



**HAL**  
open science

**Evaluate and quantify the effect of the management supported by the hunters' federations to the sedentary game fauna of lowlands and more widely on common and exceptional biodiversity in the French Mediterranean area**

Nicolas Froustey

► **To cite this version:**

Nicolas Froustey. Evaluate and quantify the effect of the management supported by the hunters' federations to the sedentary game fauna of lowlands and more widely on common and exceptional biodiversity in the French Mediterranean area. Ecology, environment. Université de Toulouse, 2024. English. NNT : 2024TLSES007 . tel-04585168

**HAL Id: tel-04585168**

**<https://theses.hal.science/tel-04585168>**

Submitted on 23 May 2024

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

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



# THÈSE

## En vue de l'obtention du DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par l'Université Toulouse 3 - Paul Sabatier

---

Présentée et soutenue par  
**Nicolas FROUSTEY**

Le 10 janvier 2024

**Évaluer et quantifier les effets des aménagements soutenus ou réalisés par les Fédérations des chasseurs en faveur de la petite faune gibier sédentaire de plaine sur la Biodiversité ordinaire et remarquable en zone méditerranéenne française.**

---

Ecole doctorale : **SEVAB - Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingenieries**

Spécialité : **Ecologie, biodiversité et évolution**

Unité de recherche :

**CEFS - Laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage**

Thèse dirigée par

**Stéphane AULAGNIER, Laurent PELOZUELO et Jean-Claude RICCI**

Jury

**M. Johan MICHAUX, Rapporteur**

**M. Sébastien DEVILLARD, Rapporteur**

**Mme Carmen BESSA-GOMES, Rapporteur**

**Mme Clélia SIRAMI, Examinatrice**

**M. Stéphane AULAGNIER, Directeur de thèse**

**Mme Danièle MAGDA, Présidente**



## Avant-propos

Ce projet a été financé par la Fédération Nationale des Chasseurs (FNC). Il intègre plusieurs orientations et stratégies nationales en matière de protection et de reconquête de la biodiversité. Ce travail est en parfait accord avec les principes de la gestion cynégétique moderne, qui visent à promouvoir la chasse, préserver la biodiversité et soutenir la ruralité.

Ces travaux de trois années (2020-2023) sont le fruit de collaborations avec des laboratoires de recherche académiques français (Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, UMR-CNRS, Université de Toulouse Paul Sabatier III ; l'unité de recherche comportement et écologie de la faune sauvage, INRAE, Castanet-Tolosan, Toulouse) et étrangers (GeCoLab, Université de Liège, Belgique) ainsi que des structures associatives ou privées : le GREGE, ANTAGENE, INSECTA, HAQUART CHIROPTERES ET BIOACOUSTIQUE, l'ACCA de Bourg-Saint-Andéol (07), l'ACCA de Lançon-Provence (13), l'ACCA de Montpeyroux (34), mais aussi des étudiants et de volontaires en service civique qui se sont succédés pour renforcer l'équipe de terrain de l'IMPCF.

Ce travail a été co-dirigé par le Pr. Monsieur Stéphane Aulagnier (Directeur de thèse ; enseignant-chercheur en biologie de la conservation et mammalogiste), le Dr. Monsieur Laurent Pelozuelo (co-Encadrant de thèse ; enseignant-chercheur en biologie de la conservation et entomologiste), le Dr. Monsieur Jean-Claude Ricci (co-Encadrant de thèse ; biologiste du gibier et Directeur scientifique de l'IMPCF), le Dr. Monsieur Pascal Fournier (membre actif ; vétérinaire faune sauvage, Directeur du GREGE), la Dr. Madame Christine Fournier-Chambrillon (membre actif ; vétérinaire faune sauvage, Cheffe de projet, GREGE) et le Dr. Monsieur Guillaume Queney (membre actif ; généticien, Directeur du laboratoire ANTAGENE). Ce manuscrit est composé d'une introduction générale, une présentation du contexte de l'étude et les objectifs de la thèse, suivi de quatre chapitres relatifs aux contributions scientifiques et d'une discussion générale.

La soutenance est programmée le 10 janvier 2024 au centre de l'INRAE de Toulouse, Castanet-Tolosan. Le jury de soutenance est composé des personnalités suivantes : Madame Danièle Magda (Présidente de jury), Madame Clélia Sirami (Examinatrice), Madame Carmen Bessa-Gomes (Rapportrice), Monsieur Sébastien Devillard (Rapporteur), Monsieur Johan Michaux (Rapporteur), Monsieur Stéphane Aulagnier (Directeur de thèse) et des membres invités Messieurs Pascal Lapébie, Laurent Pelozuelo, Jean-Claude Ricci, Nicolas Rivet et Willy Schraen.

## LES PARTENAIRES SCIENTIFIQUES ET TECHNIQUES DU PROGRAMME DE THÈSE



## REMERCIEMENTS

*Il n'y a qu'une seule façon d'échouer, c'est d'abandonner avant d'avoir réussi.*

*George Clemenceau*

Après tant de soutien en mon égard, cette partie est dédiée à toutes les personnes qui m'auront accompagné de près ou de loin dans cette aventure et dans mes projets professionnels.

Cette thèse n'aurait pu voir le jour sans le financement de la Fédération Nationale des Chasseurs. Je la remercie de m'avoir donné l'opportunité de vivre cette expérience et de m'avoir accordé pleine confiance et liberté dans sa conception et dans sa réalisation. Aussi, je remercie les membres du jury pour leur mobilisation dans l'évaluation de ce travail de doctorat. Merci aux examinateur.ice.s et rapporteur.ice.s, **Carmen Bessa-Gomes, Danièle Magda, Clélia Sirami, Sébastien Devillard** et **Johan Michaux**.

À tous les membres du comité de thèse **Stéphane Aulagnier, Sophie Beltran-Bech** (personnalité extérieure), **Christine Fournier-Chambrillon, Pascal Fournier, Laurent Pelozuelo, Guillaume Queney** et **Jean-Claude Ricci**, pour votre dévouement, vos remarques constructives et avisées sur mon programme de thèse. Vous avez tous pris le temps de m'écouter à plusieurs reprises surtout lors des longues visioconférences.

Je salue mes collègues de travail, mes étudiants et mes volontaires en service civique : **Guillaume Aizac** (Étudiant, BTS), **Elodie Balandraud** (Étudiante, Master2), **David Berteaud** (Étudiant, Master2), **Mathieu Crétet** (Étudiant, École d'ingénieur), **Thomas Cruz** (Technicien, service civique), **Pierre Dahler** (Ornithologue, CDD), **Quentin Gaulé** (Ornithologue, CDD), **Rozenn Gouache** (Ingénieure, service civique), **Mathilde Guyot** (Ingénieure, service civique), **Frédéric Moreau** (Étudiant, Master2) **Alix du Roure** (Étudiante, Master1) et **Noémie Sarrion** (Ingénieure, service civique) qui ont usé de toute leur force et d'une motivation inconditionnelle pour m'aider à répondre au mieux aux attentes de ce programme de thèse.

Je tiens à exprimer ma gratitude envers mon directeur de thèse, **Stéphane Aulagnier**, pour son encadrement de qualité dans mes travaux de recherche. Merci d'avoir cru en moi et dans la

réussite de ce travail, mais également pour vos conseils que j'ai cherché à suivre au mieux et surtout pour votre soutien au moment opportun. Votre accompagnement a aussi participé en la réussite de ce programme et j'ai grandement apprécié ces contributions.

Merci à **Laurent Pelozuelo** d'avoir généreusement accepté de co-encadrer ce travail de thèse et de s'être déplacé sur le terrain en Ardèche.

**Jean-Claude Ricci**, qui malgré ses fonctions de Directeur scientifique de l'IMPCF a su efficacement co-diriger l'encadrement de ce long travail et assurer la totalité des charges administratives de gestion. Autant par sa confiance et ses encouragements, il me soutient depuis le premier jour tant dans la réussite de ce projet que dans la construction de ma carrière future. J'ai beaucoup appris à tes côtés et tes enseignements m'ont aidé à prendre confiance en moi, à prendre efficacement des décisions et à faire des choix. Autant d'échanges et de partages, sur le terrain, au bureau comme à la chasse, qui ont suscité chez moi une profonde considération philosophique sur tes aspirations tissant les liens entre l'écologie et la cynégétique.

**Christine Fournier-Chambrillon** et **Pascal Fournier**, ou mes « deux anges-gardiens ». Vous m'avez enseigné l'art de persévérer et de ne rien lâcher. En insistant, j'ai réussi à rejoindre vos rangs au GREGE en 2014 et j'ai très vite pris part de vos ambitions professionnelles. Une passion dévorante envers la faune sauvage et ses habitats, les expériences de terrain à vos côtés ont été nombreuses et constructives pour ma carrière future. Grâce à vous, j'ai rencontré beaucoup d'acteurs et de professionnels, diversifié mes compétences et nourrit ma notoriété pour la recherche appliquée. Une belle histoire amicale s'est construite et je vous remercie pour les multiples services que vous m'avez rendus autant sur le plan personnel que professionnel.

**Sophie Dubois** de chez Anastats, qui a su soulever mes doutes et répondre à mes nombreuses questions (parfois incompréhensibles) en biostatistiques. Sans vous, je serais probablement encore en train de chercher sur les forums ..

**Eric Sardet**, et ses collaborateurs pour cet échantillonnage d'orthoptères hors pair réalisé en un temps record sur l'arc méditerranéen français. Merci pour ton aide et ta prise de position dans le projet car sans toi et tes collaborateurs il est certain que nous n'aurions jamais aussi bien échantillonné ces petites bêtes sur le terrain.

**Alexandre Haquart**, pour ses conseils avisés qui m'ont bien souvent guidé pour traiter au mieux les données sur les chauves-souris. Merci pour votre participation au projet.

Merci à **Guillaume Queney**, **Juliette Lavarec** et **Cécile Kaerle**, du laboratoire ANTAGENE pour leur patience concernant le pointage des prélèvements génétiques. Je pense que les premiers envois n'ont pas dû être une tâche facile à gérer. Grâce à vous, tout est rentré dans l'ordre ! Merci pour vos disponibilités et vos conseils très précieux qui m'ont fortement aidé à prendre les meilleures décisions dans mes traitements et analyses de données relatives aux invertébrés.

Une pensée au Président de la Fédération Nationale des Chasseurs, **Willy Shraen** que je remercie personnellement pour son intervention auditionnée à l'issue de notre vidéo explicative du programme.

Je ne pourrais oublier de remercier tous les chasseurs bénévoles impliqués dans l'aménagement des milieux et les représentants des sociétés de chasse qui m'ont autorisé à mener ces recherches sur leur territoire à Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France), Lançon-Provence, (Bouches-du-Rhône, France) et Montpeyroux (Hérault, France). Dans ce cadre, je remercie aussi les techniciens des Fédérations **Fabrice Étienne** (FDC Ardèche) et **Paul Saint-Léger** (FDC Hérault) qui se sont déplacés sur le terrain pour nous rencontrer et découvrir nos méthodes d'échantillonnage.

Je pense aussi à **Marion Charrier**, qui a pris de son temps en début de thèse pour m'aider et me conseiller sur la vie de doctorant. Merci pour les petites astuces et ton aide en statistique.

À mon ami **Fabien** et sa famille pour tous ces instants de convivialité et dont les récits pourraient faire l'objet d'un ouvrage à part entière (si j'avais besoin de tout raconter). Vos qualités humaines et votre disponibilité m'ont bien souvent aidé à retrouver le sourire et à surmonter mes problèmes au quotidien.

Je salue mes colocos de Parignargues, d'abord **Quentin**, **Nathan**, **Noémie (et Francis !)** et enfin **Mathilde** pour les multiples partages culinaires, les soirées, les sorties randos et bien d'autres activités qui m'ont aidé à garder le moral et m'ont aidé à surmonter la fatigue et le stress.

À tous mes copains chasseurs qui me sont familiers : **Fabien**, **Loïc**, **Jérémy**, **Rémi** et **Cyril** pour le partage d'une passion commune avec nos chiens d'arrêt, à la palombière ou à la passée, autant

dans nos garrigues méditerranéennes, forêts Ariégeoises et Gersoises, que dans nos plantations girondines.

À mes parents **Valérie** et **François** et à mon (petit) frère **Damien** pour tous leurs sacrifices. Merci pour le soutien quotidien, la solidarité et l'amour qui unit notre famille. Nous avons ensemble traversé des moments agréables et parfois difficiles, mais nous nous en sommes toujours sortis. Quelle aventure vous ai-je faite vivre ? Vous m'avez accompagné jusqu'au bout et je suis fier aujourd'hui de présenter mes travaux de thèse en votre honneur. Grâce à vous, je ressors de cette expérience encore plus grand et je reste digne de ce que je suis et de ce que je deviendrai.

À mes grands-parents **Yves** et **Josette**, puis **Jeanine**. Je dévoue une grande fierté à leur égard car malgré leur âge ils m'ont accompagné dans la réussite de mes études. Je les remercie pour toutes leurs petites attentions qui m'ont bien souvent aidé à aller mieux et à bien manger !

À **Marcel** Inspecteur de l'environnement, retraité de l'Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage et sa femme **Janine**. Nous nous sommes rencontrés en 2012 dans le cadre de mon premier stage et nous nous sommes très vite liés d'amitié car nous partageons les mêmes valeurs. Aujourd'hui, je suis fier d'écrire ces quelques lignes en votre honneur pour saluer tous les bons moments auxquels vous m'avez convié : toutes les discussions passionnantes sur l'environnement, la chasse, sans oublier toutes les petites attentions et du soutien moral que vous m'avez accordé durant ce long parcours.

À **Agnès, Thierry, Camille, Théo, Bruno, Nadine, Majou, Serge** hélas depuis disparu, et toute la rue du chemin du château d'eau pour leurs nombreuses invitations au village de Montagnac.

À mon petit compagnon à quatre pattes **Palco** qui partage quotidiennement ma vie et mes humeurs.

Je remercie enfin toutes les personnes qui ont contribué à mon soutien ou qui m'ont apporté un grain de folie dans cette expérience.

Nicolas Froustey

*Pour ma passion ...  
Et celles et ceux qui la partage ...*



© Hélène Préveraud



« Le chasseur doit se comporter en prédateur prudent. Qu'il sache limiter son prélèvement en cherchant à maintenir la diversité des communautés animales qui conditionnent l'équilibre des écosystèmes » P. Pesson.

