie m'ont paru particulièrement intéressants, en particulier dans les contextes de la gestion du site et de la protection des chiroptères qui le fréquentent. D'une part, j'ai voulu montrer que l'activité des chauves-souris sur la lagune est effectivement très intense du printemps à l'automne. D'autre part, il s'agissait de documenter une éventuelle fréquentation du site par les chiroptères durant l'hibernation ou, pour les espèces migratrices, durant la migration, par exemple pour y chasser ou pour s'abreuver. L'activité des chiroptères dans ces contextes est en effet particulièrement mal connue (SALVARINA 2016, ZAHN & KRINER 2016, MAS *et al.* 2021, 2022). Un aspect plus spécifique concernait la fréquentation du site par les pipistrelles commune et pygmée (*Pipistrellus pipistrellus* et *P. pygmaeus*). En Suisse, la première est généralement plus abondante et moins exigeante pour l'habitat que la seconde (SÄTTLER *et al.* 2007). Mais le site de la lagune paraissait répondre aux exigences plus grandes de la pipistrelle pygmée de sorte qu'on pouvait s'attendre à ce qu'elle n'y soit pas nécessairement moins fréquente.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Site d'étude

La lagune des Saviez (commune de Noville, VD, Suisse) se trouve à l'entrée orientale de la réserve naturelle des Grangettes. Ce plan d'eau de 100 m de longueur et de 30 m de largeur

moyenne est issu d'un creusement effectué en 2008 (STUBER 2015). Il est isolé du lac Léman au nord par une île longue d'environ 70 m occupée par une roselière parsemée de quelques arbustes et buissons. La lagune ne communique avec le lac que par deux chenaux creusés aux extrémités est et ouest. Elle est bordée au sud et à l'ouest par une roselière qui atteint par endroit 15 m de large. Les forêts de la réserve naturelle des Grangettes présentent une composition floristique qui varie selon l'humidité et les caractéristiques du sol et selon l'histoire du peuplement (BAUMANN *et al.* 2004). Le frêne commun (*Fraxinus excelsior*), l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*), le bouleau pendant (*Betula pendula*), le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le saule blanc (*Salix alba*) y constituent souvent une grande partie de la strate arborescente. Les peupliers carolins (*Populus xcanadensis*) autrefois cultivés y sont progressivement éradiqués (MEISTER 2004). La majorité de ces forêts, y compris celles qui succèdent à la roselière au sud et à l'ouest de la lagune, sont des frênaies humides, voire, dans les zones souvent inondées, des aulnaies. Ces forêts sont riches en dendromicrohabitats (parmi lesquels des loges, des cavités et des écorces décollées sur des arbres vivants, morts sur pied ou partiellement effondrés; BÜTLER *et al.* 2024) dont bénéficient, entre-autres, les espèces forestières de chiroptères. À l'est de la lagune, une tour d'observation de 10 m de hauteur a été construite à moins de 10 m du plan d'eau sur un remblais pauvre en végétation.

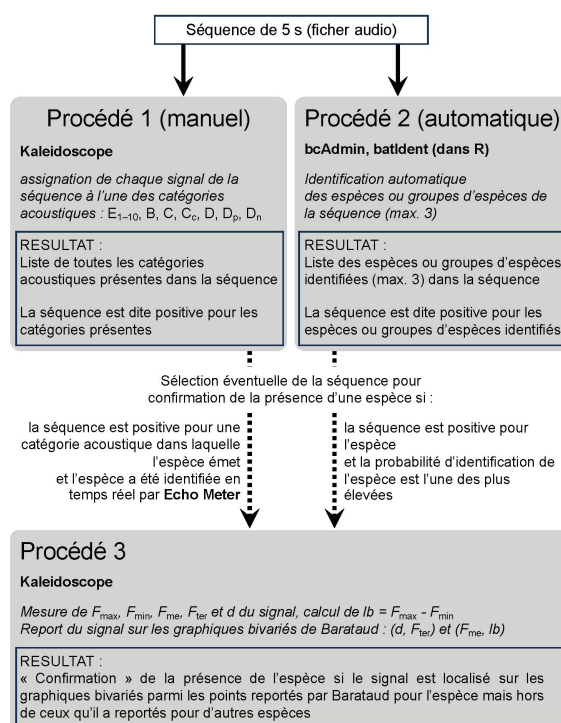
### Suivi acoustique

Des sessions de suivi acoustique ont été effectuées à la tour d'observation de la lagune (46°23'38.86" N / 6°55'05.18" E, altitude 373 m) à la fréquence d'une session toutes les deux semaines durant une année (27 sessions), du 16.10.2021 au 15.10.2022. L'étude est ainsi antérieure à la pose de grands nichoirs à chauves-souris sur la tour d'observation. La fréquence et la durée des sessions ont été limitées par le temps nécessaire à l'analyse des signaux acoustiques enregistrés (notamment en vue d'une analyse manuelle, voir ci-dessous, procédés d'identification). Chaque session a consisté en deux phases de 30 min chacune, séparées d'un intervalle de 5 min, la première étant effectuée au dernier étage de la tour et la seconde au pied de la tour. Toutes ont débuté après ( $b - 2$  h) et se sont terminées avant ( $b + 1$  h),  $b$  correspondant à l'heure du début du crépuscule astronomique (soleil situé 12° sous l'horizon). Ainsi, elles tiraient profit du pic d'activité que la majorité des espèces présentent à la tombée de la nuit (BARATAUD 2020, MAS *et al.* 2022). Le cycle et l'éclairage lunaires n'ont pas été considérés dans le choix des dates de sessions. En revanche, toutes les sessions ont été réalisées par temps sec et les soirées particulièrement venteuses ont été évitées (moyenne horaire de la vitesse du vent mesurée à la station météorologique du Bouveret durant les sessions  $\leq 22$  km/h; source MétéoSuisse). Un dispositif Echo Meter Touch 2 Pro (Wildlife Acoustics, UK) connecté à un smartphone était posé sur un support à 1 m 50 de hauteur et orienté horizontalement vers l'ouest (vers la lagune). Pour les chiroptères, l'habitat se trouvant dans la zone de détection du dispositif peut être qualifié d'ouvert (lagune, rive est de la lagune et roselières) même si la lisière de la ripisylve n'était pas très éloignée au sud. Le dispositif a été utilisé en mode d'enregistrement automatique: la détection d'un son dépassant une certaine intensité et une certaine fréquence déclenchait automatiquement une séquence d'enregistrement. L'application pour smartphone Echo Meter (version 2.8.23, Wildlife Acoustics, UK) contrôlait le dispositif. Elle offre plusieurs options permettant d'ajuster le dispositif d'enregistrement aux circonstances acoustiques et aux besoins de l'étude. Un gain moyen a été sélectionné (*gain: medium*). Le taux d'échantillonnage (*sample rate*) a été fixé à 256 kHz. Il a rendu possible l'enregistrement et le paramétrage de sons atteignant au maximum 128 kHz, ce qui inclut les cris de toutes les espèces de chauves-souris de Suisse, à l'exception des très hautes fréquences initiales de certains cris de *Myotis nattereri*, *M. crypticus* et *M. emarginatus* (RUSS 2021). La sensibilité du déclencheur la plus élevée a été sélectionnée (*trigger sensitivity: high*) et une fréquence minimale de déclenchement des enregistrements (*minimal trigger*

*frequency*) de 6 kHz a été choisie. Ces réglages ont entraîné la détection de nombreux bruits parasites, mais les fichiers correspondants (*noise*) n'ont pas été conservés (*save noise files: off*). La durée de chaque séquence d'enregistrement a été fixée à 5 s, quelle que soit la succession d'évènements acoustiques survenus durant ce laps de temps (*trigger window = maximum trigger length = 5 s*). Echo Meter proposait une identification en temps réel des cris enregistrés (*real-time auto ID: on*) mais selon Wildlife Acoustics cette identification ne peut être considérée comme suffisamment fiable dans le contexte de recherches scientifiques. Dans la présente étude, elle n'a été utilisée qu'à titre exploratoire (voire ci-dessous, procédé P<sub>3</sub>).

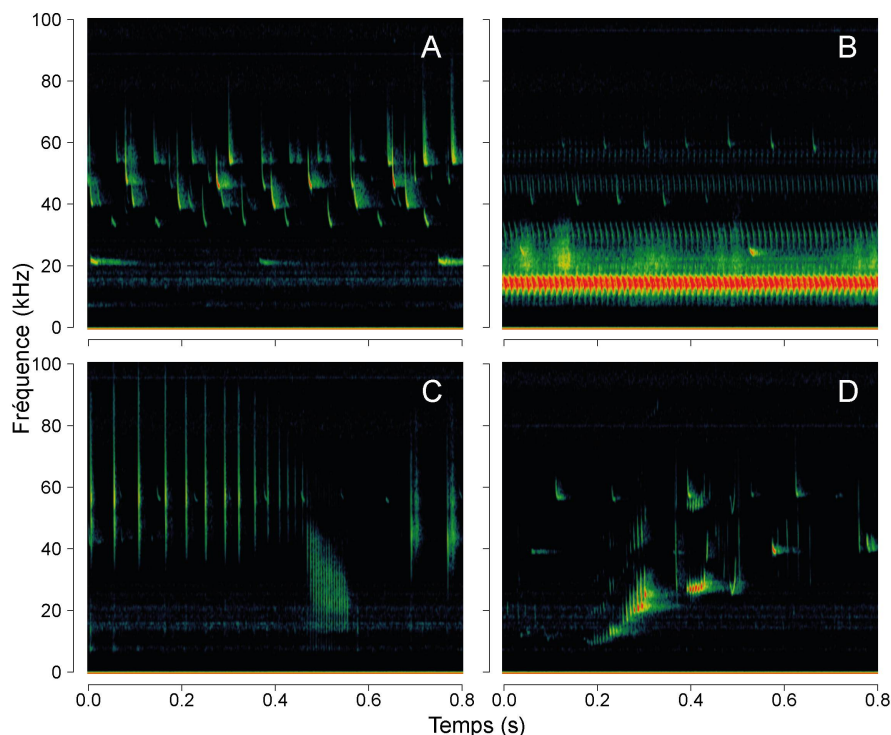
### Procédés d'identification des cris d'écholocation

La principale difficulté du suivi acoustique réside aujourd'hui encore dans l'identification des espèces (CLEMENT *et al.* 2014, RUSSO & VOIGT 2016, RYDELL *et al.* 2017, RUSSO *et al.* 2018, BARATAUD 2020, RUNKEL *et al.* 2021, RUSS 2021). D'une part, les cris d'écholocation d'un même individu peuvent varier considérablement, puisqu'ils sont notamment ajustés au degré d'encombrement de l'habitat. D'autre part, les émissions de différentes espèces peuvent être très semblables lorsqu'elles sont émises dans des circonstances semblables, puisque leur fonction relève de l'orientation et de la détection et non pas de la transmission d'une information à d'autres individus de la même espèce. L'attribution d'une série de signaux d'écholocation à une espèce particulière est facilitée par l'utilisation d'algorithmes qui comparent les cris étudiés à ceux d'une base de données. Mais cette automatisation, si sophistiquée soit-elle, n'élimine jamais complètement l'incertitude associée à l'identification (RUSSO & VOIGT 2016, RYDELL *et al.* 2017). Ainsi, il est généralement recommandé de compléter un procédé d'identification automatique par un contrôle manuel, même si celui-ci peut s'avérer fastidieux (LÓPEZ-BAUCELLS *et al.* 2019, RUSS 2021). Trois procédés d'identification ont été appliqués (figure 1).



**Figure 1.** Procédés d'identification utilisés.

Pour chacun des trois procédés, les logiciels utilisés sont mentionnés en caractères gras et le résultat est encadré. Le procédé 3 fait référence aux graphiques bivariés de BARATAUD (2020). Toutes les séquences enregistrées ont été traitées par les procédés 1 et 2. En revanche, au maximum 11 séquences/saison ont été traitées pour chaque espèce par le procédé 3. Les critères de sélection de ces séquences sont indiqués.



**Figure 2.** Extraits des spectrogrammes de quatre séquences.

**A:** Extrait d'une séquence printanière montrant le partitionnement du domaine ultrasonore, 27.4.2022. Catégories sonores répertoriées en procédé  $P_1$ :  $E_1$ ,  $E_3$ ,  $E_4$ ,  $E_5$ ,  $E_6$ . Identifications par le procédé  $P_2$ : *Hypsugo savii* (probabilité d'identification,  $P = 1$ ), *Pipistrellus pipistrellus* ( $P = 0.99$ ), *P. nathusii/kuhlii* ( $P = 0.85$ ). **B:** Extrait montrant la saturation du domaine ultrasonore inférieur ( $< 35$  kHz) par des cris d'orthoptères (en particulier *Ruspolia nitidula*: fréquences 8 – 34 kHz,  $F_{me} \sim 15$  kHz), 21.7.2022.  $P_1$ :  $E_1$ ,  $E_4$ ,  $E_6$ .  $P_2$ : pipistrelloïde ( $P = 1$ ). **C:** Buzz de chasse de *Myotis* sp., 10.6.2022.  $P_1$ :  $E_1$ ,  $E_3$ ,  $E_{10}$ .  $P_2$ : *Myotis* ( $P = 0,67$ ). **D:** Chant de *Pipistrellus nathusii*, 28.3.2022.  $P_1$ :  $E_1$ ,  $E_4$ .  $P_2$ : *Pipistrellus nathusii* ( $P = 0,64$ ).

**Tableau 1, ci-contre.** Catégories de cris relevés dans le cadre du procédé manuel d'identification  $P_1$ .

Les catégories de cris d'écholocation ( $E_{1-10}$ ) sont adaptées de (BARATAUD 2020) et celles de cris sociaux (B, C, D) se réfèrent aux types proposés par MIDDLETON *et al.* (2022), eux-mêmes adaptés de PFALZER & KUSCH (2003). FM: signaux en modulation de fréquence abrupte. FM/QFC: signaux en modulation de fréquence aplanie (largeur de bande,  $lb \geq 5$  kHz). QFC: signaux de fréquence quasi constante ( $lb < 5$  kHz). Les limites catégorielles appliquées sont indiquées ( $F_{me}$  = fréquence du maximum d'énergie,  $F_{ter}$  = fréquence terminale et  $lb$ ). Un \* indique que les limites correspondent aux signaux FM/QFC; elles ont été abaissées de 2.5 kHz pour les signaux QFC (BARATAUD 2020). Non-indiquée, la  $F_{ter}$  a souvent suffi à assurer un classement rapide: elle est inférieure à  $F_{me}$  d'environ 1,5 kHz pour les cris FM/QFC (exception faite d'une différence souvent supérieure chez *Eptesicus serotinus*) et 0,5 kHz pour les cris QFC. Parmi les cris sociaux des catégories C et D, certains sont distingués:  $C_c$  = cris en forme de canne de marche (*walking stick*) typiques de *Myotis daubentonii*;  $D_p$  = trilles typiques des pipistrelles;  $D_n$  = séquences complexes spécifiques à *Pipistrellus nathusii*. Espèces principales = espèces responsables de la grande majorité des signaux de la catégorie dans la région (la présence de *Miniopterus schreibersii*, notée entre parenthèses, y est peu probable, voir Discussion). Sporadique en Suisse, *Nyctalus lasiopterus* n'est pas considéré. Des signaux absents du tableau peuvent être émis par la faune chiroptérologique de Suisse (p. ex. cris des rhinolophes), mais ils n'ont pas été détectés durant l'étude. La catégorie  $E_8$  n'a concerné que quelques cris dont l'attribution à des chiroptères était incertaine (voir Résultats).

CATÉGORIE	STRUCTURE	$F_{me}$ (kHz)	$F_{ter}$ (kHz)	$lb$ (kHz)	ESPÈCES PRINCIPALES
E <sub>1</sub>	FM/QFC, QFC	> 53*	–	–	<i>PIPISTRELLUS PYGMAEUS</i> , ( <i>MINIOPTERUS SCHREIBERSII</i> )
E <sub>2</sub>	FM/QFC, QFC	50 – 53*	–	–	<i>PIPISTRELLUS PYGMAEUS</i> , <i>PIPISTRELLUS</i> <i>PIPISTRELLUS</i> , ( <i>MINIOPTERUS SCHREIBERSII</i> )
E <sub>3</sub>	FM/QFC, QFC	44 – 50*	–	–	<i>PIPISTRELLUS</i> <i>PIPISTRELLUS</i>
E <sub>4</sub>	FM/QFC, QFC	36 – 44*	> 30	–	<i>PIPISTRELLUS NATHUSII</i> , <i>PIPISTRELLUS KUHLLII</i>
E <sub>5</sub>	FM/QFC	31 – 36	> 30	< 30	<i>HYPUSUGO SAVII</i>
E <sub>5</sub>	QFC	30 – 34	–	–	<i>HYPUSUGO SAVII</i>
E <sub>6</sub>	FM/QFC	31 – 44	< 30	> 30	<i>EPTESICUS SEROTINUS</i>
E <sub>6</sub>	FM/QFC	19 – 31	–	–	<i>VESPERTILIO MURINUS</i> , <i>EPTESICUS SEROTINUS</i> , <i>EPTESICUS NILSSONII</i> , <i>NYCTALUS LEISLERI</i> , <i>NYCTALUS NOCTULA</i>
E <sub>6</sub>	QFC	21 – 30	–	–	<i>VESPERTILIO MURINUS</i> , <i>EPTESICUS NILSSONII</i> , <i>NYCTALUS LEISLERI</i>
E <sub>7</sub>	QFC	15 – 21	–	–	<i>NYCTALUS NOCTULA</i>
E <sub>8</sub>	QFC	< 15	–	–	<i>TADARIDA TENIOTIS</i>
E <sub>9</sub>	ALTERNANCE DE CRIS DÉCALÉS	~34 & 43	–	–	<i>BARBASTELLA</i> <i>BARBASTELLUS</i>
E <sub>10</sub>	FM ABRUPTÉ	–	–	–	<i>MYOTIS SPP.</i> , <i>PLECOTUS SPP.</i>
B	RÉPÉTITION RAPIDE DE FM	–	–	–	DIVERSES ESPÈCES
C	SIGNAL ISOLÉ, DIVERSES FORMES	–	–	–	DIVERSES ESPÈCES
C <sub>c</sub>	FM EN « CANNE DE MARCHÉ »	–	–	–	<i>MYOTIS DAUBENTONII</i>
D	SÉQUENCE DE PLUSIEURS CRIS	–	–	–	DIVERSES ESPÈCES
D <sub>p</sub>	TRILLE, 2–5 COMPOSANTS FM	–	–	–	<i>PIPISTRELLUS PYGMAEUS</i> , <i>PIPISTRELLUS</i> <i>PIPISTRELLUS</i> , <i>PIPISTRELLUS KUHLLII</i>
D <sub>N</sub>	« CHANT » DE <i>P. NATHUSII</i>	–	–	–	<i>PIPISTRELLUS NATHUSII</i>

**Procédé P<sub>1</sub>** – Toutes les séquences enregistrées ont été examinées manuellement (figure 1). Leur spectrogramme (figure 2), leur oscillogramme et, si nécessaire, le graphique de densité spectrale de certains signaux ont été visionnés au moyen du logiciel Kaleidoscope (version 5.4.7, Wildlife Acoustics, UK). Certaines séquences ont également été écoutées en expansion de temps. Plusieurs catégories de cris d'écholocation adaptées de BARATAUD (2020) ont été définies de manière à distinguer au mieux certains groupes d'espèces, voire certaines espèces, tout en réduisant le temps d'analyse nécessaire (tableau 1). Tous les cris détectés ont été assignés à l'une ou l'autre de ces catégories. Les signaux en fréquence modulée aplanie (FM/QFC) et de fréquence quasi constante (QFC) ont été répartis en huit catégories hertziennes selon  $F_{me}$ , la fréquence du maximum d'énergie (E<sub>1-8</sub>; tableau 1). Les premiers ont

une largeur de bande  $\geq 5$  kHz et débutent par une phase descendante abrupte avant de se stabiliser autour d'une fréquence terminale (signaux aigus de la figure 2A). Les seconds ont une largeur de bande  $< 5$  kHz (signaux graves de la figure 2A). Puisque les registres hertziens de plusieurs espèces émettant de tels signaux se recouvrent, les fréquences limites de ces catégories ne coïncident pas avec des limites spécifiques absolues. Cependant, les cris de certaines catégories ( $E_3$ ,  $E_5$ ,  $E_7$ ,  $E_8$ , tableau 1) sont principalement dus à une seule espèce et les variations quantitatives de leur fréquence rendent compte avec suffisamment de précision de la phénologie des espèces émettrices. En ce qui concerne la barbastelle d'Europe, *Barbastella barbastellus* (catégorie  $E_9$ , tableau 1), une écoute en expansion de temps a permis de reconnaître sans équivoque l'espèce, pour autant qu'elle émette l'alternance caractéristique des deux types de cris dont elle est capable (AHLÉN & BAAGØE 1999). Les signaux en modulation de fréquence abrupte (FM; figure 2C) des *Myotis* se distinguent en général aisément des autres, mais leur identification spécifique est problématique, voire souvent impossible et ils ont donc été réunis dans une même catégorie ( $E_{10}$ ). Aucun cri d'écholocation de rhinolophe (FC, fréquence constante) n'a été détecté durant l'étude.

**Procédé  $P_2$**  – Toutes les séquences ont été importées dans le logiciel de gestion bcAdmin4 (ecoObs GmbH, Nürnberg) puis soumises à un procédé d'identification automatique dédié (batIdent version 1.5, ecoObs GmbH) fonctionnant sous R (3.0.0) (figure 1). Lorsque le procédé ne parvient pas à attribuer une succession de cris à une espèce émettrice, il peut l'attribuer à un assemblage d'espèces émettant des cris similaires. Parmi ces assemblages, les «pipistrelloïdes» regroupent les genres *Pipistrellus*, *Hypsugo* et *Miniopterus*, et les «nyctaloides» regroupent les genres *Vespertilio*, *Eptesicus*, *Nyctalus* et *Tadarida*. Le groupe «Mkm» rassemble *Myotis daubentonii*, *M. brandtii*, *M. mystacinus* et *M. bechsteini*. D'autre part, les espèces dont les signaux sont trop semblables ne sont pas distinguées (p. ex. *Myotis brandtii*/*mystacinus*). L'algorithme de batIdent est capable d'identifier jusqu'à trois espèces ou groupes d'espèces pour chaque séquence pour autant qu'au moins 3 cris détectés puissent leur être attribués. Il associe à chaque identification une probabilité d'identification correcte qui correspond à la probabilité d'appartenance à l'espèce ou au groupe d'espèces dans la base de données européennes à laquelle il compare les cris. Seules les identifications associées à une probabilité  $\geq 0.6$  ont été utilisées, indépendamment de l'espèce ou du groupe d'espèces.

**Procédé  $P_3$**  – Jusqu'à 11 séquences par saison ont été analysées manuellement avec plus de précision dans le but d'accroître la crédibilité de la présence de certaines espèces (figure 1). Les séquences pour lesquelles l'espèce était identifiée par l'algorithme batIdent (procédé  $P_2$ ) ont initialement été choisies à cet effet, à commencer par celles dont la probabilité d'identification était la plus forte. Pour les espèces rarement ou jamais identifiées par le procédé  $P_2$  certaines séquences ont également été sélectionnées durant le procédé manuel ( $P_1$ ), en particulier lorsque l'espèce avait été identifiée en temps réel par Echo Meter.  $P_3$  n'a été appliqué que pour des signaux FM/QFC ou QFC. Pour confirmer la crédibilité élevée d'une identification, l'approche bivariée et les données de BARATAUD (2020) ont été utilisées. Les fréquences maximale  $F_{\max}$ , minimale  $F_{\min}$ , du maximum d'énergie  $F_{\text{me}}$  et terminale  $F_{\text{ter}}$ , ainsi que la durée du cri,  $d$  ont été mesurées sous Kaleidoscope pour 3 cris successifs et une moyenne a été calculée pour chaque variable (BARATAUD 2020). Le signal a ensuite été reporté sur les graphiques bivariés appropriés de BARATAUD (2020):  $F_{\text{ter}}$  en fonction de  $d$  et  $lb$  en fonction de  $F_{\text{me}}$  ( $lb$  correspondant à la largeur de bande,  $F_{\max} - F_{\min}$ ). L'identification a été considérée comme particulièrement crédible (ci-après, «confirmée») lorsque le signal concerné était localisé parmi les points reportés par BARATAUD (2020) pour l'espèce, mais hors de ceux relatifs à toute autre espèce. Cette approche n'était évidemment possible que pour les espèces présentant un secteur exclusif sur au moins un des graphiques bivariés. En outre, une alternance bien marquée de cris de fréquences légèrement différentes («plip-plop») a été

considérée comme déterminante pour confirmer la présence des noctules (*Nyctalus noctula* ou *N. leisleri*).