## Liste des abréviations

ACCA : Association Communale de Chasse Agréée

AFC : Analyse Factorielle des Correspondances

AIC : Critère d'Information d'Akaike

BOLD : Barcode of Life Data Systems

CDB : Convention sur la Diversité Biologique

COI : Cytochrome Oxydase 1

EEA : European Environment Agency

EFP : Échantillonnage Fréquentiel Progressif

ENS : Espace Naturel Sensible

ETP : Équivalent Temps Pleins

FDC : Fédération Départementale des Chasseurs

FNC : Fédération Nationale des Chasseurs

FRB : Fédération Régionale de la Biodiversité

GBIF : Global Biodiversity Information Facility

GLMM : General Linear Mixed Model

GMNF : Gestion des Milieux Naturels et de la Faune

GPN : Gestion et Protection de la Nature

GREGE : Groupe de Recherche et d'Études pour la Gestion de l'Environnement

GWCT : Game Wildlife Conservation Trust

HCPC : Hierarchical Clustering on Principal Component

IGN: Information Géographique et Forestière

IMPCF : Institut Méditerranéen du Patrimoine Cynégétique et Faunistique

INPN : Inventaire National du Patrimoine Naturel

IPA : Indice Ponctuel d'Abondance

IGN : Institut National de l'Information Géographique et Forestière

IPBES : Intergovernmental science-policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services

KBA : Key Biodiversity Area

LecoS : Landscape ecology Statistics

LiDAR : Light Detection and Ranging

NMDS: Non-Metric Multidimensional scaling

OFB : Office Français de la Biodiversité

ONG: Organisation non gouvernementale

OTB : Orfeo Tools Box

ORGFH : Orientation Régionale de la Gestion de la Faune et de ses Habitats

PCR : Réaction de Polymérisation en Chaîne

RDA : Redundancy Analysis

SER : Society for Ecological Restoration

SFEPM : Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères

SINP : Système d'Information de l'Inventaire du Patrimoine Naturel

SIC : Site d'intérêt communautaire

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

ZNIEFF : Zone Naturelle d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique

ZPS : Zone de Protection Spéciale

ZSC : Zone Spéciale de Conservation

# Sommaire

**Sujet.** — Évaluer et quantifier les effets des aménagements soutenus ou réalisés par les Fédérations des chasseurs en faveur de la petite faune gibier sédentaire de plaine sur la biodiversité ordinaire et remarquable en zone méditerranéenne française.

<b>A. Introduction générale</b> .....	<b>1</b>
<b>1. Comment définir la biodiversité ?</b> .....	<b>1</b>
1.1. Définition complexe en constante évolution .....	1
1.2. Érosion de la biodiversité, mobilisation de la communauté internationale .....	3
1.3. Émergence du concept « <i>biodiversity hotspot</i> » .....	4
1.4. Indices de biodiversité, outils de suivi et de prise de décision.....	6
<b>2. Écologie de la restauration : reconstituer les écosystèmes fonctionnels et primitifs</b> .....	<b>8</b>
2.1. Principes fondamentaux d'une discipline récente .....	9
2.2. Pourquoi et comment restaurer les milieux naturels ? .....	10
<b>3. Chasse et biodiversité, une évolution des perceptions</b> .....	<b>14</b>
3.1. Historique de la chasse en France .....	14
3.2. Éthique, rôle des pratiquants dans la reconquête de la biodiversité .....	15
3.3. Gestion des milieux du petit gibier par les usagers .....	16
3.3.1. Effet des aménagements des milieux naturels sur la biodiversité .....	17
3.3.2. Effet des cultures pour la faune.....	21
3.3.3. Effet du débroussaillage de la végétation .....	21
3.3.4. Effet d'un apport en eau et en céréales .....	22
<b>4. Regards croisés sur le bassin méditerranéen</b> .....	<b>25</b>
4.1. Particularités biogéographiques vecteur de diversité .....	25
4.2. De la garrigue et des hommes .....	26
4.3. Biodiversité méditerranéenne et enjeux de conservation .....	29
4.4. Les menaces et les récents changements.....	30
4.5. Conservation et restaurations écologiques des paysages méditerranéens.....	31
<b>5. Objectifs de la thèse</b> .....	<b>34</b>
<b>6. Modèles biologiques étudiés</b> .....	<b>35</b>

<b>B. Terrains d'étude et méthodes</b> .....	<b>39</b>
<b>1. Approche comparative des milieux</b> .....	<b>39</b>
<b>2. Origines et spécificités des zones aménagées</b> .....	<b>40</b>
<b>3. Présentation des territoires expérimentaux</b> .....	<b>45</b>
3.1. Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France) .....	47
3.2. Lançon-Provence (Bouches-du-Rhône, France) .....	48
3.3. Montpeyroux (Hérault, France) .....	50
<b>4. Cartographie du sol et de la végétation par télédétection</b> .....	<b>51</b>
4.1. Segmentation en régions homogènes .....	54
4.2. Modèle de <i>Random Forest</i> .....	54
4.3. Classification supervisée et orientée objet .....	58
<b>5. Inventaires et protocoles expérimentaux</b> .....	<b>60</b>
5.1. Échantillonnage des oiseaux .....	<b>61</b>
5.1.1. Objectifs d'analyse .....	62
5.1.2. Collecte de données .....	62
5.2. Échantillonnage des chauves-souris.....	<b>67</b>
5.2.1. Objectifs d'analyse .....	67
5.2.2. Collecte de données .....	67
5.3. Échantillonnage des petits mammifères terrestres .....	<b>80</b>
5.3.1. Objectifs d'analyse .....	82
5.3.2. Collecte de données .....	83
5.4. Échantillonnage des macro-arthropodes terrestres et volants.....	<b>91</b>
5.4.1. Objectifs d'analyse .....	91
5.4.2. Collecte de données .....	91
5.4.3. Présentation de la méthode de laboratoire.....	99
5.4.4. Pré-traitements et filtrage des données .....	100
5.4.5. Calculs d'indices du paysage .....	104
<b>Contributions scientifiques</b> .....	<b>108</b>
<b>Chapitre 1. Communautés des oiseaux</b> .....	<b>109</b>
<b>1.1. Impact of small game species habitat management on bird communities in French Mediterranean scrublands</b> .....	<b>109</b>
Abstract .....	112
Introduction .....	114
<b>Materials and methods</b> .....	<b>115</b>

<i>Study sites</i> .....	115
<i>Habitat management types</i> .....	116
<i>Description of bird assemblages</i> .....	117
<i>Beta diversity</i> .....	119
<i>Priority species</i> .....	119
<i>Species richness</i> .....	119
<b>Results</b> .....	<b>120</b>
Effect of managed surface on bird ecological profile.....	120
<i>Priority species</i> .....	121
<i>Species richness and beta diversity</i> .....	121
<i>Ecological profiles of bird species</i> .....	123
<b>Discussion</b> .....	<b>123</b>
<i>Effect of habitat management on bird richness and beta diversity</i> .....	125
<i>Benefit of habitat management on priority species</i> .....	126
<i>Occurrence of open habitat specialists</i> .....	127
<i>Profit and loss of habitat management</i> .....	127
<b>Conclusion</b> .....	<b>128</b>
<b>References</b> .....	<b>129</b>
<b>Supplementary information</b> .....	<b>135</b>
<b>1.2. La gestion des habitats de garrigues pour les espèces de petit gibier : une approche expérimentale en faveur de la biodiversité aviaire méditerranéenne ?</b> .....	<b>140</b>
<b>Matériels et méthodes</b> .....	<b>141</b>
1. Les données.....	141
2. Analyses de données .....	141
3. Résultats.....	142
4. Discussion de synthèse .....	144
5. Références .....	145
6. Matériel supplémentaire .....	146
<b>Chapitre 2. Communautés des chauves-souris</b> .....	<b>148</b>
<b>Effects of habitat management for small game species on bat activity in three French Mediterranean scrublands.</b> .....	<b>148</b>
Introduction .....	152
Material and methods.....	153
<i>Study sites</i> .....	153
Data collection .....	155

Data analyses .....	156
<b>Results.....</b>	<b>158</b>
<b>Discussion.....</b>	<b>163</b>
<i>Bat richness</i> .....	164
<i>Bat activity</i> .....	165
<b>Conclusion.....</b>	<b>167</b>
<b>References.....</b>	<b>168</b>
<b>Supplementary information. ....</b>	<b>175</b>
<b>Chapitre 3. Communautés des petits mammifères terrestres .....</b>	<b>185</b>
<b>3.1. Synthèse de connaissances.....</b>	<b>189</b>
3.1.1. Progrès sur les techniques d'échantillonnage.....	189
3.1.2. Connaissance actuelle des peuplements méditerranéens.....	191
3.1.3. Effet des activités humaines sur la qualité de l'habitat des micromammifères. ....	193
<b>3.2. Matériels et méthodes .....</b>	<b>194</b>
3.2.1. Les données .....	194
3.2.2. Les analyses de données.....	195
<b>3.3. Résultats .....</b>	<b>197</b>
3.3.1. Évaluation des matériels de détection de poils et fèces.....	<b>197</b>
3.3.1.1. Succès de captage interannuels .....	198
3.3.1.2. Succès de captage saisonnier .....	198
3.3.1.3. Succès de captage entre les relevés .....	200
3.3.1.4. Succès de captage dans les zones aménagées et non aménagées.....	200
3.3.1.5. Espèces identifiées par <i>metabarcoding</i> par type de capteur .....	201
3.3.1.6. Effets des emplacements de pose .....	204
3.3.1.7. Comparaisons des communautés dans les zones aménagées et non aménagées .....	208
3.3.2. Évaluation des matériels de détection par marquage d'empreintes.....	<b>206</b>
3.3.2.1. Évaluation de la fonctionnalité des feutrines .....	208
3.3.2.2. Espèces détectées par les capteurs à empreintes .....	210
3.3.3.Évaluation comparative avec le piégeage photographique.....	<b>210</b>
<b>3.4. Discussion .....</b>	<b>212</b>
3.4.1. Choix et justification de la technique d'inventaire.....	212
3.4.2. Effets des conditions d'échantillonnage en garrigue sur les performances de détection .	213
3.4.3. Évaluation technique des matériels de détection.....	217
3.4.4. Composition des peuplements et effets des garrigues aménagées .....	219
<b>3.5. Conclusion.....</b>	<b>222</b>

3.6. Références .....	224
<b>Chapitre 4. Communautés des macro-arthropodes terrestres et volants .....</b>	<b>232</b>
<b>4.1. Synthèse de connaissances .....</b>	<b>237</b>
4.1.1. Écologie du paysage et relations habitats-espèces.....	237
4.1.2. Méconnaissances taxonomiques et mise à l'écart des invertébrés dans les politiques de conservation .....	237
4.1.3. Apports et limites des technologies biomoléculaires pour l'inventaire taxonomique .....	238
4.1.4. Défis méthodologiques de l'échantillonnage des macro-arthropodes en garrigues .....	239
<b>4.2. Matériels et méthodes .....</b>	<b>240</b>
4.2.1. Traitement de données .....	240
4.2.2. Analyses de données .....	241
<b>4.3. Résultats .....</b>	<b>242</b>
4.3.1. Collecte et qualité des échantillons .....	242
4.3.2. Contenus taxonomiques des échantillons retenus .....	243
4.3.3. Comparaisons des échantillons collectés par différentes méthodes.....	246
4.3.4. Comparaisons spatiales des échantillons collectés.....	249
4.3.5. Relations entre les métriques de paysage et la composition des échantillons .....	251
<b>4.4. Discussion .....</b>	<b>254</b>
4.4.1. <i>Metabarcoding</i> et biais méthodologique .....	254
4.4.2. Composition taxonomique des communautés de macro-arthropodes des garrigues aménagées et non aménagées .....	255
4.4.3. Relations entre le paysage et les assemblages de macro-arthropodes à l'échelle locale du site.....	256
<b>4.5. Conclusion.....</b>	<b>259</b>
<b>4.6. Références .....</b>	<b>260</b>
<b>4.7. Matériels supplémentaires .....</b>	<b>266</b>
<b>Chapitre 5.....</b>	<b>282</b>
<b>Discussion générale .....</b>	<b>282</b>
<b>5.1. Les enjeux de la thèse.....</b>	<b>282</b>
<b>5.2. Le cadre d'étude et les principaux résultats .....</b>	<b>283</b>
5.2.1. Les oiseaux.....	286
5.2.2. Les chauves-souris .....	288
5.2.3. Les petits mammifères terrestres.....	291
5.2.4. Les macro-arthropodes terrestres et rampants.....	297
<b>5.3. Perspectives pour une meilleure gestion de l'habitat du petit gibier et de la biodiversité .....</b>	<b>302</b>

5.3.1. Effet de l'hétérogénéité.....	303
5.3.2. Effet de la fragmentation de l'habitat.....	306
5.3.3. Effet de la connectivité de l'habitat et des réseaux écologiques .....	308
<b>5.4. Comment évaluer la qualité d'un habitat dans le paysage ? .....</b>	<b>310</b>
<b>Conclusion générale.....</b>	<b>313</b>
Épilogue.....	317
<b>RÉFÉRENCES .....</b>	<b>318</b>
Annexe 1. — Poster du Symposium de Poitiers .....	344
Annexe 2. — Protocoles de terrain.....	346
Annexe 3. — Listes des investissements professionnels.....	359
Annexe 4. — Publication .....	365
<b>Résumé/Abstract.....</b>	<b>399</b>

# Index des Figures

Figure 1.— Représentation empirique de la biodiversité. Les fonctions écologiques sont hiérarchisées dans des sphères interconnectées.	2
Figure 2. — Le Global Living Planet Index de 1970 à 2016.	4
Figure 3. — Cartographie des points chauds de biodiversité recensés sur la planète.	5
Figure 4. — Exemples des pratiques de gestion des habitats en faveur des espèces de petit gibier les plus courantes en région méditerranéenne et mises en oeuvre par les chasseurs.	20
Figure 5. — Délimitation spatiale approximative du bassin méditerranéen au sens biogéographique.	25
Figure 6. — Organisation des espaces méditerranéens.	27
Figure 7.— Illustration d'un paysage ancestral traditionnel cultivé dans les provinces méditerranéennes.	28
Figure 8. — Zones clés pour la biodiversité (Key Biodiversity Areas) et autres zones de conservation prioritaires dans le <i>hotspot</i> du bassin méditerranéen.	30
Figure 9. — Schéma représentant les interactions dynamiques et fonctionnelles entre les quatre groupes taxonomiques clés, à différents niveaux trophiques, dans les écosystèmes méditerranéens de garrigues.	38
Figure 10. — Schéma simplifié de l'échantillonnage en garrigues des groupes taxonomique ciblés.	39
Figure 11. — Prise de vue acquise par drone dans la zone aménagée de Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France).	41
Figure 12. — Cultures de céréales pour la faune sauvage dans les garrigues françaises.	42
Figure 13. — Comparaisons des différents scénarii d'ouverture des milieux en mosaïque dans les garrigues méditerranéennes (France).	433
Figure 14. — Dispositifs d'agrainage fixés en garrigue.	44
Figure 15. — Points d'eau artificiels permanents destinés à la faune sauvage (Hérault, France).	44
Figure 16. — Répartition spatiale des différents sites d'études au sein de la grande région écologique méditerranéenne.	45
Figure 17. — Cartographie de l'occupation des sols sur le site d'étude de Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France).	47
Figure 18. — Cartographie de l'occupation des sols sur le site d'étude de Lançon-Provence (Bouches-du-Rhône, France).	49
Figure 19. — Cartographie de l'occupation des sols sur le site d'étude de Montpeyroux (Hérault, France).	50
Figure 20. — Itinéraire méthodologique et usage de la bibliothèque Orfeo Tools Box 7.0.0. pour générer une occupation des sols complète et de haute précision spatiale.	53