### "Buzzes" et cris sociaux

Les «buzzes» (répétition rapide de signaux d'écholocation) émis par les chauves-souris en vol lorsqu'elles chassent ou s'abreuvent ont été notés. La plupart du temps, ils caractérisent la phase finale de l'approche d'une proie, durant laquelle la proximité accrue de la proie conduit au raccourcissement du délai de réception de l'écho et nécessite une accélération de la répétition des signaux d'écholocation (RUSS 2021; figure 2C). Mais une chauve-souris qui vient s'abreuver à une étendue d'eau émet un buzz similaire durant la phase finale de son approche de la surface de l'eau (RUSSO *et al.* 2016). Bien que les deux types de buzzes présentent de légères différences (RUSSO *et al.* 2016), ils n'ont pas été distingués systématiquement, le spectrogramme de beaucoup d'entre eux étant de qualité insuffisante. L'auteur d'un buzz était souvent aisément identifiable (figure 2C), mais durant de nombreuses séquences la densité de cris rendait une telle identification douteuse. Une attribution spécifique des buzzes n'a été effectuée que pour la catégorie  $E_7$  (procédé  $P_1$ ) et la noctule commune, *Nyctalus noctula* ( $P_2$ ).

La présence de cris sociaux, que nombre d'espèces émettent même en vol, à l'écart de leurs sites de repos ou de leurs nurseries, a également été notée. Les catégories de cris sociaux proposées par MIDDLETON *et al.* (2022), elles-mêmes adaptées de PFALZER & KUSCH (2003), ont initialement été retenues (tableau 1): types B (longue répétition rapide de signaux FM descendants), C (cris isolé de différentes formes) et D (signal complexe constitué de plusieurs composantes). À l'exception de quelques cas, leur identification spécifique est problématique (PFALZER & KUSCH 2003, MIDDLETON *et al.* 2022). Les seuls signaux de catégorie C qui ont pu être attribués sont les cris en forme de canne de marche ( $C_3$ , *walking stick*) typiques de *Myotis daubentonii* dans la région d'étude (tableau 1). Bien que les trilles de *Pipistrellus pipistrellus*, *P. pygmaeus* et *P. kuhlii* présentent des caractéristiques qui diffèrent statistiquement (BARLOW & JONES 1997, RUSSO & JONES 1999, MIDDLETON *et al.* 2022), ils ont été regroupés ( $D_p$ , tableau 1), tant il est apparu que nombre d'entre eux ne pourraient de toute façon pas être attribués avec suffisamment de certitude. En revanche, un examen soigneux de certains trilles a été pratiqué pour une éventuelle identification certaine de *P. kuhlii* (RUSSO & JONES 1999, MIDDLETON *et al.* 2022). La moyenne des  $F_{mc}$  des composantes du trille et celle de la durée des intervalles entre ces composantes ont été estimées pour des trilles détectés lors de séquences comportant des cris d'écholocation attribués à *P. kuhlii* par  $P_2$ , ainsi que pour les trilles apparus à l'examen manuel comme particulièrement graves ( $F_{min} \leq 16$  kHz). Enfin, les «chants» complexes de *Pipistrellus nathusii* (BARLOW & JONES 1996, RUSS & RACEY 2007, JAHELKOVÁ *et al.* 2008) ont été répertoriés ( $D_n$ , tableau 1 & figure 2D).

### Analyse des sessions, phénologie et inventaire des espèces

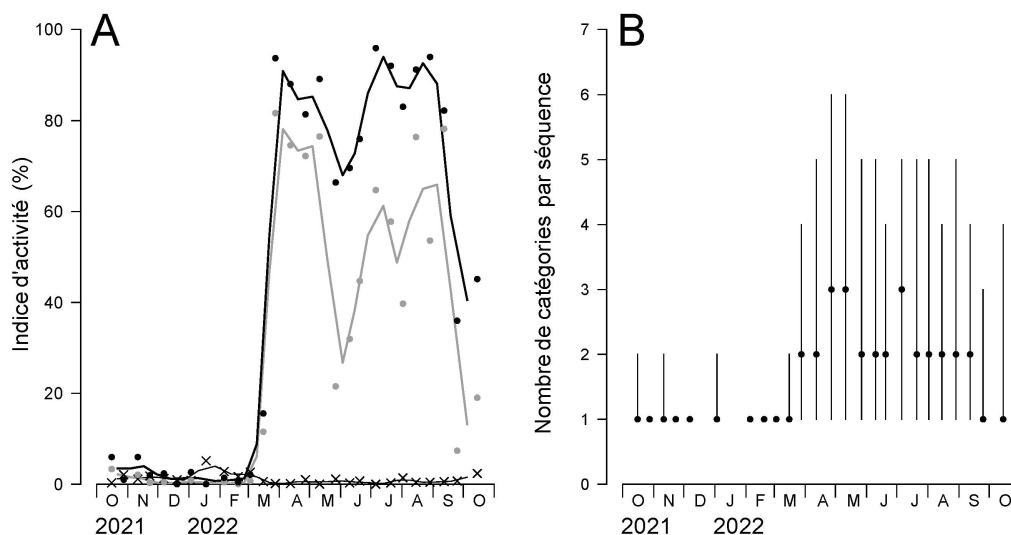
Une séquence a été considérée comme «positive» pour une catégorie acoustique (procédé  $P_1$ ), une espèce ou un groupe d'espèce (procédé  $P_2$ ) lorsqu'elle contenait des signaux assignés à cette catégorie ( $P_1$ ), cette espèce ou ce groupe d'espèces ( $P_2$ ) (figure 1). Pour chaque session, le nombre total de séquences positives aux différentes catégories a ensuite été calculé. Ces totaux ont été considérés comme un indice d'activité sur la lagune (= pression d'utilisation *sensu* BARATAUD (2020)). Ci-après, ils sont exprimés en pourcentage du nombre maximum possible de séquences par session (720 séquences). La fréquence des cris sociaux et des buzzes a été exprimée de la même façon. Mais celle des buzzes a en outre été exprimée en pourcentage des séquences comportant des cris d'écholocation de chiroptères. Une importante variabilité de l'indice d'activité d'une session à l'autre étant attendue (BROEDERS 2003), un lissage a été réalisé en établissant des moyennes sur deux sessions successives.

Un inventaire des espèces identifiées sur la base de cris d'écholocation par  $P_2$  et confirmées par  $P_3$  (voire  $P_1$  pour *Barbastella barbastellus*) ou sur la base de cris sociaux spécifiques a été établi. La présence d'une espèce sur la lagune a été considérée comme possible mais «non confirmée» lorsque celle-ci a été identifiée par le procédé  $P_2$ , mais que la crédibilité de sa présence n'a pu être renforcée par  $P_1$ ,  $P_3$  ou par des cris sociaux spécifiques.

## RÉSULTATS

### Variations de l'activité des chiroptères

L'indice d'activité de l'ensemble des chauves-souris sur la lagune des Saviez a montré une forte saisonnalité, même si des cris de chiroptères ont été enregistrés durant tous les mois de l'année (figure 3A). Au total, 9 028 séquences ont été enregistrées, dont 8 808 positives aux chiroptères sous  $P_1$ . Les procédés  $P_1$  (manuel) et  $P_2$  (automatique) ont abouti à des variations saisonnières similaires, avec cependant des valeurs systématiquement plus faibles pour  $P_2$ .



**Figure 3.** Variations saisonnières de l'activité de l'ensemble des chiroptères à la lagune des Saviez.

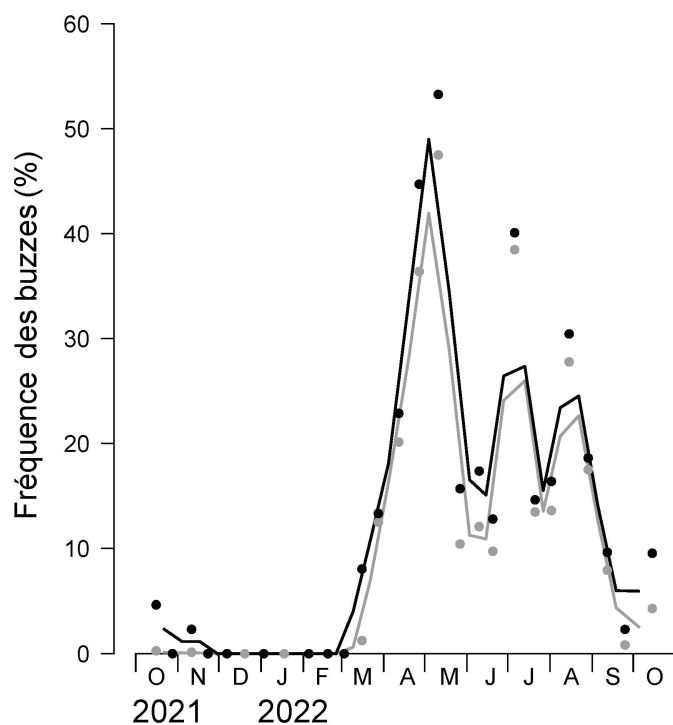
**A:** L'indice d'activité correspond au nombre de séquences positives aux chiroptères (durant lesquelles au moins un chiroptère a été détecté) obtenu par analyse manuelle (procédé  $P_1$ , points noirs) et par analyse automatique (procédé  $P_2$ , points gris), exprimé en pourcentage de la totalité des séquences possibles (720 par session). Des lignes brisées lient les moyennes lissées sur deux sessions successives. Le % de faux positifs (= séquences enregistrées sans aucun chiroptère) est également reporté (croix noires). Les nombres de séquences correspondants peuvent être obtenus en multipliant les valeurs de l'indice par 7.2. **B:** Nombre de catégories de cris d'écholocation (tableau 1,  $E_{1-10}$ ) détectées par  $P_1$  lors de chaque séquence positive aux chiroptères durant les différentes sessions (les points noirs indiquent le nombre médian; les segments verticaux indiquent l'étendue). Durant les sessions du printemps et de l'été, plusieurs catégories acoustiques étaient généralement identifiées durant chaque séquence enregistrée. En revanche, de mi-octobre à mi-mars la plupart des séquences ne comportaient qu'une seule catégorie acoustique.

De mi-novembre à début mars, les cris d'écholocation ont été peu fréquents (médiane = 1,7% du nombre maximum possible de séquences par session; extrêmes 0 – 2,6%,  $n = 8$  sessions;  $P_1$ ) mais seules deux sessions en ont été complètement dépourvues. Après une augmentation observée dès la mi-mars, l'indice d'activité est en revanche resté élevé de fin mars à mi-septembre (88,1%; 66,4 – 96%,  $n = 13$  sessions), avec deux pics prononcés au

début du printemps et en fin d'été. Une forte diminution de la fréquentation a ensuite été enregistrée dès la fin septembre. Les séquences négatives (enregistrements déclenchés en l'absence de signal acoustique de chiroptère = « faux positifs ») sont restées peu fréquentes tout au long de l'année (figure 3A).

A cette forte saisonnalité de la fréquence des séquences positives s'ajoute une variation du nombre de catégories acoustiques détectées durant chacune d'entre-elles (figure 3B). Une séquence positive ne comportait généralement qu'une seule catégorie de cris durant la période allant de novembre à début mars (maximum 2), alors qu'elle en comptait généralement 2 ou 3 (maximum 6) de fin mars à mi-septembre. De surcroît, de nombreuses séquences enregistrées durant cette même période comportaient un nombre très élevé de signaux (p. ex. figure 2A; plus de 50 signaux d'écholocalisation/s).

La fréquence des buzzes a également varié au cours de l'année, sans toutefois que cette variation ne soit parfaitement superposée à celle de l'indice d'activité (figure 4). Aucun buzz n'a été détecté de mi-novembre à début mars (8 sessions). En revanche, les buzzes étaient généralement nombreux de la fin mars à mi-septembre, où ils étaient présents durant 9,6 – 53,3% (médiane 17,4%,  $n = 13$  sessions) des séquences positives. L'augmentation de leur fréquence dès la fin mars a été plus lente que celle de l'indice d'activité. Ainsi, la plupart des séquences positives aux chiroptères étaient encore dépourvues de buzz au début avril, alors qu'à la fin avril et au début mai approximativement la moitié d'entre-elles en comportaient au moins un (figure 4). Au-delà de cette période, la fréquence des buzzes a fortement varié, mais durant la plupart des sessions moins de 20% des séquences positives comportaient un buzz.

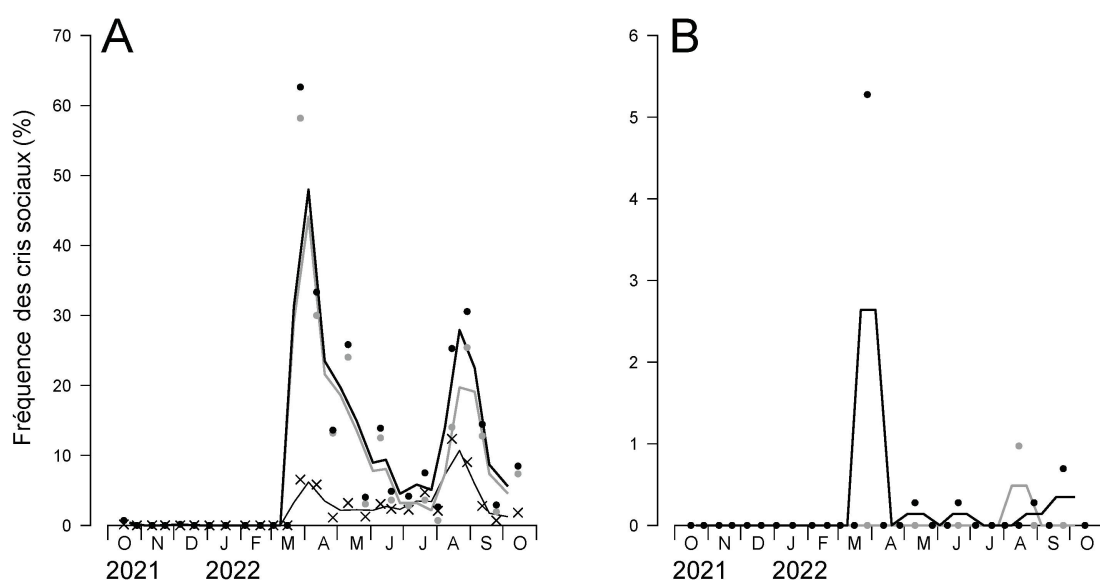


**Figure 4.** Variations saisonnières de la fréquence des buzzes.

Un buzz est émis par une chauve-souris durant la phase finale d'approche d'une proie ou lorsqu'elle s'approche de la surface de l'eau pour s'abreuver. Le nombre de séquences comportant au moins un buzz est reporté en % du nombre maximum de séquences possibles par session (720) et en % du nombre de séquences positives aux chiroptères (points gris et noirs, respectivement). Des lignes brisées lient les moyennes lissées sur deux sessions successives.

### Cris sociaux

Des cris sociaux ont été enregistrés entre mi-mars et mi-octobre. Leur fréquence durant cette période a varié fortement, avec un maximum au début du printemps et un second pic à la fin de l'été (figure 5A, points noirs). Durant l'étude, 20,8% des séquences positives aux chiroptères ont comporté des cris sociaux et chaque séquence pouvait contenir jusqu'à trois des catégories définies dans le tableau 1. Parmi elles 426 contenaient au moins un signal social ne pouvant être imputé à une espèce ou un groupe d'espèces (catégories B, C, D ; figure 5A, croix). La grande majorité des séquences contenant des cris sociaux comportaient au moins un signal complexe en trille typique des pipistrelles (catégorie  $D_p$ ). La fréquence de ces derniers a donc varié au cours de l'année de façon quasi identique à celle de l'ensemble des cris sociaux (figure 5A, points gris et noirs, respectivement). Aucun trille attribuable de façon certaine à *Pipistrellus kuhlii* n'a pu être identifié, de sorte que les cris de catégorie  $D_p$  doivent être imputés dans leur grande majorité à *P. pipistrellus* et *P. pygmaeus*. Des signaux de catégorie  $D_n$  (figure 2D) émis par *P. nathusii* ont surtout été détectés à la fin mars (figure 5B, points noirs) et des cris de catégorie  $C_c$ , typiquement émis par *Myotis daubentonii*, ont pu être détectés en août (figure 5B, points gris).



**Figure 5.** Variations saisonnières de la fréquence des cris sociaux.

Le nombre de séquences comportant au moins un cri social de la catégorie représentée est reporté en % du nombre maximum de séquences possibles par session (720). **A:** ensemble de tous les cris sociaux (points noirs) et trilles de pipistrelles ( $D_p$ ; points gris). La fréquence des cris sociaux non identifiés est également reportée (croix noires). **B:** « chants » de *Pipistrellus nathusii* ( $D_n$ ; points noirs) et cris sociaux en forme de canne de marche de *Myotis daubentonii* ( $C_c$ ; points gris). Des lignes brisées lient les moyennes lissées sur deux sessions successives.

### Communauté de chiroptères de la lagune

Sept espèces de chiroptères identifiées par le procédé  $P_2$  ont vu la crédibilité de leur identification renforcée par  $P_3$  (tableau 2,  $P_3$ ). A ces espèces s'ajoutent une espèce dont certains signaux d'écholocation sont attribuables sans erreur ( $P_1$ ) et deux espèces dont la présence a été confirmée par des cris sociaux spécifiques (CS). Parmi ces deux dernières, le murin de Daubenton (*Myotis daubentonii*) a également pu être identifié depuis la fin du printemps jusqu'à l'automne par de nombreux cris en FM abrupte qui présentaient les interférences typiques observées lorsque l'émetteur se trouve très près d'une surface d'eau. Or dans la

zone d'étude, *M. daubentonii* est la seule espèce qui chasse de façon routinière en rasant la surface de l'eau.

Le procédé  $P_3$  n'a pas pu être appliqué ou n'a abouti à aucune confirmation dans le cas de 7 espèces (ou groupes d'espèces) supplémentaires identifiées par  $P_2$ . Ces identifications sont restées très peu fréquentes, voire rares. Elles concernent les murins *Myotis nattereri* (ou *M. crypticus*, non considéré par batIdent; 1 séquence positive, probabilité d'identification donnée par batIdent  $P = 0.6$ ), *M. alcatheae* (1 séquence,  $P = 0.81$ ), *M. mystacinus/brandtii* (6 séquences,  $P = 0.76$ ), les sérotines *Eptesicus nilssonii* (41 séquences,  $P = 0.86$ ) et *Vespertilio murinus* (11 séquences,  $P = 0.81$ ), ainsi que *Miniopterus schreibersii* (48 séquences,  $P = 1$ ).  $P_2$  a également identifié *Myotis dasycneme* à 6 reprises ( $P = 0.71$ ), mais cette espèce est absente de la zone d'étude (GRAF & FISCHER 2021). Enfin, seuls 8 signaux initialement attribués par  $P_1$  à la catégorie  $E_8$  ont dû être omis car il n'était pas certain qu'ils aient été émis par des chiroptères.  $E_8$  correspond au registre hertzien utilisé par le molosse de Cestoni *Tadarida teniotis*, mais cette espèce n'a jamais été identifiée par  $P_2$ .

**Tableau 2.** Chiroptères identifiés à la lagune des Saviez.

Seules sont mentionnées les espèces identifiées par le procédé automatique  $P_2$  et dont les signaux d'écholocation sont aisément identifiables sur le spectrogramme et à l'écoute en expansion de temps ( $P_1$ ), dont les cris sociaux sont reconnaissables (CS), ou dont la crédibilité de l'identification a été renforcée par  $P_3$  ( $P_3$ ).  $nP_2$  = nombre de séquences positives à l'espèce obtenues par le procédé automatique  $P_2$  ( $P_{max}$  = probabilité maximale d'identification donnée par batIdent).  $nP_1$  = nombre de séquences positives à l'espèce par  $P_1$ .  $nCS$  = nombre de cris sociaux spécifiques de l'espèce.  $nP_3$  = nombre de séquences positives sous  $P_3$  pour lesquelles l'espèce a été confirmée par  $P_3$  ( $n$  = nombre de séquences examinées par  $P_3$ ). Les saisons (abréviations P, E, A, H) durant lesquelles au moins une séquence a fait l'objet d'une confirmation sont indiquées.

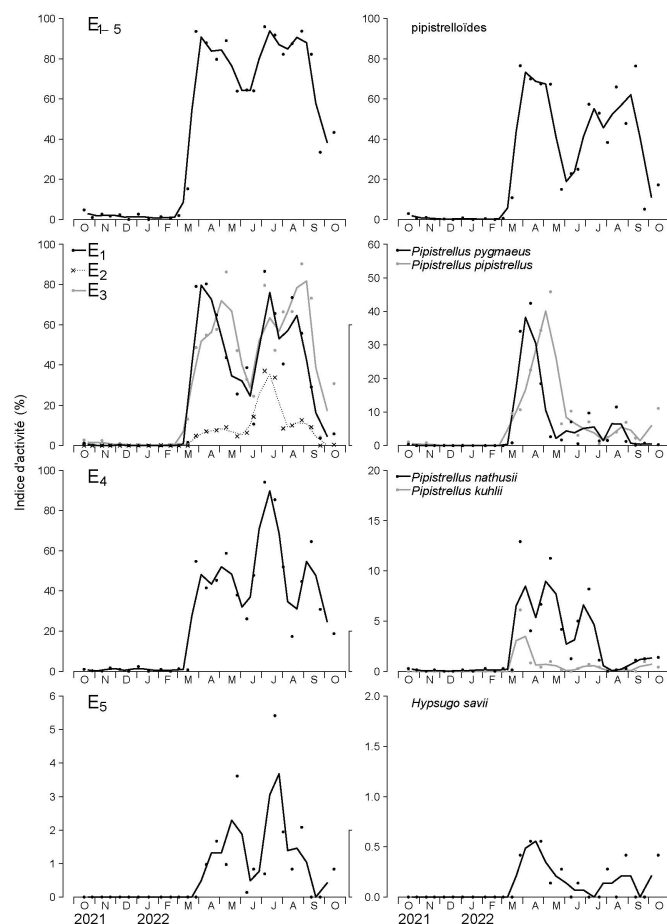
Espèces	$nP_2 (P_{max})$	$nP_1$	$nCS$	$nP_3 (n)$	Saisons
<i>PIPISTRELLUS PIPISTRELLUS</i>	1297 (1.00)	–	–	31(41)	P, E, A, H
<i>PIPISTRELLUS PYGMAEUS</i>	969 (1.00)	–	–	19(32)	P, E, A, H
<i>PIPISTRELLUS NATHUSII</i>	433 (0.98)	–	49	–	P, E, A
<i>PIPISTRELLUS KUHLII</i>	83 (0.92)	–	–	9(26)	P, A, H
<i>HYPUSUGO SAVII</i>	23 (1.00)	–	–	10(19)	P, E, A
<i>EPTESICUS SEROTINUS</i>	32 (0.91)	–	–	12(16)	P, A
<i>NYCTALUS LEISLERI</i>	2 (0.69)	–	–	5(13)	P, A
<i>NYCTALUS NOCTULA</i>	37 (1.00)	–	–	10(23)	P
<i>BARBASTELLA BARBASTELLUS</i>	15 (0.92)	5	–	–	E, A
<i>MYOTIS DAUBENTONII</i>	8 (0.85)	–	7	–	E

## Phénologie des espèces principales

### Catégories acoustiques $E_{1-5}$ – «pipistrelloïdes»

A la lagune, les cris des catégories  $E_{1-5}$  sont essentiellement émis par les «pipistrelloïdes» *Pipistrellus* spp. et *Hypsugo savii*, puisque *Miniopterus schreibersii* n'a été identifié qu'occasionnellement par  $P_2$  et jamais confirmé (tableaux 1 & 2; voir également ci-dessous, discussion). Les variations saisonnières de l'indice d'activité correspondant à ce groupe de catégories ont été semblables à celles des chiroptères pris dans leur ensemble (figures 6 $E_{1-5}$  & 3A), ce qui

montre que la vaste majorité des séquences ayant enregistré des chiroptères comprenaient des signaux  $E_{1-5}$ . Comme pour l'ensemble des chiroptères, cet indice est demeuré faible jusqu'en février, puis s'est élevé en mars avant de culminer lors de deux pics, en avril–mai et de juillet à mi-septembre.  $P_2$  a conduit à des variations globalement semblables pour les pipistrelloïdes mais à des valeurs systématiquement plus basses (figure 6, pipistrelloïdes), ce qui implique l'omission de beaucoup de séquences pourtant identifiées par le procédé manuel.