Figure 21. — Représentation synthétique des protocoles et méthodologies développées pour inventorier les groupes taxonomiques indicateurs dans les garrigues françaises.	61
Figure 22. — Planification des campagnes d’inventaires incluant l’évolution de l’activité vocale des oiseaux nicheurs précoces et tardifs en garrigues méditerranéennes.	63
Figure 23. — Points d’écoute organisés en itinéraires dans les zones aménagées ou non aménagées des trois sites d’études.	65
Figure 24. — Procédure et organisation des équipes de terrain pour accomplir les échantillonnages des oiseaux en garrigues françaises.	66
Figure 25. — Schéma de synthèse des acquisitions des données acoustiques des chauves-souris dans les garrigues.	68
Figure 26. — Synthèse des étapes successives pour le traitement acoustique des séquences en vue de la détermination taxonomique des espèces de chauves-souris enregistrées dans les garrigues.	69
Figure 27. — Référentiels acoustiques de quelques espèces de chauves-souris européennes.	78
Figure 28. — Tubes-capteurs en PVC déployés en garrigues françaises pour la récolte de poils de petits mammifères terrestres.	84
Figure 29. — Tube capteur de fèces (TF) utilisé au cours des campagnes d’inventaire de petits mammifères terrestres.	84
Figure 30. — Schéma d’un tunnel à empreintes (TE) en bois équipé d’un double capteur à empreintes et poils. (Baduel C. & Maurie V., GREGE).	85
Figure 31. — Schéma de pose des pièges photographiques au cours des campagnes d’inventaire des petits mammifères.	86
Figure 32. — Procédure et organisation des équipes de terrain pour échantillonner les petits mammifères terrestres.	89
Figure 33. — Nomenclature des différentes parties d’une empreinte de petits mammifères.	90
Figure 34. — Mode opératoire des campagnes d’échantillonnage des macro-arthropodes terrestres dans les garrigues françaises.	94
Figure 35. — Capteur « bouteille appâtée » (BA) utilisé pour échantillonner les macro-arthropodes terrestres volants dans la garrigue	96
Figure 36. — Capteur « pot de Barber » (PB) utilisé pour échantillonner les macro-arthropodes terrestres au sol dans les garrigues.	96
Figure 37. — Capteur « Piège à interception CROSSTRAP® MINI avec collecteur » (PI) utilisé pour échantillonner les arthropodes terrestres volants en garrigues françaises.	97
Figure 38. — Mode opératoire des échantillonnages actifs dans les garrigues.	98
Figure 39. — Principales étapes allant de la collecte des échantillons de terrain à l’analyse moléculaire metabarcoding.	103

Figure 40. — Comparaisons des odds-ratio (OR) issus des modèles GLMMs retenus par classe de conservation UICN. _____	143
Figure 41. — Indicateurs d'appréciation visuelle du gradient de saturation hydrique des feutrines d'encre (PEG) des tunnels à empreintes. _____	195
Figure 42. — Succès de captage dans les différents modèles de capteurs utilisés au cours de la première année (2021), puis de la deuxième année d'échantillonnage (2022) dans les garrigues. _____	198
Figure 43. — Succès de captage dans les différents modèles de capteurs utilisés entre les saisons (estivale vs. automnale) par année. _____	199
Figure 44. — Comparaisons du succès de captage après une semaine de pose (intermédiaire, n= 7 jours), et deux semaines après la pose (retrait, n= 14 jours) dans les différents modèles de capteurs dans les garrigues. _____	200
Figure 45. — Comparaisons du succès de captage d'indices biologiques (poils, fèces) collectées dans les zones aménagées et les zones non aménagées. _____	201
Figure 46. — Richesse spécifique moyenne (moyenne ± écart-type) par modèle de capteur en tenant compte de la taille des échantillons (N=173). _____	203
Figure 47. — Proportions de contacts par taxon dans les échantillons collectés dans les garrigues françaises par modèle de capteurs. _____	204
Figure 48. — Richesse spécifique moyenne(moyenne ± écart-type) par emplacement de pose des tubes capteurs dans les garrigues, en tenant compte de la taille des échantillons (N=173). _____	206
Figure 49. — Proportions de contacts de chaque taxon dans les échantillons collectés dans les garrigues françaises par emplacement de poses. _____	207
Figure 50. — Proportions de contacts de chaque taxon dans les échantillons collectés dans les garrigues françaises dans les zones aménagées et les zones non aménagées. _____	208
Figure 51. — Répartition de pourcentage de feutrines relevé par classe d'appréciation de fonctionnalité au cours des inventaires petits mammifères terrestres (Données 2021-2022). _____	209
Figure 52. — Comparaisons des taxons inventoriés par méthode de détection (pièges photographiques, analyses génétiques et expertises d'empreintes) dans les garrigues. _____	211
Figure 53. — Synthèse de la composition des communautés de macro-arthropodes de garrigues au niveau de l'ordre dans les échantillons. _____	249
Figure 54. — Estimation de la richesse spécifique (diversité alpha) par échantillon en fonction du type de collecte ( $22 \leq N \leq 107$ ). _____	250
Figure 55. — Analyse par NMDs de la dissimilarité des communautés de macro-arthropodes dans les échantillons des stations visitées parmi les différentes méthodes de collecte, à partir d'une matrice de dissimilarité Bray-Curtis. _____	251
Figure 56. — Répartition des taxons de macro-arthropodes dans les échantillons collectés en garrigues en fonction des méthodes de capture. _____	252
Figure 57. — Répartition des taxons de macro-arthropodes dans les échantillons collectés en garrigues dans les sites d'études. _____	254

Figure 58. — Répartition des taxons de macro-arthropodes dans les échantillons collectés dans les zones de garrigues aménagées (ZA) et les zones non aménagées (ZNA).	255
Figure 59. — Analyses des relations par échelles multidimensionnelles non métriques (NMDS) du partitionnement des communautés de macro-arthropodes en fonction des caractéristiques du paysage.	257
Figure 60. — Relations entre la richesse en espèces et la qualité de l'habitat sur la stabilité et la résistance des écosystèmes.	288
Figure 61. — Collectes caractéristiques d'espèces de macro-arthropodes terrestres et volants au niveau de l'ordre par méthode de capture.	304
Figure 62. — Présentation des deux composantes caractérisant l'hétérogénéité.	307
Figure 63. — Occupation de l'espace par quatre profils écologiques d'espèces dans un paysage hétérogène.	308
Figure 64. — Distinction entre fragmentation et fragmentation per se.	310
Figure 65. — Effet de la fragmentation du paysage sur la disponibilité des ressources. La taille des cercles est proportionnelle à la taille de trois métapopulations.	311
Figure 66. — Organisation d'un réseau écologique avec des connectivités spatiales (corridors) et des connectivités fonctionnelles.	313
Figure 67. — Principe d'une modélisation spatiale en graphe paysager sur une portion de la zone aménagée de Bourg-Saint-Andéol.	315

## Index des Tables

Tableau 1. — Synthèse des études évaluant les impacts significatifs* (négatifs, positifs) ou neutre (non significatif) par type d'aménagements, sur diverses espèces non chassables (oiseaux, mammifères, arthropodes, plantes) en Europe.....	18
Tableau 2. — Synthèse des caractéristiques topographiques, écologiques, paysagères et cynégétiques des zones aménagées (ZA) et non aménagées (ZNA) des sites d'étude.....	46
Tableau 3.— Comparaisons des modèles d'apprentissage à partir des descripteurs de l'image, avant l'étape de classification.....	55
Tableau 4. — Matrices de confusion obtenues par les modèles de classification orientée objet, entre les classes d'occupations des sols renseignées et prédites sur les zones aménagées et non aménagées des sites d'études de Bourg-Saint-Andéol, Lançon-Provence, Montpeyroux.....	59
Tableau 5. — Données acoustiques mesurées dans les enregistrements des 16 espèces chauves-souris détectées pendant l'étude..	79
Tableau 6. — Synthèse détaillée des modèles de capteurs d'indices de présence des petits mammifères terrestres déployés dans les garrigues françaises et du piège photographique.....	83
Tableau 7. — Indicateurs écologiques du paysage mesurés dans chaque station échantillonnée en garrigues. Les indices ont été calculés avec l'extension LecoS dans Qgis 3.22.6..	105
Tableau 8. — Performances des modèles candidats pour expliquer la variation des observations d'oiseaux, en fonction du statut UICN France, des sites, des points d'écoute et des espèces.....	143
Tableau 9. — Synthèse des espèces de micromammifères (Rongeurs, Soricomorphes) susceptibles d'être détectées dans les sites d'étude. ....	192
Tableau 10. — Taxons identifiés par analyse génétique avec cinq modèles de capteurs d'indices de présence ciblant les petits mammifères dans les garrigues..	202
Tableau 11. — Synthèse des performances de détection des petits mammifères (taxons total, n=11) par modèle de capteurs contrôlés dans les garrigues, en fonction des conditions de pose.....	205

# A. Introduction générale

## 1. Comment définir la biodiversité ?

### 1.1. Définition complexe en constante évolution

Le mot « biodiversité » a émergé au milieu des années 1980 pour saisir l'essence de la recherche sur la variété et la richesse de la vie sur Terre (OTA, 1987; Wilson, 1988). La définition de la biodiversité a beaucoup évolué à travers des thèmes de recherches pluridisciplinaires où l'objectif était d'explorer et de comprendre les mécanismes impliqués dans le fonctionnement de la diversité biologique (McIntosh, 1985 ; Jordan *et al.*, 1988 ; Golley 1993 ; Delong, 1996 ; Callicott, 1996 ; Chapin *et al.*, 1998 ; Holling, 2000).

Longtemps en écologie, la perception de la biodiversité s'est limitée à la richesse taxonomique (*i.e.* le nombre d'espèces différentes) présente dans un environnement, sans tenir compte des flux hiérarchiques qui interagissent à différents niveaux de diversité. Reconnue comme « l'unité fondamentale de la biodiversité », le nombre d'espèces est souvent utilisé comme un indicateur d'état de santé de la nature (Boenigk *et al.*, 2015). Or, comme le souligne Huston (1994), la biodiversité englobe d'autres entités interactives et hiérarchisées. La biodiversité ne peut être résumée à une seule dimension, mais inclut une multitude de facettes qui peuvent être quantifiées (Purvis et Hector, 2000). Les définitions de la biodiversité sont nombreuses et dépendent des disciplines: DeLong (1996) en recense 85 pour les vingt premières années de littérature (1976-1996). Tous les concepts affiliés à la définition relative de la biodiversité sont incomplets, et aujourd'hui ils font encore l'objet de recherches actives et de controverses ( Ricotta, 2005; Meine *et al.*, 2006). Mais compte tenu de sa complexité, des indicateurs de mesure doivent intégrer d'autres niveaux ou objets de perception pour mieux comprendre cette biodiversité (Noss et Csuti, 1997).

La biodiversité est une entité qui peut être répartie sur plusieurs niveaux. Ainsi, le terme générique forme un système hiérarchique pertinent pour différentes échelles de perception (génomés, individus, populations, espèces, communautés, écosystèmes, biomes, biosphère) et pour différentes fonctions écologiques. Noss (1990) propose ainsi une définition hiérarchique

de la biodiversité, articulée autour de trois dimensions fondamentales mises en évidence par Franklin *et al.*, (1981) : composition, structure et fonction (Figure 1).

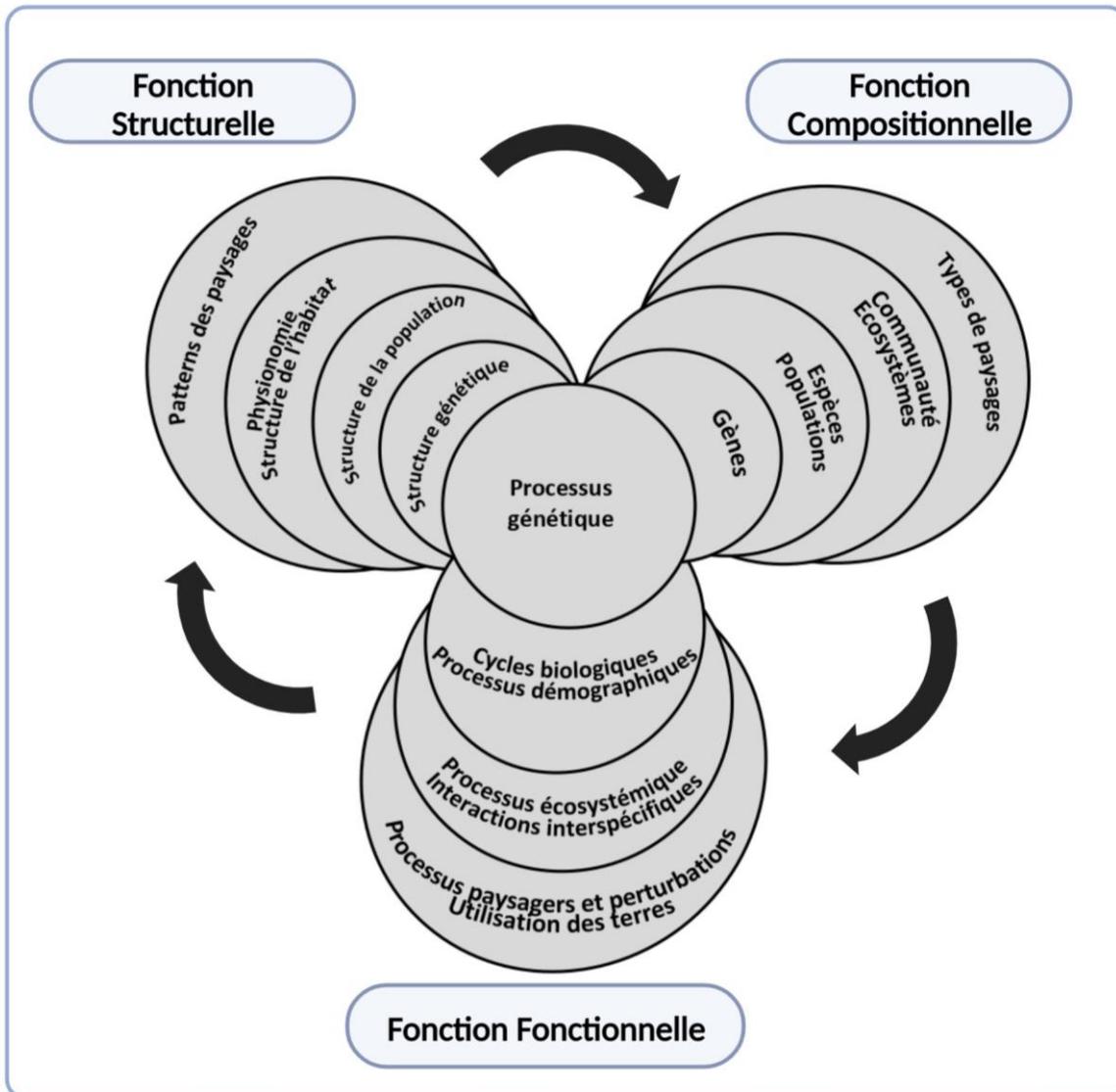


Figure 1.— Représentation empirique de la biodiversité. Les fonctions écologiques sont hiérarchisées dans des sphères interconnectées. Inspiré des travaux de Noss (1990) et Pereira *et al.*, 2013 (actualisé par FRB). (N. Froustey, IMPCF).

Définir la biodiversité est essentiel pour formaliser les concepts et les appliquer à la réalité. La définition donnée par la Convention sur la Diversité Biologique<sup>1</sup> (CDB) de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement de Rio (1992) englobe la diversité génétique, la diversité des espèces et la diversité des écosystèmes (Johnson, 1994).

*LA BIODIVERSITÉ — « Variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie, cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes ». Extrait de l'article 2 de la convention sur la diversité biologique.*

## 1.2. Érosion de la biodiversité, mobilisation de la communauté internationale

Le Sommet de la Terre de 1992 à Rio (CNUED, 1992) signe le début d'une mobilisation internationale. Il fait état des nombreux « risques d'extinction<sup>2</sup> » qui menacent l'exceptionnelle diversité du vivant à l'échelle planétaire. Le taux global d'extinction des espèces animales et végétales est estimé à cent fois supérieur aux taux des cinq grandes extinctions de masse de l'histoire de la Terre (Rockström, 2009 ; Ceballos *et al.*, 2015). Par exemple, des études récentes montrent que les populations mondiales de vertébrés ont diminué de 68% entre 1970 et 2016 (Figure 2).

---

<sup>1</sup> **Convention sur la diversité et le développement** — Traité international signé en 1992 lors de la Conférence des Nations Unies sur l'environnement. Elle vise à préserver la diversité biologique, à promouvoir une utilisation durable des ressources biologiques et à assurer un partage équitable des avantages découlant de l'utilisation des ressources génétiques. Extrait sur <https://www.un.org/fr/observances/biological-diversity-day/convention>

<sup>2</sup> **Risque d'extinction** — Déclin majeur des espèces d'êtres vivants mettant en péril les services écosystémiques rendus à l'Homme et générant des effets écologiques et évolutifs en cascade sur d'autres espèces et processus, (Ripple *et al.*, 2017).

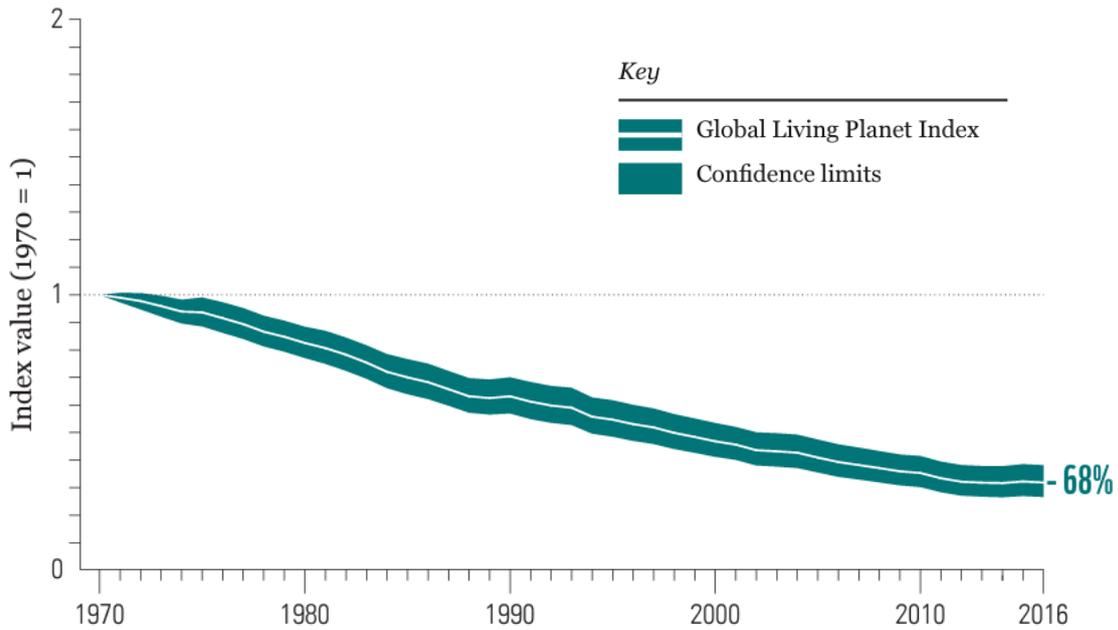


Figure 2. — **Le global Living Planet Index de 1970 à 2016.** Cet indicateur est une mesure de la diversité biologique mondiale basée sur les tendances démographiques des espèces de vertébrés des habitats terrestres, d'eau douce et marins. L'abondance moyenne de 20 811 populations représentant 4 392 espèces surveillées dans le monde entier a diminué de 68 %. La ligne blanche indique les valeurs de l'indice et les zones ombrées représentent la certitude statistique entourant la tendance (fourchette : -73 % à -62 %). Figure extraite du rapport scientifique WWF (2020).

Pour comprendre les phénomènes qui expliquent ces extinctions massives, de nombreux scientifiques de la conservation et écologues, décrivent les effets des activités humaines sur le climat, les espèces et les écosystèmes. En 2019, en s'appuyant sur 15 000 références environ et sur l'expertise de 150 spécialistes des sciences naturelles et sociales, l'*Intergovernmental science-policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services* (IPBES) a publié sa première évaluation mondiale de l'état de la biodiversité de la Terre (WWF, 2020). L'érosion de la biodiversité, au même titre que le changement climatique, constitue un défi contemporain majeur à l'échelle planétaire.

### 1.3. Émergence du concept « *biodiversity hotspot* »

Pour la première fois, Myers (1988) introduit le terme de « *points-chauds de biodiversité* » ou « *biodiversity hotspots* » pour identifier à une large échelle spatiale, les écorégions continentales et insulaires hautement prioritaires pour la conservation de la diversité du vivant

et des écosystèmes (Figure 3). Les critères pour définir ces *hotspots* s'apparentent à « des concentrations exceptionnelles d'espèces avec des niveaux élevés d'endémisme, qui font face à des menaces exceptionnelles de destruction » (Myers *et al.*, 2000).

L'enjeu repose donc sur la définition géographique et la protection des *hotspots* pour limiter l'extinction d'une large gamme d'espèces à l'échelle de la biosphère (Myers, 1990). Les nombreux travaux successifs fournissent des informations utiles pour élaborer des priorités de planification en termes de conservation des espèces (Walter, 1998 ; Mittermeier *et al.*, 2004).

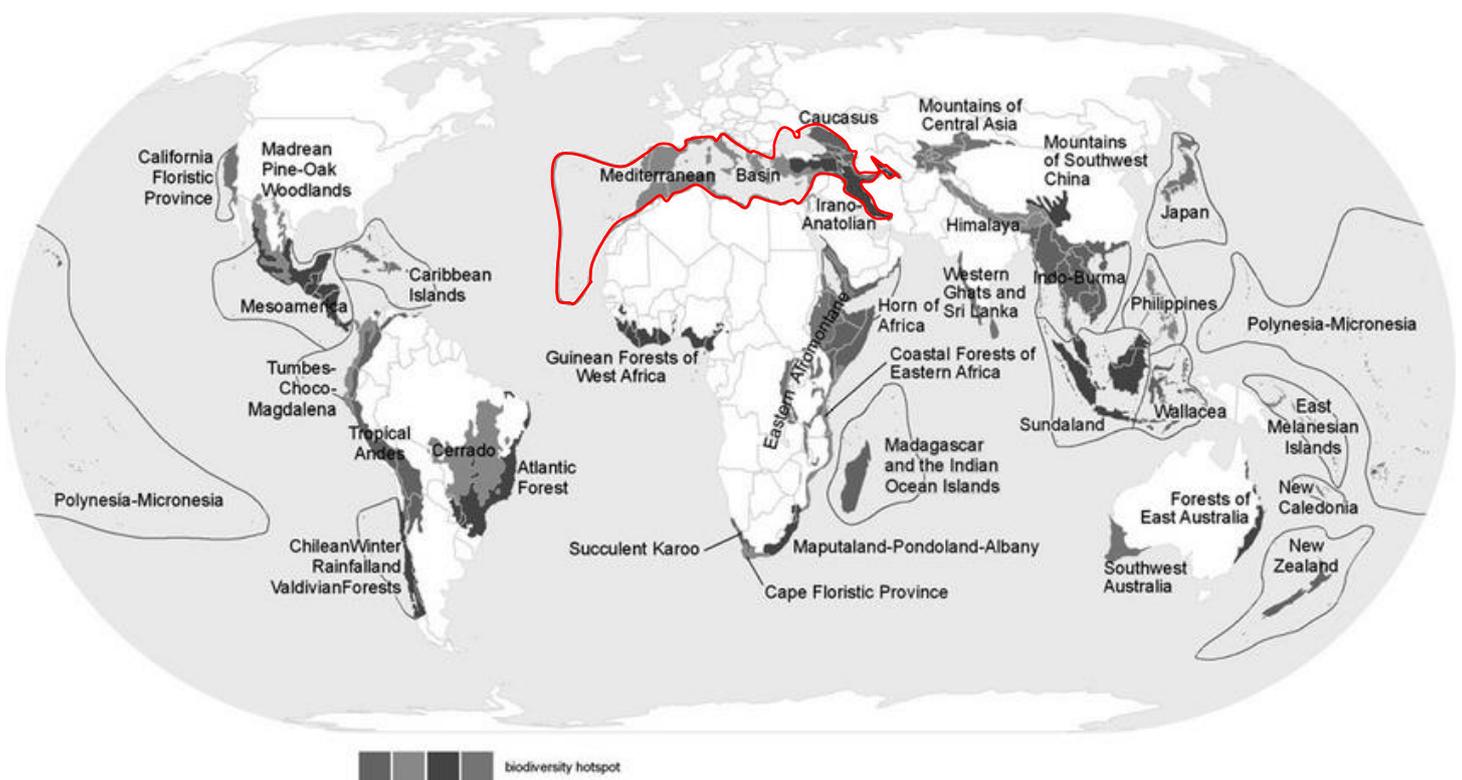


Figure 3. — Cartographie des points chauds de biodiversité recensés sur la planète. Les écorégions terrestres les plus riches sur le plan biologique et les 36 plus menacées de la planète. L'emprise du bassin méditerranéen est délimitée en rouge. Extrait des travaux de Mittermeier *et al.*, 2004.

Le bassin méditerranéen figure parmi l'un des *hotspots* de biodiversité le plus important au monde, en raison de sa riche diversité d'espèces, de la singularité des écosystèmes et de sa valeur socio-économique. Il se démarque des autres *hotspots* en raison de sa position géographique singulière, qui le soumet à une combinaison spécifique de facteurs climatiques.

Cette particularité lui confère une histoire écologique complexe, enrichie par de longues interactions entre les populations humaines et la nature. C'est cette conjonction d'éléments géographiques, climatiques, écologiques et culturels qui distingue le bassin méditerranéen en tant que *hotspot* de biodiversité.

#### 1.4. Indices de biodiversité, outils de suivi et de prise de décision

Grâce à la Convention sur la Diversité Biologique (CDB), la préservation de la biodiversité a été reconnue comme un enjeu mondial et l'action internationale s'est renforcée ces dernières années (Le Prestre, 1999 ; Butchart *et al.*, 2010). Il apparaît que l'appréhension du devenir de la biodiversité, à partir des indicateurs métriques et de modélisations prédictives, peut être une bonne approche pour fournir un résumé de son état et de son évolution. Les indicateurs d'état sont utilisés dans de nombreux domaines en écologie dont la plupart sont compatibles et reposent sur les mêmes fondements empiriques. La définition la plus populaire est celle proposée par l'*European Environment Agency* (EEA).

« Un indicateur de biodiversité est une mesure, généralement quantitative, qui peut être utilisée pour illustrer et faire connaître de façon simple des phénomènes complexes relatifs à la biodiversité, y compris des tendances et des progrès dans le temps ». (UICN, 2014).

Ces outils d'évaluation donnent en outre la possibilité aux différents acteurs scientifiques, gestionnaires, politiques et citoyens d'ouvrir le dialogue et de prendre des décisions en tenant compte de l'évolution de la biodiversité, incluant la vitesse et l'ampleur des changements induits par les activités humaines. De récents efforts sont fournis pour constituer des référentiels d'indicateurs de biodiversité internationaux partagés. Il s'agirait d'accompagner les utilisateurs vers une évaluation consensuellement reconnue comme représentative, même s'il est encore difficile de présenter une évaluation objective des facettes multifactorielles régissant le devenir de la biodiversité (UICN France, 2014 ; IPBES, 2016). Depuis de nombreuses années, un grand nombre d'indicateurs a été développé par les gouvernements et la CDB. Une synthèse européenne a recensé en 2003, 655 indicateurs de biodiversité pour mesurer les évolutions des phénomènes environnementaux économiques et sociétaux (EEA, 2003).

Récemment, des déclinaisons d'indices territoriaux ont été proposées, à partir de jeux d'indicateurs nationaux et internationaux de référence, pour mieux appréhender l'état et les enjeux de la biodiversité localement, et de suivre les dispositifs mis en œuvre pour y répondre à différentes échelles de mesure. Dans le récent rapport « *Living Mediterranean report* », une adaptation de l'indice mondial de biodiversité « *the Living Planet Index* » à l'échelle du bassin méditerranéen est présentée. Ce travail offre un exemple concret pour illustrer la situation de la biodiversité dans cette région. Les résultats de cette étude, basés sur des indicateurs de biodiversité, mettent en évidence une diminution moyenne de 20% de la biodiversité dans l'ensemble du bassin méditerranéen entre 1993 et 2016 (Galewski *et al.*, 2021).

## Synthèse I. — biodiversité, un patrimoine de l’humanité à préserver.

« *Le concept de biodiversité a grandi avec la perception de sa perte en raison de l’impact humain croissant et de la mauvaise gestion de l’environnement* » (Wilson, 1988).

Depuis le sommet de la Terre de Rio en 1992, la biodiversité est mesurée à partir d’indicateurs d’états, de pressions et de réponses. Ces indicateurs sont utilisés pour suivre les progrès en matière de sauvegarde de la biodiversité à l’échelle mondiale, nationale et parfois régionale. Ils permettent aussi d’identifier les priorités en matière de conservation et de surveiller l’efficacité des mesures prises pour préserver la biodiversité. Cependant, il existe encore de nombreuses lacunes sur le sujet et la prise en compte de son état sous l’effet de l’anthropocentrisme demeure un défi pour les scientifiques (Palmer *et al.*, 2005).

Aujourd’hui, les ONG pour la conservation ont identifié les aires géographiques les plus riches en espèces et les plus menacées à l’échelle planétaire. Le bassin méditerranéen figure parmi l’un des plus importants en raison de sa riche diversité d’espèces, ses écosystèmes uniques implantés sur un large gradient biogéographique et de son histoire écologique complexe marquée par des interactions humaines de longue date.



© Berth, pour l’exposition « Au bout du crayon : écologie et environnement, caricatures, dessins de presse et liberté d’expression. »

\*

\*

\*

## 2.1. Principes fondamentaux d'une discipline récente

L'écologie de la restauration ou science de la restauration écologique est étroitement liée à la biologie de la conservation (Young, 2000). Cette science contemporaine a suscité de nombreuses définitions philosophiques, naturalistes et conservationnistes incluant l'idée d'inverser les développements d'écosystèmes qui sont considérés comme négatifs par une intervention humaine active (*e.g.* Niering, 1997a ; Suding, 2011 ; Wortley *et al.*, 2013). Les stratégies de restauration peuvent devenir un moyen de lutte efficace contre la perte de la biodiversité en améliorant les services écosystémiques des milieux dégradés et altérés.