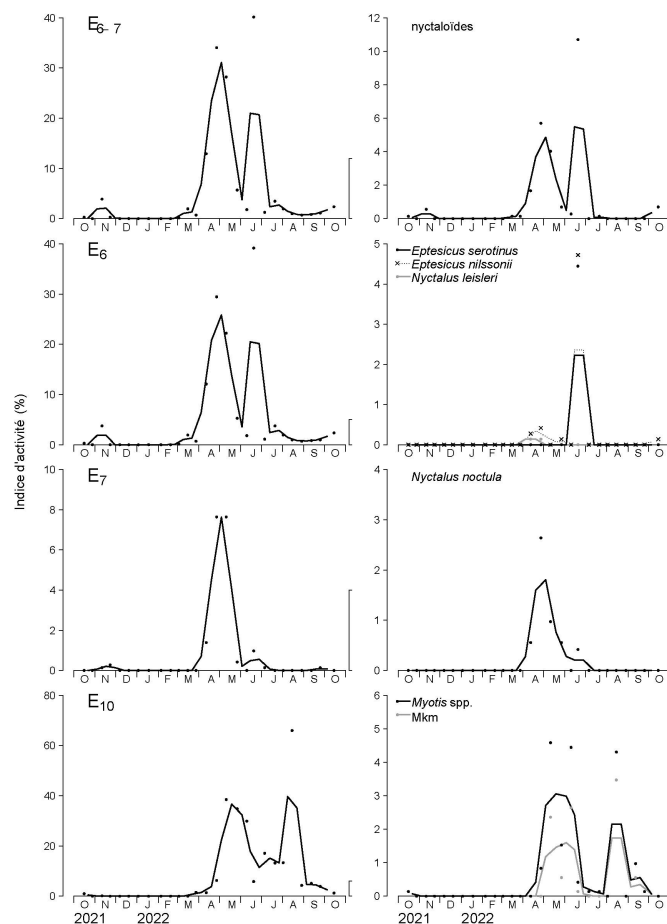


**Figure 6.** Variations saisonnières de l'activité des « pipistrelloïdes ».

L'indice d'activité correspond au nombre de séquences positives à chaque catégorie acoustique, espèce ou groupe d'espèces, exprimé en pourcentage de la totalité des séquences possibles (720) par session. Les résultats du procédé d'identification manuel (procédé  $P_1$ ; graphiques de la colonne de gauche) et du procédé d'identification automatique (procédé  $P_2$ ; graphiques de la colonne de droite) sont distingués. Les catégories acoustiques (colonne de gauche) et les principales espèces ou groupes d'espèces correspondants (colonne de droite) sont placés côte-à-côte (tableau 1 pour leur correspondance). Il est à noter que les échelles des graphiques peuvent différer, les résultats de  $P_2$  étant toujours inférieurs à ceux de  $P_1$ : dans la marge droite des graphiques de la colonne de gauche, un segment vertical donne l'étendue de l'échelle du graphique correspondant de la colonne de droite. Les identifications occasionnelles par  $P_2$  de *Miniopterus schreibersii* ne sont pas reportées.

Des variations globalement semblables ont également été observées en procédé manuel pour les catégories  $E_1$ , due surtout à *Pipistrellus pygmaeus* et  $E_3$ , correspondant essentiellement à *P. pipistrellus* (figure 6). Durant toute l'année, 5 086 séquences (58% des séquences positives aux chiroptères) contenaient des cris de catégorie  $E_1$  et 5 992 séquences (68%) conte-

naient des signaux de catégorie  $E_3$ . La catégorie intermédiaire  $E_2$ , correspondant à un domaine hertzien de fort recouvrement entre les espèces précédentes, a été détectée moins fréquemment. La catégorie  $E_3$  a différé de  $E_1$  par une présence occasionnelle durant l'hiver ( $E_1$  a été absente de mi-décembre à mi-mars), un pic printanier plus tardif et une activité intense persistant encore au début septembre (figure 6). Le pic printanier révélé par  $P_2$  pour *P. pygmaeus* et celui, un peu plus tardif obtenu pour *P. pipistrellus* coïncident avec ceux obtenus par  $P_1$ . En revanche,  $P_2$  a conduit à un indice d'activité étonnamment bas durant tout l'été pour ces deux espèces (figure 6), de nombreux cris estivaux ayant simplement été attribués au groupe pipistrelloïdes par batIdent, sans qu'une identification plus précise ne soit possible.



**Figure 7.** Variations saisonnières de l'activité des « nyctaloïdes ».

La présentation est semblable à celle de la figure 6. Les identifications occasionnelles de *Vespertilio murinus*, *Barbastella barbastellus*, et *M. daubentonii* par  $P_2$  ne sont pas reportées. Le groupe Mkm correspond à l'ensemble des espèces *Myotis daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. brandtii* et *M. bechsteinii*.

L'indice d'activité de la catégorie  $E_4$  (due essentiellement à *P. nathusii* et *P. kuhlii*) a montré trois pics, en avril–mai, en juillet et en septembre (figure 6). Des signaux de cette catégorie ont également été détectés occasionnellement en automne et en hiver, seules 3 sessions en étant dépourvues. Le procédé  $P_2$  a conduit pour *P. nathusii* à un indice d'activité printanier élevé coïncidant avec celui de la catégorie  $E_4$  (figure 6). *P. kuhlii* a également été détecté plus fréquemment par  $P_2$  au printemps mais sa présence à la lagune est encore sujette à caution

(voir ci-dessous, discussion). Enfin, après la mi-juillet, le procédé automatique n'est généralement pas parvenu à identifier les signaux de catégorie  $E_4$  au-delà du groupe pipistrelloïdes.

Les cris de catégorie  $E_5$  (correspondant essentiellement à *Hypsugo savii*) ont été détectés durant 144 séquences au total. Nul de novembre à mars, l'indice d'activité a montré deux maxima, en avril-mai et juillet-août (figure 6). Quant à lui, le procédé  $P_2$  n'a identifié que 23 séquences positives à *H. savii* dispersées entre la fin mars et octobre (figure 6).

#### **Catégories acoustiques $E_{6-7}$ – «nyctaloïdes»**

Les catégories  $E_{6-7}$  n'ont jamais été détectées entre le début décembre et la fin février (figure 7 $E_{6-7}$ ). L'indice d'activité correspondant à ce groupe acoustique (qui équivaut aux «nyctaloïdes» de la lagune: sérotines et noctules; tableaux 1 & 2) ne s'est accru qu'à partir d'avril et a culminé lors de deux pics d'activité en avril-mai et à la fin juin. Il est ensuite resté faible jusqu'en automne. L'analyse automatique a fourni des résultats similaires (figure 7, nyctaloïdes), si ce n'est que les séquences positives étaient à nouveau bien moins nombreuses que dans le cas de l'analyse manuelle.

La plupart des séquences positives aux catégories  $E_{6-7}$  contenaient des signaux  $E_6$ , mais beaucoup d'entre eux n'ont pas été détectés par le procédé  $P_2$  ou ont été attribués aux nyctaloïdes. Une identification à l'espèce n'a que rarement été possible. En outre, le maximum d'activité observé le 20.6.2022, a été attribué par  $P_2$  aux sérotines *Eptesicus serotinus* et *E. nilssonii* en fréquences presque égales (figure 7). Or l'analyse manuelle a suggéré qu'un grand nombre de ces cris pouvaient avoir été émis par un seul individu qui a survolé le site de suivi durant toute la session (un seul individu par séquence; nombreuses séries de séquences successives cohérentes pour un même individu). Il faut relever que le procédé  $P_3$  a renforcé la crédibilité de l'attribution de certains de ces cris à *Eptesicus serotinus*.

Les signaux d'écholocation de catégorie  $E_7$  (correspondant essentiellement à *Nyctalus noctula*) ont surtout été détectés de fin avril à début mai (figure 7). En dehors de cette phase ils sont restés rares, voire absents de décembre à mars. Entre le 12 avril et le 20 juin 2022, 7% des 130 séquences positives à  $E_7$  contenaient un buzz attribuable à l'émetteur des cris  $E_7$ . En procédé automatique, un maximum printanier coïncidant avec celui de  $E_7$  a également été noté pour la noctule commune, *Nyctalus noctula* (figure 7).

#### **Catégorie acoustique $E_{10}$ – *Myotis* spp.**

Les signaux acoustiques en FM abrupte ( $E_{10}$ ) enregistrés à la lagune sont, pour l'essentiel, imputables aux *Myotis* (tableau 1), aucun d'entre eux n'ayant notamment présenté les harmoniques intenses caractéristiques de cris de *Plecotus* spp. (BARATAUD, 2020). Après une absence de novembre à février, ces signaux sont encore restés rares en mars-avril (figure 7). Une activité plus intense a ensuite été observée en mai-juin et en août, avant que l'indice d'activité ne s'affaiblisse à nouveau en septembre. Le procédé automatique  $P_2$  a conduit à une image assez semblable pour l'ensemble des *Myotis* (figure 7), même s'il a abouti à beaucoup moins de séquences positives (127 séquences contre 1 753 séquences positives à la catégorie  $E_{10}$  par  $P_1$ ). Il a attribué la majorité des cris concernés au groupe «Mkm» (*Myotis daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. bechsteini*; figure 7), mais généralement sans parvenir à une identification spécifique. Seules 8 séquences ont été attribuées à *M. daubentonii*.

## **DISCUSSION**

### **Communauté locale de chiroptères**

Parmi les 10 espèces identifiées avec un bon degré de confiance à la lagune des Saviez (tableau 2), 7 ont déjà été capturées ou identifiées par leurs émissions sonores dans la basse plaine du Rhône en aval de Noville (données du CCO Vaud, com. pers.): les pipistrelles

pygmée, commune et de Nathusius (*Pipistrellus pygmaeus*, *P. pipistrellus*, *P. nathusii*), les noctules de Leisler et commune (*Nyctalus leisleri*, *N. noctula*), la barbastelle d'Europe (*Barbastella barbastellus*) et le murin de Daubenton (*Myotis daubentonii*). Leur présence à la lagune n'est donc pas une surprise. Hormis la noctule de Leisler et la barbastelle d'Europe, ces espèces ont également été détectées au-dessus de lac et d'étangs de la région de Constance (SALVARINA *et al.* 2018). La barbastelle d'Europe est une espèce plutôt forestière (SIERRO & JABERG 2021), mais la proximité d'une ripisilve explique probablement sa présence occasionnelle à la lagune des Saviez. Quant au murin de Daubenton, son mode de chasse par poursuite et "chalutage" à proximité immédiate d'une surface d'eau va de pair avec ses préférences pour les plans d'eau calmes (KALKO & SCHNITZLER 1989, KORINE *et al.* 2016). Il a notamment été capturé à de multiples reprises au Grand Canal près de Noville (CCO Vaud, com. pers.) et il est vraisemblable qu'il soit responsable de la majorité des cris d'écholocation en FM abrupte (figure 7E<sub>10</sub>). Une maternité est installée depuis longtemps à Clarens (distance 6 km) et certains de ses occupants ont également été capturés dans la basse plaine du Rhône (AELLEN 1983), y compris aux Grand Canal près de Noville (CCO Vaud, com. pers.).

La présence des 3 autres espèces du tableau 2 n'est pas non plus surprenante. Elles n'avaient pas encore été capturées ou détectées dans la commune de Noville, mais des données existent pour toutes les trois dans la basse plaine du Rhône ou sur la Riviera vaudoise (CCO Vaud, com. pers.). La présence du vespère de Savi (*Hypsugo savii*) à la lagune paraît dotée d'un degré de confiance élevé (tableau 2). Cette espèce plutôt méditerranéenne voit son aire de distribution s'étendre graduellement au nord. Elle est bien répandue en Valais et fréquente des habitats variés (ARLETTAZ *et al.* 1997, MATTEI-ROESLI & BIOLLAZ 2021). La sérotine commune (*Eptesicus serotinus*) et la pipistrelle de Kuhl (*Pipistrellus kuhlii*) ont elles-aussi été identifiées au-dessus de plans d'eau de la région de Constance (SALVARINA *et al.* 2018), mais leur présence à la lagune doit encore être confirmée. La première émet des signaux E<sub>6</sub> dont l'identification est notoirement délicate (BARATAUD 2020) et n'a été identifiée qu'à une seule reprise (20.6.2022) à la lagune par P<sub>2</sub>. La présence de la seconde, une pipistrelle plutôt thermophile, a été confirmée par P<sub>3</sub> mais aucun cri social caractéristique n'a été enregistré.