La *Society for Ecological Restoration* (SER), une organisation pionnière de portée internationale, a été fondée en 1988 pour orienter la science, la gestion et la politique de la restauration écologique. Elle définit clairement l'écologie de la restauration comme le processus scientifique qui développe les théories guidant la restauration écologique, et la restauration écologique comme « le processus d'assistance au rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit » (SER International ; SER 2022 ; [www.ser.org](http://www.ser.org)). Finalement, la restauration écologique peut se référer à la restauration d'écosystèmes ou de communautés entières, ou sur le sauvetage et la réintroduction de quelques espèces cibles (Martin, 2017). À grande échelle, la restauration permet de définir en amont une politique de mesures et d'actions prioritaires, soit pour rétablir la productivité d'un écosystème perturbé et ses propriétés éco-fonctionnelles, soit pour soutenir l'idée d'une reconquête des processus écosystémiques ciblés à partir d'un écosystème de référence. Le Floc'h et Aronson (1995) considèrent l'écologie de la restauration comme une norme choisie parmi plusieurs états alternatifs successifs appelée « trajectoire ». Le choix des trajectoires de restauration qui permet d'atteindre l'état de référence fonctionnel de l'écosystème souhaité, est donc comparable à une forme de succès opérationnel de la restauration, de la réhabilitation ou de la réaffectation partielle ou totale d'un écosystème (Jordan *et al.*, 1990 ; Le Floc'h et Aronson, 1995 ; Bullock *et al.*, 2011). Il dépend de l'état des ressources de l'écosystème, des usages et des services associés. Ainsi, la cause d'une intervention de restauration est la conséquence d'une perturbation qui agit sur la pérennité fonctionnelle d'un écosystème, pouvant même atteindre un point de basculement au-delà duquel les milieux et la biodiversité associée se détériorent brutalement (Palmer *et al.*, 2005). Nous pouvons percevoir la perturbation comme

un évènement déclencheur d'origine endogène ou exogène qui affecte temporairement ou durablement la structure des écosystèmes, des communautés ou des populations, en modifiant directement l'environnement physique et ses ressources (Steward et White, 1985). L'intensité et la durée de la perturbation écologique peut entraîner une perte partielle ou totale d'une biodiversité endémique et fragile.

Bien que les écosystèmes soient continuellement confrontés à des perturbations d'origines naturelles, la dégradation des habitats engendre depuis quelques années des initiatives par la restauration (Martin, 2017 ; Gann *et al.*, 2019). Les gestionnaires et les scientifiques expriment fortement un besoin de concepts et d'outils qui permettent de réussir ces restaurations. Par conséquent, l'objectif d'une majorité d'écologues de la restauration vise à rétablir la dynamique originelle des écosystèmes altérés, en restaurant leurs fonctions écologiques ainsi que leur biodiversité, l'idée étant d'aider à la réparation de l'écosystème par reconquête de son patrimoine biologique et écologique de référence ou souhaité qui était présent avant la perturbation.

## 2.2. Pourquoi et comment restaurer les milieux naturels ?

Depuis la révolution industrielle, les progrès sociétaux successifs sont responsables des crises écologiques mondiales. Sous l'effet des changements, les écosystèmes évoluent à un rythme fulgurant, causant des dommages parfois irréversibles sur la résilience des êtres vivants (Hobbs et Harris, 2001 ; Hobbs *et al.*, 2009). L'artificialisation de l'environnement, allant de l'expansion des zones urbanisées à la promotion d'activités agricoles intensives, contribue aux pertes massives de surfaces d'habitats naturels et de diversité biologique (Pimm *et al.*, 1995 ; Fahrig, 2003). Ces perturbations d'intensité variable sont responsables d'un effondrement global de la biodiversité, souvent traduites par les scientifiques comme la sixième crise d'extinction de masse de l'Anthropocène (Ceballos *et al.*, 2017 ; Hallmann *et al.*, 2017 ; Rigal *et al.*, 2023). Le besoin de restaurer les écosystèmes altérés face aux changements globaux est aussi devenu un enjeu majeur contre l'effondrement de la biodiversité. Il convient d'évoquer les récentes prises de conscience des décideurs et institutions dans l'adoption de principes écologiques dans les schémas politiques sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Fischer *et al.*, 2021). Le groupe de travail des Nations Unies a même déclaré que la période 2021-2030 serait « la décennie de la restauration des écosystèmes altérés » (UNEA,

2019). En conséquence, il devient urgent de développer les connaissances sur les processus de restauration des habitats dégradés. Globalement, les efforts de restauration ont beaucoup profité des programmes d'actions incluant les concepts de l'écologie du paysage, tels que l'hétérogénéité spatiale et la connectivité des matrices paysagère<sup>3</sup> et des modèles dynamiques associés. Les hiérarchies paysagères ont été utilisées pour identifier les écosystèmes de référence et guider la restauration des écosystèmes perturbés. Il est souhaitable d'envisager la mise en place de stratégies pour guider les praticiens vers un schéma décisionnel normalisé de la restauration des écosystèmes dégradés. Ainsi, les gestionnaires de la restauration doivent être familiers avec les principes fondamentaux de l'écologie de la restauration, incluant des réflexes dans l'acquisition de connaissances sur les particularités écologiques et socio-économiques locales des écosystèmes visés, qui nécessairement jouent un rôle dans la définition des trajectoires de restauration (Lindenmayer *et al.*, 2018, Munro *et al.*, 2009).

Au stade actuel des acquis théoriques et pratiques de la restauration, il existe des ressources normalisées des bonnes applications à mettre en œuvre et qu'il convient d'adapter aux particularités locales des écosystèmes visés. Nous pouvons citer à titre d'exemple, *Restoration Ecology: a synthetic approach to ecological research* (Jordan *et al.*, 1990), *the Society for ecological restoration international science & policy working group, international primer on ecological restoration* (Balensiefer *et al.*, 2004), *Restoration Ecology* (Van Andel et Aronson, 2006), *Ecological restoration for protected areas: principles, guidelines and best practices* (Keenleyside *et al.*, 2012), *International principles and standards for the practice of ecological restoration* (Gann *et al.*, 2019). Ces ressources normalisées mettent à disposition un cadre solide et éprouvé pour planifier, mettre en œuvre et évaluer les opérations de restauration. Elles couvrent divers aspects, tels que l'évaluation préalable du site, la sélection des milieux à restaurer et des espèces associées, les techniques de rétablissement les plus adaptées, le suivi des progrès scientifiques et les stratégies de gestion à long terme des écosystèmes restaurés.

La restauration écologique est couramment pratiquée dans les espaces d'intérêt écologique en mauvais état de conservation. Elle fait appel au génie écologique pour la gestion conservatoire des écosystèmes et dans l'intérêt de la biodiversité (Génot, 2014). Il est montré

---

<sup>3</sup> La **matrice du paysage** est définie comme la partie du paysage qui entoure et sépare les fragments d'habitats.

que les tentatives de restauration doivent impérativement inclure un cadre d'intervention à l'échelle des écosystèmes, impliquant des répercussions mesurées sur les interactions à différents niveaux (Lévêque, 2008). Aussi, les actions doivent favoriser l'adoption d'une série de mesures visant à rétablir une variété de milieux pour soutenir « l'hétérogénéité des écosystèmes » (Ngom, 2021). Les recherches en écologie ont confirmé que la présence d'une diversité d'habitats dans les écosystèmes hétérogènes facilitait la résistance, la résilience et la stabilité face à une perturbation et entraînait une augmentation de la richesse en espèces, par rapport aux écosystèmes homogènes. Les espèces emblématiques, clés de voûte<sup>4</sup> ou ingénieuses<sup>5</sup>, sont souvent utilisées par les praticiens de la restauration comme indicateurs de réussite de l'opération à court terme et de suivi à long terme, de l'évolution fonctionnelle de l'écosystème restauré (Mills *et al.*, 1993 ; Jones *et al.*, 1994 ; Power *et al.*, 1996). Un bon exemple de cette approche est la restauration des écosystèmes pour la sauvegarde des espèces de petit gibier. Réaffecter, restaurer ou réhabiliter, c'est avant tout s'assurer que les actions de gestion n'impacteront pas (*au sens strict*) significativement les propriétés fonctionnelles de l'écosystème visé. Les espèces chassables comme la Perdrix rouge (*Alectoris rufa*), peuvent être de très bons indicateurs écologiques des milieux car leurs spécificités étho-fonctionnelles les amènent à utiliser une large gamme d'habitats nécessaires à leur maintien (Casas *et al.*, 2022). Constater la disparition de ces espèces, c'est aussi remettre en question les actions à mettre œuvre et adapter les trajectoires de restauration aux enjeux de l'écosystème, à l'échelle des paysages. Il est donc probable que l'aménagement des milieux soit un outil fonctionnel alternatif pour la restauration d'écosystèmes favorables à un large cortège d'espèces, incluant les espèces chassables.

---

<sup>4</sup> **Espèce clé de voûte** – Espèce dont la disparition impacterait significativement le fonctionnement d'un écosystème, (*e.g.* Mills *et al.*, 1993 ; Power *et al.*, 1996).

<sup>5</sup> **Espèce ingénieuse** – Espèce qui, du fait de sa présence et activité modifie et influence fortement le milieu environnant à l'échelle d'un écosystème, (*e.g.* Jones *et al.*, 1994).

*Synthèse II. — Préserver ou restaurer la biodiversité de demain,  
un ambitieux challenge contemporain.*

L'écologie de la restauration est une science nouvelle et récente. Cette discipline fournit un cadre empirique et scientifique essentiel pour orienter les gestionnaires et les politiques vers la compréhension des mécanismes écologiques écosystémiques. Elle agit aussi comme un outil décisionnel dans la mise en pratique d'actions justifiées et adaptées à la forme de perturbation écologique observée.

Higgs (1997) indique que la notion de restauration est appelée à être comprise d'abord comme un processus socio-écologique de régénération tourné à la fois vers le passé et vers le futur. Elle doit *in fine* s'orienter vers des solutions curatives pour rétablir les équilibres écologiques, perturbés ou disparus.

En pratique, les trajectoires de restauration pourraient être conçues pour améliorer les prévisions concernant les résultats des actions appliquées aux écosystèmes altérés. Aussi, la réussite des opérations peut être maximisée dans la mesure où le praticien adopte une stratégie méthodologique de restauration normalisée — en faisant appel aux connaissances techniques, incluant les prédictions théoriques de l'écologie de la restauration — en tant que concepts directeurs des projets pour le rétablissement des écosystèmes perturbés. Aussi, la diversité biologique est un indicateur évident sur lequel repose le succès de chaque opération de restauration écologique. Certaines espèces (ingénieures, clés de voûte) peuvent fournir de précieuses informations sur le succès de la restauration à l'échelle des écosystèmes.

\*

\*      \*

### 3. Chasse et biodiversité, une évolution des perceptions

#### 3.1. Historique de la chasse en France

Comme en agriculture, les pratiques de la chasse en France ont beaucoup évolué après la Seconde Guerre mondiale. La pratique d'une activité de chasseur-cueilleur dans les campagnes a perduré jusqu'aux années 1970. La chasse a ensuite convergé vers une pratique d'encadrement et de gestion des ressources en gibier (création d'un ministère de l'environnement, réglementation du permis de chasser, voir Fortier et Alphanféry, 2012).

Aujourd'hui, le monde de la chasse connaît une écologisation de sa pratique dans l'idée d'exercer une gestion adaptative des espèces et de leurs habitats à l'échelle des écosystèmes (Alphanféry et Fortier, 2007 ; Ginelli, 2012 ; Crétois *et al.*, 2020). Ce tournant est visible depuis les années 2000 (loi n°2000-698 du 26 juillet 2000 relative à la chasse) avec les nouvelles législations sur la chasse qui visent à inscrire la pratique dans une stratégie nationale de préservation de la biodiversité et soucieuse de la gestion de la faune et de ses habitats (Maillard *et al.*, 2010). Ces directives ont permis de responsabiliser les activités de la chasse dans la mise en place d'une gestion plus globale de la nature, permettant ainsi à l'activité d'évoluer vers une dynamique "d'écologisation" (Alphanféry et Fortier, 2007).

Ce processus d'écologisation initié par les Orientations Régionales de Gestion de la Faune et de ses Habitats (ORGFH) a associé l'activité de la chasse et d'autres acteurs territoriaux pour se concerter autour d'une problématique commune : la conservation de la biodiversité (Maillard *et al.*, 2010). Prenant la forme d'un comité de pilotage, ce dispositif institutionnel régional a permis d'établir un plan de gestion concerté sur le respect d'un équilibre agro-sylvo-cynégétique<sup>6</sup> en tenant compte des activités économiques, de l'environnement et des acteurs territoriaux (Fortier et Alphanféry, 2012). Aujourd'hui dissoutes, les ORGFH ont permis de regrouper beaucoup d'acteurs clairement identifiés à l'échelle régionale sur la gestion des espaces et des territoires (Baticle, 2015). De ce fait, les chasseurs jouent le rôle de gestionnaires

---

<sup>6</sup> **Équilibre agro-sylvo-cynégétique (Article L425-4 du Code de l'Environnement)** — « ... consiste à rendre compatibles, d'une part, la présence durable d'une faune sauvage riche et variée et, d'autre part, la pérennité et la rentabilité économique des activités agricoles et sylvicoles ».

opérationnels des espèces chassables et participent aux prises de décision dans les prescriptions régionales en matière de gestion durable et de conservation de la faune sauvage et de ses habitats.

### 3.2. Éthique, rôle des pratiquants dans la reconquête de la biodiversité

La chasse a longtemps été perçue comme un besoin, puis un loisir. La dénomination en droit français définit l'exercice de la chasse comme — « *tout acte volontaire lié à la recherche, à la poursuite ou à l'attente du gibier ayant pour but ou pour résultat la capture ou la mort de celui-ci* » — (L.420-3 du code de l'environnement). Elle doit aujourd'hui devenir une école de connaissance de la nature et de la vie sauvage pour inciter les jeunes générations à préserver le contact avec leurs racines primitives (Bonin, 2017 ; Stepanoff, 2021). La pratique de la chasse doit être une vitrine de légitimité et d'exemplarité, car le chasseur doit assurer par son comportement le respect d'une « éthique cynégétique responsable », c'est-à-dire soutenir la passion d'exercer, en considérant autant les règles de gestion du gibier, que le maintien de son habitat, sans dissocier le contact avec les autres usagers de la nature et de la ruralité (Schraen, 2020 ; Dulac *et al.*, 2021).

Malgré les controverses, il est reconnu que les activités liées à la chasse produisent divers avantages pour la société et la nature (Gallo et Pejchar, 2016 ; Mustin *et al.*, 2018 ; Crétois *et al.*, 2020) parmi lesquels la gestion des habitats des espèces chassables peut faire progresser les domaines de l'écologie et de la conservation (Leopold, 1933). En France comme en Europe, les gestionnaires de territoires à des fins cynégétiques sont reconnus « acteurs de la sauvegarde de la biodiversité » (Aznar et Brétière, 2010 ; Crétois *et al.*, 2020). Ils s'investissent pour la mise en œuvre d'actions de terrain et répondent à de multiples services éco-socio-systémiques permettant de développer la biodiversité, comme l'entretien des milieux, les suivis techniques (comptages), les ramassages des déchets, etc.

En France, les derniers chiffres de la Fédération Nationale des Chasseurs (enquête 2022-2023) évalue le bénévolat des pratiquants à 173 millions d'heures par an soit 108 000 ETP<sup>7</sup>. Il inclut 54 millions d'heures de bénévolat annuelles spécifiquement dédiées à l'aménagement du territoire et à la gestion des espèces et de la biodiversité, auxquels s'ajoute une plus-value

---

<sup>7</sup> **Equivalent Temps Pleins (ETP)** — activité exercée sur la base d'une durée de travail légale.

de 4,2 millions d'euros de dépenses lié à l'activité (*i.e.* les frais d'accès à la chasse, les dépenses d'équipements, le transport, l'hébergement et la restauration, l'achat d'un véhicule dédié, les dépenses pour les chiens et autres auxiliaires de chasse). Plus de 83% des chasseurs consacrent en moyenne 27 jours de bénévolat par année, dont 8,5 jours en faveur d'actions d'aménagement des milieux (*lato sensu*), de suivi et de gestion des populations animales et végétales, soit près de 33 710 ETP (Des Robert et Robiolle, 2023).

Face aux évolutions sociétales, la chasse prend de la place dans le mouvement pour la conservation. Il existe une charte européenne sur la chasse et la biodiversité énonçant des principes éthiques et des recommandations rationnelles en matière de pratique cynégétique sur la biodiversité (Brainerd, 2007). Cette situation apparaît comme une opportunité pour démontrer l'intégrité de cette activité et de son utilité écologique et socio-économique aux yeux de l'État et de la société. Il devient primordial de légitimer les rôles inhérents aux chasseurs : acteurs compétents et partenaires territoriaux de l'aménagement des espaces naturels et de la reconquête de la biodiversité. La démarche est déjà bien engagée car depuis 2019, les Fédérations des chasseurs bénéficient d'un nouveau fond appelé l'écocontribution (loi chasse L421-14 du Code de l'Environnement) pour financer des actions menées par les chasseurs en faveur de la protection et de la reconquête de la biodiversité. Les fonds destinés à l'écocontribution proviennent pour un tiers des cotisations des chasseurs.

### 3.3. Gestion des milieux du petit gibier par les usagers

Dans les campagnes, il existe de nombreuses mesures de gestion de l'habitat pour restaurer des milieux favorables aux espèces de petit gibier (Arroyo *et al.*, 2002 ; Pasquet, 2006 ; Ponce-Boutin *et al.*, 2009). Cependant, l'étendue spatiale des pratiques ne concerne généralement que des cadres expérimentaux de faibles dimensions car les moyens sont limités par le coût des opérations et les ressources logistiques. Bien que les Fédérations des chasseurs fournissent des efforts d'encadrement et des fonds financiers, les actions de gestion des milieux reposent exclusivement sur des efforts multi-partenariaux à l'échelle des territoires ruraux. Elles renforcent cette identité de partage de la nature, en mobilisant chasseurs, agriculteurs, associations d'usagers, élus et autres acteurs du territoire à promouvoir des actions de terrain encadrées, dans l'idée de produire des aménités environnementales bénéfiques certes pour le

petit gibier mais aussi pour d'autres espèces dépendantes des milieux restaurés par l'aménagement.

### 3.3.1. Effet des aménagements des milieux naturels sur la biodiversité

La gestion de l'habitat du petit gibier est répandue dans toute l'Europe (Phillips, 2004) et l'Amérique du Nord (Leopold, 1933). L'idée reçue des services rendus par l'action bénévole des chasseurs en matière de gestion des milieux est suggérée comme une composante de la chasse éco-responsable et durable (Ballon *et al.*, 2012). Il s'agirait de prendre en considération la pérennité des populations d'espèces (chassables ou non) et les milieux qui leur sont associés (Ginelli, 2012). Bien que certains détracteurs puissent s'opposer aux stratégies de conservation qui soutiennent l'action des chasseurs, il est difficile de nier l'importance de la protection de l'habitat pour la conservation des espèces et des écosystèmes. Elles répondent en effet bien souvent à des objectifs cynégétiques, en augmentant les effectifs des populations d'espèces chassables, mais elles intègrent aussi une démarche sérieuse de gestion de la biodiversité, en favorisant des espèces non-cibles (Gallo et Pejchar, 2016). En France comme en Europe, de nombreuses mesures de gestion des habitats à petite échelle ont été mises en œuvre pour satisfaire le développement des populations d'espèces de petit gibier, *e.g.* le Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*), la Perdrix rouge (Draycott *et al.*, 2005 ; Armenteros *et al.*, 2015a, 2015b ; Diaz-Fernandez *et al.*, 2013 ; Ferreira *et al.*, 2014). Pour notre cas d'étude, il existe différentes techniques spécifiques et complémentaires (Figure 4).

Ces pratiques ont des effets potentiels significatifs, souvent mitigés sur les espèces non-cibles, mais le phénomène reste peu étudié. Les effets se limitent souvent aux réponses isolées de quelques cortèges d'espèces (hors espèces gibier) comme les oiseaux (*e.g.* Sage *et al.*, 2005b), les mammifères (*e.g.* O'Meara *et al.*, 1981) ou les invertébrés (*e.g.* Pibarot, 1998), sans tenir compte des interactions fonctionnelles entre taxons à l'échelle des paysages et des écosystèmes. De même, les effets produits par l'utilisation d'un mode de gestion par les espèces non ciblées sont mal connus. Seules deux études résument les conséquences écologiques positives, négatives ou nulles de la gestion des habitats du petit gibier sur des taxons non-cibles (Tableau 1; Gallo et Pejchar 2016 ; Mustin *et al.*, 2018).

Tableau 1. — Synthèse des études évaluant les impacts significatifs\* (négatifs, positifs) ou neutre (non significatif) par type d'aménagements, sur diverses espèces non chassables (oiseaux, mammifères, arthropodes, plantes) en Europe. Extrait des travaux de (a) Gallo et Pejchar, (2016) et de (b) Mustin *et al.*, 2018.

(a)	Types d'aménagement	Nature de l'effet	Mécanismes impliqués	Taxon(s) non ciblé(s) affecté(s)	Nombre d'études référentes	Listes des références
	Point d'eau artificiel	<b>négatif*</b>	-	oiseaux, mammifères	1	O'Brien <i>et al.</i> , 2006
		<b>positif*</b>	-	-	0	-
		<b>neutre</b>	-	oiseaux	1	Lynn (2006)
	Gyrobroyage mécanique de la végétation	<b>négatif*</b>	-	oiseaux	6	O'Meara <i>et al.</i> , 1981; Yahner (1984); Gruver and Guthery, 1986; Kozicky and Fulbright, 1991; Yahner(1993); Hanowski <i>et al.</i> , 1999
		<b>positif*</b>	-	oiseaux, mammifères	7	O'Meara <i>et al.</i> , 1981; Yahner (1984); Gruver and Guthery, 1986; Kozicky and Fulbright, 1991; Yahner, 1993; Hanowski <i>et al.</i> , 1999; Sperry and Weatherhead, 2010
		<b>neutre</b>	-	oiseaux	2	Vega and Rappole, 1994; Sperry and Weatherhead, 2010
	Lâcher d'animaux d'élevage pour la chasse	<b>négatif*</b>	-	oiseaux, mammifères	6	Matson, 2000; Acevedo <i>et al.</i> , 2007; Lozano <i>et al.</i> , 2007; Draycott <i>et al.</i> , 2008; Beja <i>et al.</i> , 2009; Newson <i>et al.</i> , 2012
		<b>positif*</b>	-	oiseaux, mammifères	2	Draycott <i>et al.</i> , 2008; Beja <i>et al.</i> , 2009
		<b>neutre</b>	-	arthropodes, oiseaux, mammifères	2	Beja <i>et al.</i> , 2009; Callegari <i>et al.</i> , 2014
	Cultures pour la faune	<b>négatif*</b>	-	-	0	
		<b>positif*</b>	-	oiseaux	4	Parish and Sotherton, 2004a, 2004b; Sage <i>et al.</i> , 2005b; Caro <i>et al.</i> , 2015
		<b>neutre</b>	-	oiseaux	2	Stoate, 2002; Caro <i>et al.</i> , 2015
	Brûlage dirigé et autres prescriptions	<b>négatif*</b>	-	arthropodes, oiseaux	3	Tharme <i>et al.</i> , 2001; Irvine (2011); Brown <i>et al.</i> , 2013
		<b>positif*</b>	-	arthropodes, oiseaux	3	Tharme <i>et al.</i> , 2001; Irvine (2011); Brown <i>et al.</i> , 2013
		<b>neutre</b>	-	oiseaux, reptiles	2	Petersen and Best, 1987; Radke (2008)

(b)	Types d'aménagement	Nature de l'effet	Mécanismes impliqués	Taxon(s) non ciblé(s) affecté(s)	Nombre d'études référentes	Listes des références
Aménagement des milieux (Gyrobroyage mécanique, feu dirigé)	négatif*	Abondance	oiseaux, invertébrés		4	Parish and Sotherton, 2004a; Brown <i>et al.</i> , 2013; Ramchunder <i>et al.</i> , 2013; Aebischer <i>et al.</i> , 2016
		Diversité	invertébrés		2	Ramchunder <i>et al.</i> , 2013; Brown <i>et al.</i> , 2013
		Succès de reproduction	oiseaux		1	White <i>et al.</i> , 2008
	positif*	Abondance	oiseaux, invertébrés		10	Robertson <i>et al.</i> , 1988; Tharme <i>et al.</i> , 2001; Stoate <i>et al.</i> , 2002; Parish and Sotherton, 2004a, 2004b; Sage <i>et al.</i> , 2005b; Parish and Sotherton, 2008; Brown <i>et al.</i> , 2013; Ramchunder <i>et al.</i> , 2013; Aebischer <i>et al.</i> , 2016
		Diversité	oiseaux		2	Smith <i>et al.</i> , 2001; Parish and Sotherton, 2004a
	neutre	Abondance	oiseaux, invertébrés		4	Tharme <i>et al.</i> , 2001; Brown <i>et al.</i> , 2013; Ramchunder <i>et al.</i> , 2013; Aebischer <i>et al.</i> , 2016
Diversité		oiseaux, invertébrés		3	Parish and Sotherton, 2004b; Ramchunder <i>et al.</i> , 2013; Newey <i>et al.</i> , 2016	
Piégeage légal et illégal	négatif*	Abondance	oiseaux		2	Anderson <i>et al.</i> , 2009; Beja <i>et al.</i> , 2009
		Diversité	mammifères		1	Virgós and Travaini, 2005
		Succès de reproduction	oiseaux		6	Etheridge <i>et al.</i> , 1997; Green and Etheridge, 1999; Whitfield <i>et al.</i> , 2008; Anderson <i>et al.</i> , 2009; Amar <i>et al.</i> , 2011a; White <i>et al.</i> , 2014
		Survie	oiseaux		1	Etheridge <i>et al.</i> , 1997
	positif*	Abondance	oiseaux, mammifères		9	Tharme <i>et al.</i> , 2001; Stoate and Szczur, 2006; Fletcher <i>et al.</i> , 2010; Brown <i>et al.</i> , 2013; Ramchunder <i>et al.</i> , 2013; Reynolds <i>et al.</i> , 2010; Douglas <i>et al.</i> , 2014; Estrada <i>et al.</i> , 2015; Aebischer <i>et al.</i> , 2016
		Succès de reproduction	oiseaux		7	Parr (1993); Stoate and Szczur, 2006; White <i>et al.</i> , 2008; Fletcher <i>et al.</i> , 2010; Baines and Richardson, 2013; Douglas <i>et al.</i> , 2014; White <i>et al.</i> , 2014
	neutre	Abondance	oiseaux		3	Parr, 1993; Fletcher <i>et al.</i> , 2010; Aebischer <i>et al.</i> , 2016
		Diversité	oiseaux		1	Newey <i>et al.</i> , 2016
Succès de reproduction		oiseaux		4	Parr, 1993; Green and Etheridge, 1999; Whitfield <i>et al.</i> , 2008; White <i>et al.</i> , 2014	
Approvisionnement en nourriture et eau	négatif*	Abondance	oiseaux		1	Aebischer <i>et al.</i> , 2016
	positif*	Abondance	oiseaux		1	Estrada <i>et al.</i> , 2015
	neutre	Abondance	oiseaux		1	Aebischer <i>et al.</i> , 2016
Lâcher d'animaux d'élevage pour la chasse	négatif*	Diversité	plantes		3	Sage <i>et al.</i> , 2005b; Sage <i>et al.</i> , 2009; Neumann <i>et al.</i> , 2015
	positif*	Abondance	oiseaux, invertébrés		2	Draycott <i>et al.</i> , 2008; Neumann <i>et al.</i> , 2015
		Diversité	plantes		1	Sage <i>et al.</i> , 2009
	neutre	Abondance	invertébrés, oiseaux		4	Draycott <i>et al.</i> , 2008; Draycott <i>et al.</i> , 2012; Callegari <i>et al.</i> , 2014; Neumann <i>et al.</i> , 2015
		Diversité	plantes, oiseaux, invertébrés		3	Draycott <i>et al.</i> , 2008; Sage <i>et al.</i> , 2009; Neumann <i>et al.</i> , 2015
Survie		invertébrés		1	Clarke and Robertson, 1993	

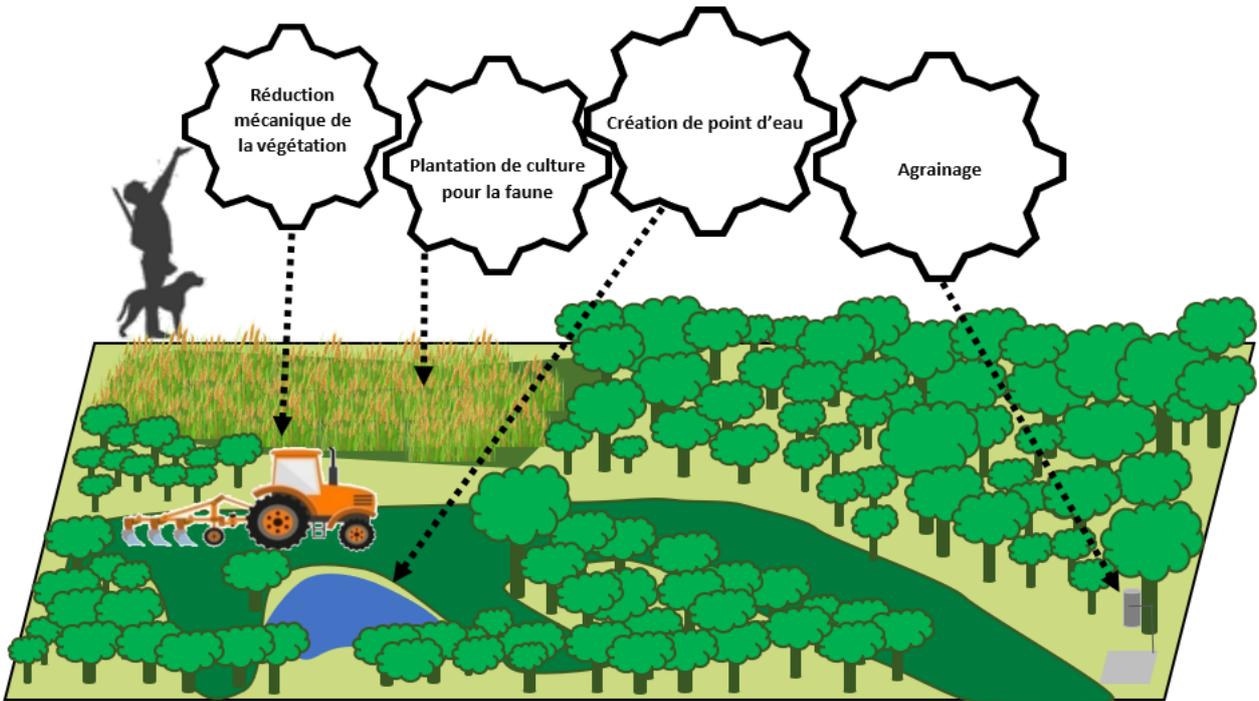


Figure 4. — Exemples des pratiques de gestion des habitats en faveur des espèces de petit gibier les plus courantes en région méditerranéenne et mises en œuvre par les chasseurs. (N. Froustey, IMPCF).