Parmi les espèces ou groupes d'espèces identifiés par P<sub>2</sub>, mais qui n'ont pu être confirmés par P<sub>3</sub>, le vespertilion bicolore (*Vespertilio murinus*; nombre d'identification par P<sub>2</sub>, nP<sub>2</sub> = 11) et le groupe des murins à moustache et de Brandt (*Myotis mystacinus/brandtii*; nP<sub>2</sub> = 6) ont déjà été capturés et la sérotine boréale (*Eptesicus nilssonii*; nP<sub>2</sub> = 41) entendue sur le territoire de Noville (CCO Vaud, com. pers.). Leur fréquentation de la lagune est probable mais la présente étude ne la démontre pas. D'autre part, l'algorithme de batIdent a identifié le minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersii*) (nP<sub>2</sub> = 48) avec une probabilité d'identification atteignant parfois 1. La prudence est pourtant requise en ce qui concerne ces identifications, tant le registre acoustique de *M. schreibersii* est proche de celui de *Pipistrellus pygmaeus*. La catégorie E<sub>2</sub> a d'ailleurs été en partie définie pour exclure des domaines acoustiques typiques des pipistrelles pygmée et commune une grande partie des signaux potentiellement émis par *M. schreibersii*. Mais l'incertitude concernant la présence occasionnelle du minioptère de Schreibers n'entraîne pas de biais majeur dans la description de la phénologie des pipistrelles pygmée et commune, beaucoup plus abondantes. Le minioptère de Schreibers est présent dans le Jura, mais il n'a jamais été capturé ou entendu dans la basse plaine du Rhône et il est absent du Valais depuis 60 ans (ARLETTAZ *et al.* 1997).

Il faut encore rappeler que, en raison des difficultés d'identification déjà mentionnées et des limites de détectabilité de certaines espèces par rapport au dispositif et à la stratégie de suivi, une approche purement acoustique d'une communauté de chiroptères sur un site aussi vaste que celui de la lagune ne peut que difficilement conduire à l'établissement d'une liste exhaustive des espèces présentes. Les différences interspécifiques en matière de facilité

d'identification et de détectabilité peuvent également donner une image biaisée de la fréquence de présence d'une espèce par rapport aux autres (BARATAUD 2020). Des cris particulièrement faibles comme ceux des oreillards (*Plecotus* spp.) pourraient aisément échapper au dispositif de détection. D'autre part, la stratégie de suivi peut, elle-aussi, entraîner des biais (BARATAUD 2020). Les différentes espèces d'une communauté peuvent par exemple présenter des rythmes d'activité différents, de sorte que la fréquence de leurs cris pourrait dépendre de l'heure choisie pour les sessions de suivi.

### Variations de l'activité des chiroptères

Les milieux humides, et en particulier les plans d'eau calmes, constituent des habitats particulièrement attractifs pour les chiroptères (VAUGHAN *et al.* 1997, RUSSO & JONES 2003, KORINE *et al.* 2016, MAS *et al.* 2022, SALVARINA *et al.* 2023). En outre, ANCILOTTO *et al.* (2019) ont montré que les étangs urbains sont d'autant plus intensément fréquentés par les chauves-souris et accueillent d'autant plus d'espèces que leur taille est grande et que des zones boisées sont proches. Une fréquentation vespérale importante de la lagune des Saviez par les chiroptères au printemps et en été était donc attendue. Il faut toutefois relever son extrême intensité, la présence de chauves-souris appartenant souvent à plusieurs espèces étant alors quasi continue dans la zone de détection du microphone (figures 2A & 3A).

Des différences méthodologiques compliquent la comparaison de ces résultats avec ceux d'autres études menées dans d'autres habitats. En particulier, le comptage des passages de chauves-souris (*bat passe*) n'a pas été possible à la lagune tant la fréquence des cris était parfois élevée et l'individualisation des passages douteuse. Lors de sessions d'enregistrement de 3,5 h pratiquées à la nuit tombante dans des régions agricoles du nord-est de l'Allemagne entre mars et septembre (HEIM *et al.* 2016) et entre juin et septembre (HEIM *et al.* 2018), une analyse manuelle par unités de 1 min n'a fourni, respectivement, que 8 % et 9,8 % de minutes positives. Or il faut noter que la durée des unités temporelles utilisées lors de l'analyse (1 min pour les études citées contre 5 s à la lagune) est corrélée positivement au résultat. Ainsi, une analyse par unités de 1 min effectuée pour la session du 15.10.2022 (indice d'activité = 47,5 %) à la lagune des Saviez aurait fourni 98,3 % de minutes positives. Dans le Land Rhénanie-Palatinat (Allemagne) des sessions de 15 min entre avril et octobre analysées par unités temporelles de 20 s (KUSCH *et al.* 2004) ont révélé une faible activité de vol dans plusieurs sites forestiers (<10 %, soit <4,5 unités positives par session) et une activité moyenne dans des clairières et le long de lisières ou de chemins (10 – 50 %). En revanche, une activité supérieure à 50 %, atteignant parfois 100 %, a été observée en bordure de lacs.

Des différences méthodologiques compliquent également la comparaison des estimations de la fréquence des buzzes. Au-dessus des terres arables du nord-est de l'Allemagne, des buzzes ont été détectés durant 14,1 % (HEIM *et al.* 2016) et 11,5 % (HEIM *et al.* 2018) des minutes positives. Dans des forêts de Rhénanie-Palatinat (Allemagne), les unités temporelles de 20 s contenant des buzzes ont généralement constitué un pourcentage très faible (valeurs médianes voisines de 0 %) de celles contenant des cris d'écholocation (KUSCH *et al.* 2004). En revanche, des pourcentages médians atteignant parfois 40 % ont été estimés dans la même région en bordure de lacs. Les résultats printaniers et estivaux obtenus à la lagune des Saviez (médiane 17,4 %, maximum 53,3 %) paraissent s'aligner sur ces estimations, mais il faut à nouveau relever les durées différentes des unités temporelles utilisées lors de l'analyse. Ainsi, les résultats obtenus montrent que les chiroptères fréquentent intensément la lagune pour y chasser et pour s'abreuver.

L'attractivité des plans d'eau pour les chauves-souris s'explique principalement par le fait qu'ils leur offrent la possibilité de s'abreuver et constituent simultanément des sites riches en proies (FUKUI *et al.* 2006, KORINE *et al.* 2016, SALVARINA 2016, SALVARINA *et al.* 2018, MAS

*et al.* 2021, 2022). De nombreux chiroptères préfèrent les surfaces d'eau calmes dépourvues de végétation flottante ou émergée (MOORE & BEST 2018) parce qu'elles facilitent l'écholocation (SIEMERS *et al.* 2001). Ces éléments expliquent sans doute en grande partie la forte fréquentation de la lagune des Saviez par les chiroptères. D'une part, l'utilisation par les chauves-souris d'étendues d'eau pour s'abreuver, décrite à plusieurs reprises (KORINE *et al.* 2016, RUSSO *et al.* 2012), peut être impérative en particulier chez les femelles allaitantes (ADAMS & HAYES 2008), mais elle peut survenir même durant l'hibernation (SPEAKMAN & RACEY 1989). D'autre part, dès le début du printemps, les milieux riverains et lacustres peuvent être les lieux d'une abondante production d'insectes émergeant du milieu aquatique (FUKUI *et al.* 2006, SALVARINA *et al.* 2017) à laquelle s'ajoutent les nombreux insectes qui fréquentent ces habitats. Ces proies constituent une ressource essentielle pour beaucoup de chauves-souris après l'hibernation. Mais, d'une part, la phénologie des populations d'insectes au-dessus des milieux aquatiques et humides varie fortement en fonction de caractéristiques de l'habitat (SALVARINA *et al.* 2017) et, d'autre part, l'activité des chiroptères au-dessus des plans d'eau n'est pas nécessairement corrélée à la densité d'insectes émergents (SALVARINA *et al.* 2018). A la lagune des Saviez, une déconnection entre l'indice d'activité et la fréquence des buzzes était particulièrement notable au printemps. Ainsi, l'augmentation rapide de l'activité des pipistrelles sur le site à la fin mars et au début avril (figures 6E<sub>1</sub>, 6E<sub>3</sub> & 6E<sub>4</sub>), n'a pas coïncidé avec une augmentation proportionnée de la fréquence des buzzes (figure 4). Il est possible que les pipistrelles aient anticipé l'émergence d'insectes à la lagune, mais il est également possible que leur fréquentation à cette période relève d'autres facteurs (interactions sociales, reproduction, hydratation).

Du printemps à l'automne, les variations de l'indice d'activité ont montré une tendance bimodale pour plusieurs catégories acoustiques, espèces ou groupes d'espèces (particulièrement *Pipistrellus pygmaeus*, *P. pipistrellus*, *Hypsugo savii* et *Myotis* spp.; figures 6E<sub>1</sub>, 6E<sub>3</sub>, 6E<sub>5</sub> & 7E<sub>10</sub>), à tel point qu'une même tendance est apparue pour l'ensemble des chiroptères (figure 3A). Aux côtés de variations saisonnières de l'abondance des proies disponibles, le cycle vital des diverses espèces explique sans doute en partie cet aspect bimodal. Ainsi, le maximum printanier, qui s'étend généralement d'avril à mai, voire à mi-juin, coïncide avec la gestation (p. ex. ARTHUR & LEMAIRE 2009). C'est durant le creux de fréquentation qui suit, principalement en juin, voire en juillet, que les femelles mettent bas et que débute l'allaitement. A cette période, les mères restreignent peut-être leur domaine de chasse (HENRY *et al.* 2002). Quant au maximum observé en fin d'été, il coïncide avec l'indépendance des jeunes et les activités des adultes en lien avec les accouplements.

La persistance d'une activité hivernale à la lagune est également à relever, même si celle-ci est demeurée faible. Une observation semblable a été faite en d'autres lieux de chasse (ZAHN & KRINER 2016, BARROS *et al.* 2017, LAURENCE *et al.* 2025). En revanche, dans le delta de l'Ebre, où les hivers sont doux, les habitats humides sont le lieu d'une intense activité hivernale (MAS *et al.* 2022). Les conditions thermiques plus douces qui y règnent en hiver y conduisent vraisemblablement à des besoins en eau et en nourriture plus élevés. L'activité des chiroptères en période d'hibernation est encore mal documentée et ses implications énergétiques sont mal comprises (GENOUD *et al.* 2025). La pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*) et celle de Nathusius (*P. nathusii*) ont émis la plupart des cris enregistrés en décembre et en janvier à la lagune, la pipistrelle pygmée (*P. pygmaeus*) n'ayant été entendue qu'à deux reprises au début décembre.

De juillet à septembre, la forte intensité des émissions sonores dues aux insectes a souvent compliqué l'analyse manuelle des séquences. Ces sons, qui étaient essentiellement produits par des orthoptères encifères (*Leptophyes punctatissima*, *Tettigonia viridissima*, *Ruspolia nitidula*, entre autres), saturaient souvent le domaine hertzien allant de 12 à 35 kHz (p. ex. figure 2B).

De nombreux signaux de chiroptères ont malgré tout pu être détectés dans ce domaine de fréquences, mais il est possible que certains cris aient été omis. Il a été démontré expérimentalement que les émissions sonores des orthoptères entraînent une désaffection temporaire de l'habitat par les chauves-souris émettant dans le même domaine acoustique (SEDLOCK *et al.* 2021). A la lagune, c'est tout particulièrement les noctules et les sérotines qui pourraient avoir été touchées par ce phénomène.

La pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*) et la pipistrelle pygmée (*P. pygmaeus*) sont, sans surprise, à l'origine de la vaste majorité des contacts enregistrés à la lagune des Saviez au printemps et en été. En Suisse, la première est plus tolérante pour l'habitat, plus abondante et plus largement distribuée que la seconde (SATTLER *et al.* 2007). Mais les exigences de la pipistrelle pygmée pour des habitats complexes dotés de cours d'eau, de lacs, de forêts et d'habitations humaines (NICHOLLS & RACEY 2006, SATTLER *et al.* 2007) sont comblées à la lagune des Saviez. Ceci explique que ce site soit fréquenté de manière globalement semblable par les deux espèces. D'autre part, les mises-bas ont généralement lieu plus tôt chez *P. pygmaeus* que chez *P. pipistrellus* (LÓPEZ-BAUCELLS 2019a & 2019b) ce qui s'accorde bien avec la légère précocité de la première espèce observée à la lagune des Saviez.