Les actions de gestion sont nombreuses et provoquent des régimes de perturbations variables (Arroyo et Beja, 2002). Elles concernent en majorité des études portées en Grande Bretagne, souvent par le *Game Wildlife Conservation Trust* (GWCT) pour la gestion des habitats agricoles des espèces de galliformes. Dans la péninsule ibérique, il existe quelques études qui décrivent les conséquences d'une ou plusieurs gestions des milieux sur une espèce cible de petit gibier (e.g. Borralho *et al.*, 1998 ; Casas et Vinuela, 2010 ; Diaz-Fernandez *et al.*, 2013 ; Armenteros *et al.*, 2015a, 2015b) et parfois en tenant compte des communautés d'espèces utilisatrices non-cibles (Gaudioso-Lacasa *et al.*, 2010 ; Caro *et al.*, 2015 ; Estrada *et al.*, 2015).

Finalement, les conséquences écologiques d'un type de gestion dépendent directement de la manière dont il est pratiqué et conçu. Si la gestion des milieux est effectuée de manière i) *durable* sur une emprise spatio-temporelle permanente dans le paysage ; ii) *responsable* en tenant compte des enjeux de conservation multi-échelles ; iii) *reproductible* et peu coûteuse, elle peut alors contribuer à la conservation des habitats et des espèces, en particulier dans les zones rurales où les activités agricoles imitent fortement des process ancestraux et traditionnels, et dont les vertus et les bienfaits écologiques sont reconnus pour les espèces

adaptées à un régime de perturbation naturel (O'Meara *et al.*, 1981 ; Arroyo et Beja, 2002 ; Radke *et al.*, 2008 ; Brotons *et al.*, 2018).

### 3.3.2. Effet des cultures pour la faune

Dans un langage purement cynégétique, les cultures pour la faune sont de petites parcelles semées sans intérêt économique et sans produits phytosanitaires qui servent d'abord de lieu de quiétude aux espèces animales chassables telles que les Perdrix rouges, les Lapins de garenne ou les Faisans de colchide (*Phasianus colchicus*). Dans la littérature, les effets de ce type d'aménagement sont souvent mesurés sur la réponse des communautés d'oiseaux. Par exemple, les travaux de Mustin et collaborateurs en 2018 ont montré que les effets des cultures semées en milieux agricoles pour la faune apportaient 28 effets positifs significatifs sur le succès de reproduction, la diversité et l'abondance des espèces d'oiseaux non-cibles (Tableau 1b). Dans l'arc méditerranéen, seules quelques études techniques documentent les effets de ce mode gestion sur la faune. Par exemple, dans le sud-est de la France, un fort intérêt a été constaté pour le petit gibier et plus largement pour la faune sauvage dès lors qu'un minimum de 1% de la surface du territoire était aménagé en cultures (Ponce-Boutin *et al.*, 2002, 2006). Il convient de rester prudent sur les effets négatifs éventuels des cultures pour la faune souvent mal identifiés dans la littérature : il est par exemple possible que ce mode de gestion participe involontairement à l'accoutumance des espèces non-cibles à des habitats artificiels, ouvrant ainsi la voie vers des dégénérescences adaptatives face aux perturbations (fragmentation des paysages, incendies, etc.).

### 3.3.3. Effet du débroussaillage de la végétation

Les méthodes de débroussaillage des milieux sont fréquemment utilisées en région méditerranéenne, surtout pour la lutte contre les incendies (loi n° 2001-602 du 9 juillet 2001). De plus, les zones embroussaillées sont souvent considérées comme de vastes espaces abandonnés occasionnant de fortes contraintes écologiques (pertes d'habitats, de diversité, de discontinuités, etc.) pour la conservation de la biodiversité.

En France, les itinéraires techniques sont bien documentés : *e.g.* le broyage mécanique, le brûlage dirigé, le pâturage, le traitement chimique et le dessouchage. Leurs fonctions dépendent clairement des objectifs de gestion (protection contre les incendies, enjeux de

conservation des espèces, du paysage, etc.) et *in situ* des principales caractéristiques édaphiques de l'espace visé (sol, topographie, densité arborée, type de végétation) et des peuplements. Par la réouverture des milieux, toutes ces techniques contribuent directement au rétablissement d'un paysage plus diversifié et ouvert, plutôt favorable à court et moyen terme au développement de populations d'espèces de petit gibier (Arroyo et Beja, 2002). Toutefois ces interventions donnent lieu à de nombreux débats car elles peuvent aussi occasionner des perturbations irréversibles sur la végétation et la faune (Legrand *et al.*, 1994).

En région méditerranéenne, après l'usage du feu, l'emploi combiné du broyage mécanique et du pâturage extensif dirigé reste la méthode de génie écologique la plus fréquemment utilisée pour la restauration d'espaces favorables aux espèces de petit gibier (Ricci, 1995 ; Étienne et Rigolot, 2004 ; Ricci, 2016). Cette gestion reste exclusivement forestière et des bandes ligneuses sont régulièrement entretenues de façon mécanique, sur des saignées de tailles variables et interconnectées dans la végétation. Sur le long terme, l'entretien est souvent partagé avec une exploitation d'élevage qui fait progressivement pâturer son troupeau en dirigeant les têtes sur de grandes saignées alvéolaires semées de plantes fourragères et légumineuses appétentes (*Dactylis glomerata*, *Vicia faba*, *Melilotus alba*, etc.). Bien que coûteuse, cette technique a l'avantage d'exercer de la concurrence des sursemis sur la repousse arbustive (Legrand *et al.*, 1994). De plus, l'effet combiné broyage mécanique-pâturage permet un allongement progressif des interventions entre les débroussailllements. Les études d'impacts évaluant ce mode de gestion ne dépassent pas le cadre expérimental et suscitent peu l'intérêt des scientifiques. Pourtant, il existe des effets positifs sur la biodiversité car le débroussaillage participe au retour d'espèces sensibles et associées aux mosaïques de milieux semi-ouverts à ouverts, comme en témoignaient les paysages d'antan (Verdù *et al.*, 2000).

#### 3.3.4. Effet d'un apport en eau et en céréales

Suivant les régions, l'apport en eau et en céréales est pratiqué toute l'année ou sur des périodes plus courtes pour aider les espèces à surmonter les périodes de sécheresse ou de grand froid. Cette pratique vise aussi à maintenir des densités de populations d'espèces de petit gibier suffisamment abondantes pour la chasse. Dans la mesure où ces pratiques ont des effets positifs sur une gamme d'espèces (Borrallho *et al.*, 1998 ; Hinsley *et al.*, 1999 ; Stoate et Szczur,

2001 ; Siriwardena *et al.*, 2008 ; Aebischer *et al.*, 2016), elles peuvent également avoir des effets négatifs en concentrant ces espèces autour des « agrainoirs » et des points d'eau, augmentant ainsi le risque de transfert de maladies contagieuses (*e.g.* la grippe aviaire) et de prédation (Pennycott *et al.*, 1998 ; Arroyo et Beja, 2002 ; Beja *et al.*, 2009). Pourtant, plusieurs travaux démontrent le contraire et signalent que les aménagements de type abreuvoirs ou points d'eau ne présentent pas nécessairement un risque élevé de prédation (Destefano, Schmidt et De Vos, 2000 ; Krausman *et al.*, 2006 ; Gaudioso-Lacasa *et al.*, 2010).

Globalement, il est prouvé qu'un large éventail d'espèces protégées utilisent les points d'eau et les points d'agraine artificiels (Krausman *et al.*, 2006 ; Sánchez-García *et al.*, 2015 ; Fruitet *et al.*, 2017 ; Sage *et al.*, 2020 ; Armenteros *et al.*, 2021), y compris des espèces en déclin, bien que l'utilisation par les espèces protégées puisse être moins fréquente que par le gibier (Gaudioso-Lacasa *et al.*, 2010). En Arizona, des chauves-souris indigènes, des mammifères prédateurs et des Rongeurs ont été observés à proximité des abreuvoirs plus souvent que les espèces de gibier pour lesquelles ils ont été conçus (O'Brien *et al.*, 2006). Dans le nord de l'Espagne, Gaudioso-Lacasa *et al.*, (2010) ont observé que les passereaux utilisaient régulièrement des abreuvoirs conçus pour les Perdrix rouges. De plus dans ces régions semi-arides, l'apport d'alimentation en nature a été associé à une plus grande abondance de rapaces et d'oiseaux nichant au sol et à une meilleure survie de l'avifaune granivore (Caro *et al.*, 2015).

Finalement, les effets d'un apport alimentaire et en eau sur la faune sauvage restent globalement controversés et semblent relever du cas par cas puisque quelques auteurs comme Siriwardena *et al.*, (2008) suggèrent des effets positifs sur l'abondance des oiseaux steppiques granivores dans le centre de l'Espagne, alors que les travaux de Aebischer *et al.*, (2016) décèlent des effets négatifs sur l'abondance de plusieurs espèces d'oiseaux protégés et dont la conservation est préoccupante dans les terres agricoles de Grande-Bretagne.

### **Synthèse III. — Chasse et restauration des milieux, un pas vers la reconquête de la biodiversité ?**

Pour accéder au dialogue environnemental et bénéficier de certaines prérogatives, les Fédérations des chasseurs sont agréées au titre de la protection de l'environnement en application de l'article L. 141-1 du code de l'environnement. L'Etat reconnaît donc officiellement les compétences et le potentiel des chasseurs, acteurs incontournables dans la gestion de la biodiversité et des écosystèmes associés. Aujourd'hui, l'image de la chasse prône une identité écologiste mal comprise. Le XXI<sup>ème</sup> siècle marque l'avènement de nombreux tournants et des innovations en faveur de la biodiversité. Le rôle des chasseurs dans la préservation de l'environnement, aux côtés des défenseurs de la nature et des écologues de terrain, n'a jamais été aussi déterminant. Les efforts alloués à un catalogue d'actions témoignent de la diversité de leurs compétences de terrain. En outre, cette volonté de gérer pour mieux préserver est une preuve d'abnégation et dépasse la dimension du chasseur-cueilleur d'antan. Or, l'abandon généralisé des activités agricoles dans de nombreuses régions du sud de la France témoigne actuellement du déficit d'accueil des milieux naturels pour la biodiversité, incluant les espèces de petit gibier.

L'essor des techniques de gestion sur les milieux à des fins cynégétique et de conservation de la biodiversité n'ont pas été suffisamment documentées. De même, les conséquences écologiques par la manipulation des milieux sur les espèces non-cibles sont mal connues. Aujourd'hui les gestionnaires des milieux à des fins cynégétiques souhaiteraient acquérir de nouvelles méthodes et des stratégies de gestion pour restaurer des écosystèmes aptes à accueillir des populations naturelles et durables de petit gibier en limitant les contraintes écologiques sur les espèces non-cibles.

\*

\*       \*

## 4. Regards croisés sur le bassin méditerranéen

### 4.1. Particularités biogéographiques vecteur de diversité

Le bassin méditerranéen<sup>8</sup> au sens biogéographique s'étend d'ouest en est du Portugal à la Jordanie et de la France au Maroc (Figure 5). Il inclut les îles et archipels atlantiques des Açores, des Canaries et du Cap Vert.



Figure 5. — Délimitation spatiale approximative du bassin méditerranéen au sens biogéographique. D'après les travaux de Médail et Quézel, 1997.

L'histoire et la complexité géologique, géomorphologique, pédologique, et surtout bioclimatique de cette écorégion, expliquent la diversité de structure, de composition en espèces, ainsi que le fonctionnement des écosystèmes terrestres méditerranéens (Derneži, 2010 ; Valavanidis et Vlachogianni, 2011). Son climat est caractérisé par des étés chauds et secs et des hivers doux et pluvieux. L'imprévisibilité des sécheresses estivales au cours de l'année, souvent démesurées avec le changement climatique (intensité, longévité), influence

<sup>8</sup> **Le bassin méditerranéen** — il couvre une surface de 2 085 292 km<sup>2</sup>. Il englobe plus de 90% de la Grèce, du Liban et du Portugal, auquel s'ajoute 2.1% de la France, 13.3% de l'Algérie et 4.3% de la Libye (Blondel et Aronson, 1999).

directement les stocks d'eau dont les plantes et les animaux ont besoin, ainsi que le fonctionnement des sociétés humaines (Noy-Meir, 1973 ; Vallejo *et al.*, 1999). Ces variabilités climatiques et météorologiques ont favorisé l'évolution d'un grand nombre d'espèces adaptées à des conditions bioclimatiques différentes. Elles ont aussi façonné les devenirs et l'évolution des civilisations humaines au fil du temps.

À l'origine de l'Ancien Monde, le bassin méditerranéen est une zone géographique de collision entre deux plaques tectoniques, responsable de la formation de montagnes, de vallées et de plaines côtières. Cette géomorphologie complexe a favorisé la diversification de l'environnement et la co-existence de microclimats. En effet, la combinaison d'une grande diversité de conditions physiques confère aux paysages méditerranéens une importante originalité des habitats, ouvrant la voie à de nombreuses possibilités d'évolution de la biodiversité au cours de l'histoire. Blondel et Aronso (1999) expliquent que l'environnement physique et le climat méditerranéen ont radicalement changé depuis le Mésozoïque (-252 à -66,0 Ma) sous l'effet de nombreuses perturbations abiotiques. Plus récemment, les fontes progressives du dernier épisode glaciaire de Würm ont entraîné des modifications climatiques successives et prolongées sur la composition biologique des différentes écorégions du bassin méditerranéen. Les cycles naturels et climatiques ont créé des opportunités de migration pour les espèces colonisatrices, entraînant des processus dynamiques de spéciation. Les caractéristiques environnementales des écosystèmes méditerranéens ont généré de forts gradients écologiques, expliquant les nombreux cas de différenciation, d'adaptation et d'endémisme chez les plantes et les animaux (Blondel *et al.*, 2010). En conséquence, les espèces souvent très spécialisées ont évolué pour s'adapter aux conditions particulières des régions du bassin méditerranéen.

#### 4.2. De la garrigue et des hommes

Le bassin méditerranéen a connu depuis la dernière glaciation, un important développement des activités humaines et l'impact de ces dernières a marqué autant les écosystèmes que le paysage (Barbero *et al.*, 1988, Grove et Rackham, 2003). Les nombreux phénomènes physiques ont forcément conditionné la manière dont les activités et les civilisations ont évolué sur les espaces méditerranéens (Figure 6). En effet, les paysages

méditerranéens ont connu des perturbations abiotiques et climatiques, auxquelles s'ajoutent l'essor et le déclin des civilisations humaines et de leurs activités (Marty *et al.*, 2003 ; Mercuri et Sadori, 2014 ; Brotons *et al.*, 2018).