La pipistrelle de Nathusius (*Pipistrellus nathusii*) est une espèce migratrice. En été, les femelles mettent bas essentiellement au nord de l'Europe (bord de la mer Baltique) puis elles migrent vers des régions plus clémentes pour hiberner. Les mâles restent plutôt dans les régions chaudes où ils attendent les femelles à la migration automnale. En Suisse, l'espèce est ainsi fréquente surtout en automne (JABERG & BOHNENSTENGEL 2021). Les observations faites à la lagune ne s'accordent pas facilement avec ces tendances générales. Ainsi, la fréquence élevée de cris de catégorie  $E_4$  dès la fin mars, que  $P_2$  a souvent attribué à *P. nathusii*, était inattendue. En coïncidence avec ce maximum printanier de l'indice d'activité, des cris sociaux de *P. nathusii* ont en outre été détectés. La phénologie de cette espèce au nord de la Pologne ressemble à celle observée à la lagune, si ce n'est que le maximum printanier y était moins marqué et que le pic de fin d'été y était décalé en août (CIECHANOWSKI *et al.* 2010). Mais l'activité y était également maximale au début juillet. Les observations réalisées à la lagune montrent que la pipistrelle de Nathusius reste fréquente dans la région du début du printemps jusqu'au mois d'octobre et suggèrent la présence éventuelle de colonies de mises-bas dans la région.

Le pic printanier de fréquentation de la lagune par la noctule commune (*Nyctalus noctula*), mis en évidence par les deux procédés  $P_1$  et  $P_2$  (figure 7), coïncide avec la migration printanière de cette espèce vers le nord (HURME *et al.* 2025). Cette vague est surtout constituée de femelles (les mâles migrent moins fréquemment et moins loin) qui rejoignent leurs colonies de mise-bas, principalement localisées au nord-est de l'Europe (BURGIN 2019, KRÄTTLI & BECK 2021). Parmi d'autres rivages lacustres, la lagune constitue sans doute une escale migratoire permettant aux noctules de restaurer une partie des ressources énergétiques utilisées durant leur longue hibernation. Des buzzes de chasse dus à *N. noctula* y ont d'ailleurs été détectés. Dans la région de Constance, les noctules capturées en avril lors d'escalas migratoires étaient déjà plus lourdes que dans les sites d'hibernation et elles chassaient localement, principalement au-dessus ou aux alentours du lac de Constance (DECHMANN *et al.* 2014). Il est intéressant de relever l'absence d'une vague similaire de fréquentation de la lagune lors de la migration des noctules vers les quartiers d'hiver. En Valais, les observations de *N. noctula* montrent en effet une courbe bimodale avec un second maximum en fin d'été (ARLETTAZ *et al.* 1997). La catégorie  $E_7$  n'est pas le seul domaine acoustique d'émissions des noctules ( $E_6$ , tableau 1), ce qui implique que certains cris de cette espèce pourraient avoir été omis par  $P_1$ . Mais d'une part, le procédé  $P_2$  n'a pas non plus détecté de maximum en fin d'été (figure 7) et d'autre part, il est peu vraisemblable que la noctule commune n'émette des cris

$E_7$  que lors de la vague migratoire printanière. En fin d'été, *N. noctula* pourrait ne fréquenter la lagune qu'à des heures tardives, échappant ainsi à une détection dans le cadre d'un suivi basé sur des sessions effectuées au début de la nuit. Il est également possible qu'à cette saison, les réserves de graisse aient déjà été largement constituées, ce qui réduirait la nécessité de chasser. Enfin, d'autres types d'habitats pourraient être mis à contribution par la noctule commune en fin d'été, en particulier si les orthoptères exercent une action repoussante à la lagune.

### Procédés d'identification manuelle et automatique

Des différences entre les résultats obtenus par les procédés  $P_1$  et  $P_2$  étaient attendues, mais leur ampleur est surprenante (figures 3, 6 & 7). Le résultat d'un procédé d'identification automatique est évidemment influencé par la base de données utilisée pour comparer les cris et par l'algorithme appliqué (CLEMENT *et al.* 2014). Mais c'est surtout l'exigence de qualité et d'intensité optimale des signaux analysés qui explique le nombre bien plus faible de signaux identifiés par  $P_2$ . Ainsi, lors d'une étude sur les barbastelles d'Europe hibernant dans la grande Grotte aux Fées de Vallorbe (GENOUD *et al.* 2025), un contrôle manuel des résultats obtenus par le même procédé d'identification  $P_2$  a révélé que 45% des signaux attribués par l'algorithme de batIdent au groupe «Spec.» (Chiroptères non-identifiés) contenaient des signaux de barbastelle d'Europe (faux négatifs). Des proportions élevées de signaux non analysés ou non identifiés ne constituent pas nécessairement un problème si elles sont relativement constantes tout au long de l'année. Mais les résultats obtenus à la lagune des Saviez contredisent cette option. Ainsi, le procédé automatique a été incapable d'identifier à l'espèce la majorité des séquences positives aux pipistrelloïdes durant l'été, alors qu'il y est généralement parvenu au printemps. Des différences phénologiques marquées en ont résulté. Par exemple,  $P_2$  n'a révélé qu'un seul pic majeur de l'indice d'activité de *Pipistrellus pygmaeus* et de *P. pipistrellus* au printemps alors que ces pipistrelles étaient à l'évidence responsables d'un second pic en été (figure 6).

Toutefois, les vertus du suivi acoustique pour l'étude de l'activité des chiroptères (O'FARRELL & GANNON 1999, BRODERS 2003) ne sont pas remises en cause par les divergences observées. Les procédés  $P_1$ ,  $P_2$  et  $P_3$  ont tous des avantages et des inconvénients et doivent plutôt être considérés comme complémentaires. Aucun ne conduit systématiquement à une identification certaine des espèces. Pour les cris FM/QFC et QFC, le procédé  $P_1$  souffre de l'absence de correspondance simple entre catégories acoustiques et espèces, due au recouvrement partiel des domaines hertziens des espèces. Mais il paraît essentiel dans le cas d'études phénologiques puisqu'il prend en compte tous les signaux enregistrés. Etant basé sur un algorithme élaboré et une grande base de données acoustiques, le procédé  $P_2$  peut offrir plus de sécurité dans l'identification des espèces. Mais il ne détecte pas tous les cris enregistrés, puisqu'il nécessite une qualité et une intensité exemplaires des signaux. Il est également limité lorsque de nombreux individus de plusieurs espèces émettent leurs signaux simultanément. De façon plus générale, la prudence est tout spécialement requise lors d'études phénologiques basées sur un procédé d'identification automatique qui renonce à identifier à l'espèce une grande partie des signaux enregistrés. Quant au procédé  $P_3$ , il est beaucoup plus fastidieux et limité aux quelques espèces qui émettent au moins de temps en temps des cris dont les caractéristiques leurs sont exclusives.

## CONCLUSION

Cette étude a confirmé que la lagune des Saviez est un site d'activité privilégié des chiroptères. L'approche par la détection acoustique, encore perfectible tout spécialement en ce qui concerne l'identification spécifique des signaux, a fourni des informations qualitatives et quantitatives précieuses sur plusieurs espèces de chauves-souris (pipistrelles, vespère de Savi, noctules), parmi lesquelles certaines sont potentiellement menacées en Suisse. Ces informations permettront peut-être d'orienter de futures recherches sur leurs exigences pour l'habitat.

## REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont au Centre de Coordination Ouest pour l'étude et la protection des chauves-souris du canton de Vaud (CCO Vaud) et à son correspondant régional Vaud, Marc Bastardot, pour la mise à disposition de données concernant la basse plaine du Rhône. Les données sur la vitesse du vent au Bouveret ont été obtenues sur le site de l'Office fédéral de météorologie et climatologie MétéoSuisse. Je remercie également Philippe Christe (Département d'écologie et d'évolution, Université de Lausanne), Olivier Glaizot (Département de Zoologie, Naturéum, Lausanne) et François Clot (botaniste) pour leurs conseils avisés, ainsi que Pierre Perréaz et un autre relecteur anonyme pour leurs commentaires constructifs lors de la relecture du manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- ADAMS R.A. & HAYES M.A., 2008. Water availability and successful lactation by bats as related to climate change in arid regions of western North America. *Journal of Animal Ecology* 77: 1115–1121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01447.x>.
- AELLEN V., 1983. Migrations des chauves-souris en Suisse. *Bonner Zoologische Beiträge* 34(1–3): 3–27.
- AHLÉN I. & BAAGØE H.J., 1999. Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1(2): 137–150.
- ANCILLOTTO L., BOSSO L., SALINAS-RAMOS V.B. & RUSSO D., 2019. The importance of ponds for the conservation of bats in urban landscapes. *Landscape and Urban Planning* 190, 103607, 13 p. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103607>.
- ARLETTAZ R., LUGON A., SIERRA A. & DESFAYES M., 1997. Les chauves-souris du Valais (Suisse): statut, zoogéographie et écologie. *Le Rhinolophe* 12: 1–42.
- ARTHUR L. & LEMAIRE M., 2009. *Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, collection Parthénope, Mèze & Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 544 p.
- AUBERT D., 1991. Histoire des réserves naturelles du canton de Vaud. *Mémoires de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 18(4): 357–413.
- BAUMANN R., DELARZE R., EPARS O., FIVAT J.-M., GATTOLLAT J.-L., GENOUD M., GILLÉRON G., MEISTER A., MORET J.-L., NACEUR N. & SIEGENTHALER C., 2004. Les zones naturelles riveraines. Pp. 43–58. In: BAATARD F., BARMETTLER F., BRANCHE S., CHAVANNES F., DESPONDS L., GROTE M., HOFMANN F., LÜTHI D., MEISTER A., MORET J.-L., PERNET J., SCHOENEICH P. & WAGNER C. (eds). *Noville & Rennaz*. Communes de Noville et Rennaz et Association de l'Académie du Chablais, IRL Imprimeries Réunies Lausanne S.A., Renens.
- BARATAUD M., 2020. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse*. Biotope, collection Inventaires & biodiversité, Mèze & Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 360 p.

- BARLOW K.E. & JONES G., 1997. Differences in songflight calls and social calls between two phonic types of the vespertilionid bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Journal of Zoology* 241(2): 315–324. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb01962.x>.
- BARLOW K.E. & JONES G., 1996. *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Britain in the mating season. *Journal of Zoology* 240(4): 767–773. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05321.x>.
- BARROS P.A., RIBEIRO C. & CABRAL J.A., 2017. Winter activity of bats in Mediterranean peri-urban deciduous forests. *Acta Chiropterologica* 19(2): 367–377. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2017.19.2.013>.
- BROEDERS H.G., 2003. Another quantitative measure of bat species activity and sampling intensity considerations for the design of ultrasonic monitoring studies. *Acta Chiropterologica* 5(2): 235–241. <https://doi.org/10.3161/001.005.0206>.
- BROOKS R.T., 2009. Habitat-associated and temporal patterns of bat activity in a diverse forest landscape of southern New England, USA. *Biodiversity and Conservation* 18: 529–545. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9518-x>.
- BURGIN C.J., 2019. 15. Common noctule *Nyctalus noctula*. Pp. 766–767. In: Wilson D.E. & Mittermaier R.A. (eds). *Handbook of the mammals of the world*. Vol. 9. *Bats*. Lynx, Barcelona.
- BÜTLER R., LACHAT T., KRUMM F., KRAUS D. & LARRIEU L., 2024. *Guide de poche des dendromicrohabitats. Description et seuils de grandeur pour leur inventaire dans les forêts tempérées et méditerranéennes*. Deuxième édition révisée. Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf. 64 p. [www.wsl.ch/gp-dendromicrohabitats](http://www.wsl.ch/gp-dendromicrohabitats).
- CIECHANOWSKI M., ZAJĄC T., ZIELIŃSKA A. & DUNAJSKI R., 2010. Seasonal activity patterns of seven vespertilionid bat species in Polish lowlands. *Acta Theriologica* 55: 301–314. <https://doi.org/10.1007/BF03193234>.
- CLEMENT M.J., MURRAY K.L., SOLICK D.I. & GRUVER J.C., 2014. The effect of call libraries and acoustic filters on the identification of bat echolocation. *Ecology and evolution* 4(17): 3482–3493. <https://doi.org/10.1002/ece3.1201>.
- DECHMANN D.K.N., WIKELSKI M., VARGA K., YOHANNES E., FIEDLER W., SAFI K., BURKHARD W.-D. & O'MARA M.T., 2014. Tracking post-hibernation behavior and early migration does not reveal the expected sex-differences in a “female-migrating” bat. *PLoS ONE* 9(12): e114810. 20 p. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114810>.
- FUKUI D., MURAKAMI M., NAKANO S. & AOI T., 2006. Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology* 75(6): 1252–1258. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01146.x>.
- GENOUD M., GLAIZOT O. & CHRISTE P., 2025. Winter activity of the western barbastelle (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera) at a hibernation site in the Swiss Jura. *Acta Chiropterologica* 27(1): 13–24. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2025.27.1.002>.
- GRAF R.F. & FISCHER C., 2021. *Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein*. Société Suisse de Biologie de la Faune SSBF Haupt, Berne. 478 p.
- HEIM O., LENSKI J., SCHULZE J., JUNG K., KRAMER-SCHADT S., ECCARD J.A. & VOIGT C.C., 2018. The relevance of vegetation structures and small water bodies for bats foraging above farmland. *Basic and Applied Ecology* 27: 9–19. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.12.001>.
- HEIM O., SCHRÖDER A., ECCARD J., JUNG K. & VOIGT C.C., 2016. Seasonal activity patterns of European bats above intensively used farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 233: 130–139. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.09.002>.
- HENRY M., THOMAS D.W., VAUDRY R. & CARRIER M., 2002. Foraging distances and home range of pregnant and lactating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 83(3): 767–774. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0767:FDAHRO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0767:FDAHRO>2.0.CO;2).

- HURME E., LENZI I., WIKELSKI M., WILD T.A. & DECHMANN D.K.N., 2025. Bats surf storm fronts during spring migration. *Science* 387(6729): 97–102. <https://doi.org/10.1126/science.ade7441>.
- JABERG C. & BOHNENSTENGEL T., 2021. Pipistrelle de Nathusius. Pp. 124–127. In: GRAF R.F. & FISCHER C. (eds). *Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein*. Société Suisse de Biologie de la Faune SSBF Haupt, Berne.
- JAHELKOVÁ H., HORÁČEK I. & BARTONIČKA T., 2008. The advertisement song of *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera, Vespertilionidae): a complex message containing acoustic signatures of individuals. *Acta Chiropterologica* 10(1): 103–126. <https://doi.org/10.3161/150811008X331144>.
- KALKO E.K.V. & SCHNITZLER H.-U., 1989. The echolocation and hunting behavior of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 225–238. <https://doi.org/10.1007/BF00295202>.
- KORINE C., ADAMS R., RUSSO D., FISHER-PHELPS M. & JACOBS D., 2016. Bats and water: anthropogenic alterations threaten global bat populations (chap. 8). Pp. 215–241. In: VOIGT C.C. & KINGSTON T. (eds). *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer International Publishing, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_8).
- KOTILA M., SUOMINEN K.M., VASKO V.V., BLOMBERG A.S., LEHIKONEN A., ANDERSSON T., ASPI J., CEDERBERG T., HÄNNINEN J., INKINEN J., KOSKINEN J., LUNDBERG G., MÄKINEN K., RONTTI M., SNICKARS M., SOLBAKKEN J., SUNDELL J., SYVÄNPERÄ I., VUORENMAA S., YLÖNEN J., VESTERINEN E.J., LILLEY T.M., 2023. Large-scale long-term passive-acoustic monitoring reveals spatio-temporal activity patterns of boreal bats. *Ecography* 2023(6): e06617. 12 p. <https://doi.org/10.1111/ecog.06617>.
- KRÄTTLI H. & BECK A., 2021. Noctule commune. Pp. 100–103. In: GRAF R.F. & FISCHER C. (eds). *Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein*. Société Suisse de Biologie de la Faune SSBF Haupt, Berne.
- KRÄTTLI H. & RUEDI M., 2021. Chiroptères (Chiroptera). Pp. 44–47. In: GRAF R.F. & FISCHER C. (eds). *Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein*. Société Suisse de Biologie de la Faune SSBF Haupt, Berne.
- KUNZ T.H. & FENTON M.B., 2003. *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago & London. 779 p.
- KUSCH J., WEBER C., IDELBERGER S. & KOOB T., 2004. Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoologica Praha* 53(2): 113–128.
- LAURENCE F., JAUNEAU M., SOTTEJEAU V. & CASSAGNES P., 2025. Winter activity of bats in a peri-urban forest: how do climatic conditions matter? *Acta Chiropterologica* 26(2): 249–260. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2024.26.2.009>.
- LÓPEZ-BAUCELLS A., 2019a. 18. Common Pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus*. Pp. 771. In: Wilson D.E. & Mittermaier R.A. (eds). *Handbook of the mammals of the world*. Vol. 9. *Bats*. Lynx, Barcelona.
- LÓPEZ-BAUCELLS A., 2019b. – 19. Soprano Pipistrelle *Pipistrellus pygmaeus*. Pp. 771–772. In: Wilson D.E. & Mittermaier R.A. (eds). *Handbook of the mammals of the world*. Vol. 9. *Bats*. Lynx, Barcelona.
- LÓPEZ-BAUCELLS A., TORRENT L., ROCHA R., BOBROWIEC P.E.D., PALMEIRIM J.M. & MEYER C.F.J., 2019. Stronger together: combining automated classifiers with manual post-validation optimizes the workload vs reliability trade-off of species identification in bat acoustic surveys. *Ecological Informatics* 49: 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2018.11.004>.
- MACKIE I.J. & RACEY P.A., 2007. Habitat use varies with reproductive state in noctule bats (*Nyctalus noctula*): implications for conservation. *Biological Conservation* 140(1–2): 70–77. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.07.031>.
- MAS M., FLAQUER C., PUIG-MONTSERRAT X., PORRES X., REBELO H. & LÓPEZ-BAUCELLS A., 2022. Winter bat activity: the role of wetlands as food and drinking reservoirs under climate change. *Science of the Total Environment* 828, 154403, 10 p. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154403>.

- MAS M., FLAQUER C., REBELO H. & LÓPEZ-BAUCELLS A., 2021. Bats and wetlands: synthesising gaps in current knowledge and future opportunities for conservation. *Mammal Review* 51(3): 369–384. <https://doi.org/10.1111/mam.12243>.
- MATTEI-ROESLI M. & BIOLLAZ F., 2021. Vespère de Savi. Pp. 128–131. In: GRAF R.F. & FISCHER C. (eds). *Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein*. Société Suisse de Biologie de la Faune SSBF Haupt, Berne.
- MEISTER A., 2004. Protection et gestion du site naturel des Grangettes. Pp. 58–62. In: BAATARD F., BARMETTLER F., BRANCHE S., CHAVANNES F., DESPONDS L., GROTE M., HOFFMANN F., LÜTHI D., MEISTER A., MORET J.-L., PERNET J., SCHOENEICH P. & WAGNER C. (eds). *Noville & Rennaz*: Communes de Noville et Rennaz et Association de l'Académie du Chablais, IRL Imprimeries Réunies Lausanne S.A., Renens.
- MIDDLETON N., FROUD A. & FRENCH K., 2022. *Social calls of the bats of Britain and Ireland*. Pelagic Publishing, London. 285 p.
- MOORE L.H. & BEST T.L., 2018. Impact of vegetation on activity of bats over wetlands in coastal South Carolina. *Journal of Mammalogy* 99(5): 1082–1092. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy086>.
- NICHOLLS B. & RACEY P.A., 2006. Habitat selection as a mechanism of resource partitioning in two cryptic bat species *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus*. *Ecography* 29: 697–708. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04575.x>.
- O'FARRELL M.J. & GANNON W.L., 1999. A comparison of acoustic versus capture techniques for the inventory of bats. *Journal of Mammalogy* 80(1): 24–30. <https://doi.org/10.2307/1383204>.
- PFALZER G. & KUSCH J., 2003. Structure and variability of bat social calls: implications for specificity and individual recognition. *Journal of Zoology* 261(1): 21–33. <https://doi.org/10.1017/S0952836903003935>.
- RUEDI M. & NUSSBERGER B., 2021. – Diversité des mammifères de Suisse et du Liechtenstein. P. 17. In: GRAF R.F. & FISCHER C. (eds). *Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein*. Société Suisse de Biologie de la Faune SSBF Haupt, Berne.
- RUNKEL V., GERDING G. & MARCKMANN U., 2021. *The handbook of acoustic bat detection*. Pelagic Publishing, Exeter. 196 p.
- RUSS J., 2021. *Bat calls of Britain and Europe: a guide to species identification*. Pelagic Publishing, Exeter. 462 p.
- RUSS J.M. & RACEY P.A., 2007. Species-specificity and individual variation in the song of male Nathusius' pipistrelles (*Pipistrellus nathusii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(5): 669–677. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0295-9>.
- RUSSO D., ANCILLOTTO L., CISTRONE L. & KORINE C., 2016. The buzz of drinking on the wing in echolocating bats. *Ethology* 122: 226–235. <https://doi.org/10.1111/eth.12460>.
- RUSSO D., ANCILLOTTO L. & JONES G., 2018. Bats are still not birds in the digital era: echolocation call variation and why it matters for bat species identification. *Canadian Journal of Zoology* 96(2): 63–78. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0089>.
- RUSSO D., CISTRONE L. & JONES G., 2012. Sensory ecology of water detection by bats: a field experiment. *PLoS ONE* 7 (10): e48144. 9 p. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048144>.
- RUSSO D. & JONES G., 1999. The social calls of Kuhl's pipistrelles *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819): structure and variation (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology*, 249(4): 476–481.
- RUSSO D. & JONES G., 2003. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography* 26(2): 197–209. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03422.x>.

- RUSO D. & VOIGT C.C., 2016. The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: a cautionary note for a sound analysis. *Ecological Indicators* 66: 598–602. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.02.036>.
- RYDELL J., NYMAN S., EKLÖF J., JONES G. & RUSSO D., 2017. Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: a request for prudence. *Ecological indicators* 78: 416–420. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.023>.
- SALVARINA I., 2016. Bats and aquatic habitats: a review of habitat use and anthropogenic impacts. *Mammal Review* 46(2): 131–143. <https://doi.org/10.1111/mam.12059>.
- SALVARINA I., GEORGIAKAKIS P., KAFKALETOU DIEZ A., PERIVOLIOTI T.-M., VASSILAKI I. & KALCOUNIS-RUEPPELL M., 2023. Year-round bat activity and species richness near temporary ponds in the Mediterranean region. *Life* 13(7): 1495. 15 p. <https://doi.org/10.3390/life13071495>.
- SALVARINA I., GRAVIER D. & ROTHHAUPT K.-O., 2018. Seasonal bat activity related to insect emergence at three temperate lakes. *Ecology and Evolution* 8(7): 3738–3750. <https://doi.org/10.1002/ece3.3943>.
- SALVARINA I., GRAVIER D. & ROTHHAUPT K.-O., 2017. Seasonal insect emergence from three different temperate lakes. *Limnologia* 62: 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.10.004>.
- SÄTTLER T., BONTADINA F., HIRZEL A.H. & ARLETTAZ R., 2007. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *Journal of Applied Ecology* 44(6): 1188–1199. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01328.x>.
- SECRETAN C., 1970. Sauvegarde des Grangettes. *Heimatschutz/Patrimoine* 65(2–fr): 26–39.
- SEDLACK J.L., GOMES D.G.E., RUBIN J.J., WOODY S., HADI B.A.R. & BARBER J.R., 2021. A phantom ultrasonic insect chorus repels low-flying bats, but most are undeterred. *Functional Ecology* 35(12): 2743–2752. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13933>.
- SIEMERS B.M., STILZ P. & SCHNITZLER H.-U., 2021. The acoustic advantage of hunting at low heights above water: behavioural experiments on the European "trawling" bats *Myotis capaccinii*, *M. dasycneme* and *M. daubentonii*. *The Journal of Experimental Biology* 204: 3843–3854. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.22.3843>.
- SIERRO A. & JABERG C., 2021. Barbastelle d'Europe. Pp. 144–147. In: GRAF R.F. & FISCHER C. (eds). *Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein*. Société Suisse de Biologie de la Faune SSBF Haupt, Berne.
- SPEAKMAN J.R. & RACEY P.A., 1989. Hibernation ecology of the pipistrelle bat: energy expenditure, water requirements and mass loss, implications for survival and the function of winter emergence flights. *Journal of Animal Ecology* 58: 797–813. <https://doi.org/10.2307/5125>.
- STUBER A., 2015. *La protection des Grangettes dans le contexte des mutations territoriales régionales: de Pennelocus à URB8*. Fondation des Grangettes, Villeneuve. 39 p.
- VAUGHAN N., JONES G. & HARRIS S., 1997. Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of a broad-band acoustic method. *Journal of Applied Ecology* 34(3): 716–730. <https://doi.org/10.2307/2404918>.
- ZAHN A. & KRINER E., 2016. Winter foraging activity of Central European vespertilionid bats. *Mammalian Biology* 81(1): 40–45. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2014.10.005>.