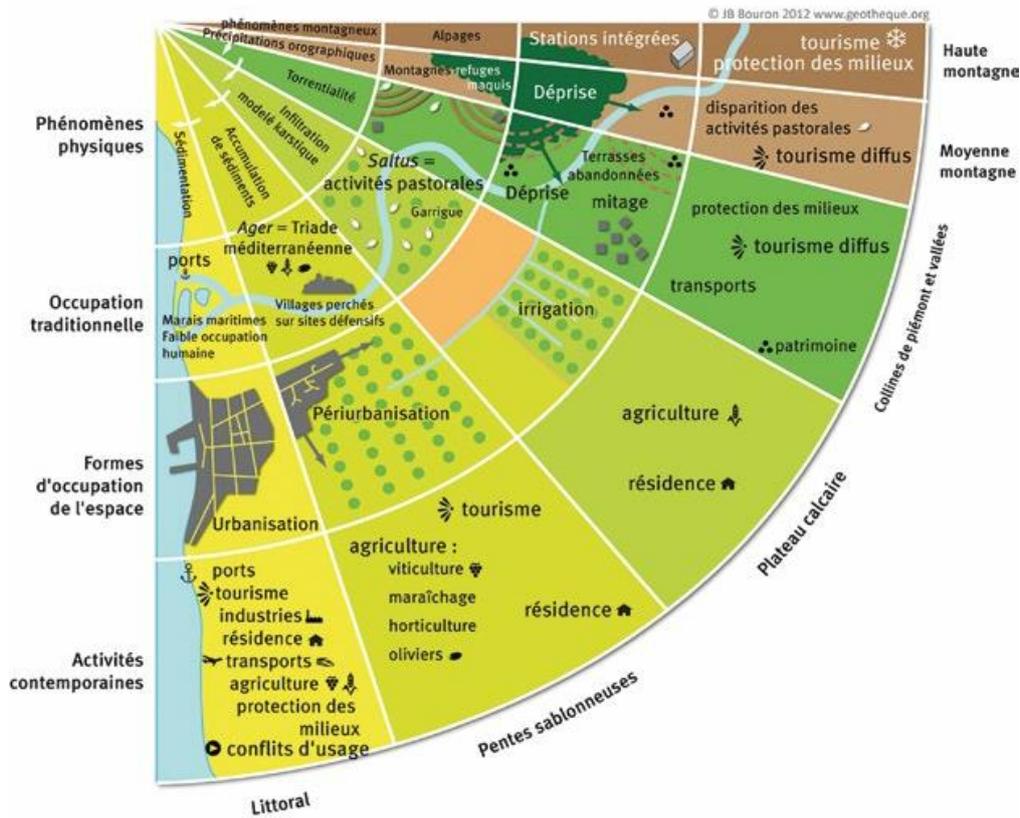


Figure 6. — Organisation des espaces méditerranéens. D'après la synthèse de Jean Benoît Bouron : l'organisation des espaces méditerranéens en France.

Le Néolithique est la période la plus marquante de l'impact de l'Homme sur le paysage méditerranéen et la biocénose associée (Tucker et Evans, 1997). Au fil de l'Histoire, de nombreux animaux et plantes ont eu le temps de s'adapter aux activités humaines (Naveh, 1991). Historiquement, les garrigues méditerranéennes ont été progressivement brûlées, puis exploitées par l'Homme pour parvenir à l'autosuffisance alimentaire (Blondel *et al.*, 2010). Le développement d'activités agricoles et pastorales a entraîné des répercussions durables sur le fonctionnement des écosystèmes méditerranéens. Ainsi, la longévité des altérations successives liées aux activités de l'Homme sur les paysages méditerranéens a infligé des dégradations irréversibles sur les écosystèmes naturels primitifs. Ces perturbations font partie

de l'héritage culturel, économique des paysages méditerranéens contemporains et de leurs habitats (Brotons *et al.*, 2018).

Depuis le Néolithique, les civilisations méditerranéennes ont traditionnellement exploité la garrigue, pratiqué l'élevage et cultivé des terres spécifiques en fonction des conditions microclimatiques et édaphiques les plus favorables à chaque activité. Durant plusieurs siècles, les humains ont façonné et entretenu un écosystème semi-naturel à deux ou plusieurs niveaux d'exploitation. *Les dehesas* ou le système d'exploitation *agro-sylvo-pastoral* longtemps pratiqué dans les villages et les terres environnantes ont modelé le paysage, de sorte que la diversité et l'abondance des écosystèmes méditerranéens sont la résultante d'une réponse évolutive aux perturbations humaines progressivement obtenues au fil des siècles (Figure 7). Ce système d'exploitation des écosystèmes méditerranéens fait un usage multiple et intégré des éléments du paysage allant des arbres à la strate herbacée. Les *dehesas* sont des zones boisées ouvertes et gérées artificiellement (Figure 7). Elles ont la vertu d'imiter les écosystèmes méditerranéens naturels et constituent ainsi des alternatives très attrayantes, tant du point de vue écologique qu'économique, par rapport à d'autres systèmes d'exploitation agricole.



Figure 7. — Illustration d'un paysage ancestral traditionnel cultivé dans les provinces méditerranéennes. D'après Bouchet *et al.*, 2013.

En conséquence des activités humaines au cours des millénaires, menées dans un climat saisonnier sec et imprévisible, les relations durables entre les écosystèmes et les pratiques agricoles sont aujourd'hui menacées. Dans la mesure où ces activités ont dégradé les écosystèmes dans certains cas (*i.e.* les défrichements accompagnés d'une érosion et perte de sols), elles ont contribué dans d'autres cas à créer des paysages culturels de grande valeur en termes de biodiversité.

#### 4.3. Biodiversité méditerranéenne et enjeux de conservation

Le bassin méditerranéen est le berceau d'une biodiversité exceptionnelle. Il est reconnu comme l'un des 36 points chauds de biodiversité sur le globe, avec une concentration impressionnante d'espèces endémiques et menacées (Medail et Quezel 1997, 1999 ; Myers *et al.*, 2000). Cette écorégion abrite plus de 25 000 espèces de plantes vasculaires, alors que l'Europe ne compte que 6 000 espèces végétales, en dehors des aires biogéographiques du bassin méditerranéen. Aussi, il existe une variété impressionnante d'animaux tels que les insectes, les oiseaux, les mammifères. Blondel et Aronson (1999) estiment la présence de 150 000 insectes environ (Baletto et Casale, 1991) auquel s'ajoute près de 360 espèces d'oiseaux (Covas et Blondel, 1998) et 200 espèces de mammifères (Cheylan, 1991) dans le bassin méditerranéen.

En France, les écosystèmes terrestres méditerranéens abritent environ 80% des espèces de la faune sauvage de l'Hexagone (Trouvilliez, 1994 ; Van Andel et Aronson, 2006), et le recensement de quarante-sept *Key Biodiversity Areas* (KBA) en justifie l'importante biodiversité qu'ils accueillent (Figure 8). Ces espaces sont définis comme « *des sites protégés qui contribuent de manière significative à la conservation mondiale de la biodiversité* » (Langhammer *et al.*, 2007). Au total, 1 110 sites couvrant plus de 40,7 millions d'hectares, soit environ 19,5% du *hotspot* méditerranéen, ont été identifiés comme des KBA.

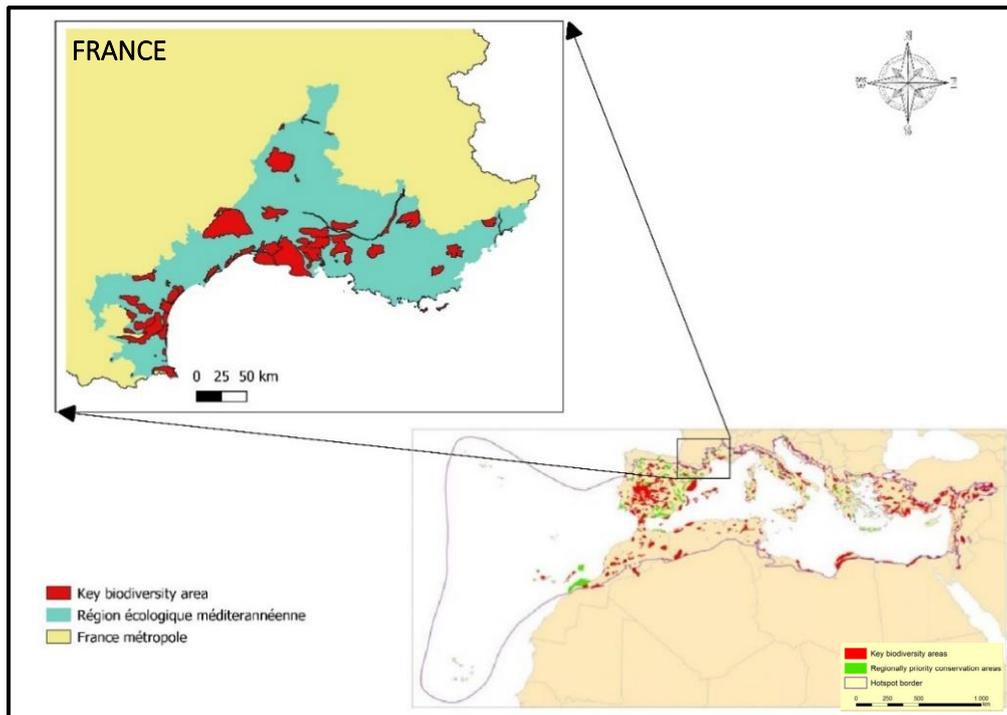


Figure 8. — Zones clés pour la biodiversité (Key Biodiversity Areas) et autres zones de conservation prioritaires dans le *hotspot* du bassin méditerranéen. Les données de la région écologique méditerranéenne française sont présentées. D’après les travaux de Derneği, D. 2010. (N. Froustey, IMPCF).

Or, aujourd’hui cette importante diversité biologique est l’une des plus menacées au monde (Underwood *et al.*, 2009). Les listes rouges nationales françaises montrent des résultats globalement alarmants sur les espèces endémiques de cette région, avec une diminution moyenne de 37% de l’abondance des vertébrés (Galewski *et al.*, 2021).

#### 4.4. Les menaces et les récents changements

Au cours des dernières années, les pays méditerranéens européens ont connu de nombreuses mutations liées à l’abandon des moyens de subsistance des ruraux, auquel s’ajoute l’extension des villes dans les zones côtières (Van Andel et Aronson, 2006). Ces changements récents ont eu de fortes répercussions écologiques sur les écosystèmes méditerranéens. L’abandon progressif de millions d’hectares de cultures traditionnelles, de pâturages extensifs et de la collecte de bois de feu est identifié comme l’un des principaux facteurs responsables de l’érosion de la biodiversité méditerranéenne (Tucker et Evans, 1997 ; Klausmeyer et Shaw, 2009 ; Brotons *et al.*, 2018). Aussi, il en résulte des enjeux de sécurité publique avec une

homogénéisation de vastes zones boisées et des peuplements de broussailles denses inflammables qui augmentent fortement les risques d'incendies (Pausas, 2004).

Au regard des nombreuses menaces pourtant bien identifiées, la mobilisation de la communauté scientifique et décisionnaire est essentielle pour définir des priorités de gestion de la biodiversité et des écosystèmes. Ces menaces anthropogènes forment un cocktail de perturbations qui affectent lourdement les propriétés fonctionnelles des écosystèmes. De plus, ces processus successifs de perturbations ne sont pas exclusifs et peuvent interagir de manière complexe et dynamique, aggravant les impacts sur la biodiversité. La conservation de la biodiversité en région méditerranéenne française nécessite donc une approche intégrée qui prenne en compte ces différents processus et les solutions possibles pour y faire face. Le succès de la préservation de ce *hotspot* dans les années à venir repose sur les sciences écologiques et la capacité à atteindre les objectifs de conservation tout en répondant aux besoins socio-économiques de l'Homme. L'intensification de l'agriculture en plaine et la déprise agricole sur les côteaux, qui s'ajoutent à l'expansion des zones urbaines sont des facteurs à prendre en compte dans les futurs programmes d'aménagement des territoires et de conservation de la biodiversité (Underwood *et al.*, 2009 ; Vié *et al.*, 2009).

#### 4.5. Conservation et restaurations écologiques des paysages méditerranéens

Réfléchir sur les moyens à mettre à œuvre pour mieux gérer la biodiversité est un défi auquel les décideurs doivent activement prendre part. Le besoin de développer des stratégies de conservation et de politique, sous l'œil avisé des ONG et acteurs territoriaux, converge nécessairement vers la construction d'un vaste réseau d'aires protégées, *e.g.* de parcs nationaux, de réserves naturelles (Geldmann *et al.*, 2013 ; Cherrier *et al.*, 2021 ; Suarez *et al.*, 2023). Dans le biome méditerranéen, l'adoption d'une approche de planification concertée, axée sur la conservation, a permis d'identifier des zones prioritaires à protéger à l'échelle internationale pour la préservation de la biodiversité (Figure 8 ; Eken *et al.*, 2004 ; Derneği, 2010).

Dans de nombreux systèmes méditerranéens et en raison des impacts humains importants et de longue date, la simple protection (*i.e.* la mise sous cloche d'un espace, l'application de réglementations, etc.) d'une zone géographique n'est pas suffisante pour préserver la biodiversité. Dans les situations où plusieurs seuils de basculement écologique ont été franchi,

les processus de perturbations ne peuvent être inversés spontanément. Le fonctionnement et la pérennité des écosystèmes ne peuvent être rétablis que par une intervention humaine sous la forme d'actions de restauration. Ainsi, la remise en état des écosystèmes méditerranéens repose sur un processus de réparation, de réhabilitation ou de restauration des propriétés fonctionnelles des écosystèmes tout en accordant un intérêt aux questions éco-socio-systémiques, dans un souci de préservation de la biodiversité. En raison de l'historicité pluriséculaire des activités humaines de la région méditerranéenne, la restauration des écosystèmes suit nécessairement des trajectoires de remise en état orientée vers le paysage (Aronson *et al.*, 1998). Dans cette thèse, nous partons de l'idée que la gestion de la végétation des garrigues fournit un cadre expérimental de préservation des écosystèmes méditerranéens semi-naturels ouverts dans lesquels le potentiel d'accueil de la biodiversité peut être maximisé. Les programmes de restauration des milieux dans les paysages ne doivent pas être sous-estimés dans le contexte actuel de fermeture progressif des espaces naturels (Naveh 1991, Farina, 2000).

#### Synthèse IV. — Combattre l’effondrement de la biodiversité par la restauration des écosystèmes.

La gestion de la biodiversité est au cœur des préoccupations sociétales car elle est aujourd’hui un patrimoine universel menacé. La biodiversité est largement considérée comme un indicateur clé de l’état de santé de notre planète en raison de ses multiples fonctions écologiques, qui incluent la fonctionnalité, la structure et la composition des écosystèmes, et de ses interactions constantes avec l’Homme et ses activités.

Aujourd’hui, il existe une grande diversité de méthodes et d’approches prospectives pour guider les décideurs à élaborer des mesures de gestion favorables à la conservation de la biodiversité. Le bassin méditerranéen est un bon exemple d’étude car il présente une biodiversité d’exception qui, actuellement est très menacée par les activités humaines et le changement climatique. Pour les acteurs du monde de la chasse, la gestion des espèces gibier et de la biodiversité sont indissociables. La perception écologique des chasseurs a évolué au fil des générations, tout comme celle des conservationnistes et des écologues sur la gestion de la chasse et les services multiples qu’elle peut apporter en termes de gestion des territoires et de préservation de la biodiversité.

\*

\* \*

## 5. Objectifs de la thèse

Comme évoqué précédemment, l'effondrement de la biodiversité est un phénomène d'actualité généralisé. La biocénose est progressivement confrontée à de nouvelles pressions anthropiques, dont les dimensions et les perceptions peuvent largement dépasser notre cadre d'analyse. Partout en Europe, il existe de nombreuses preuves du déclin des espèces de petit gibier dans les campagnes, sous l'effet du changement rapide d'utilisation des terres et des activités humaines (Smith *et al.*, 2004; Delibes-Mateos *et al.*, 2009). Il est aussi reconnu que la disparition des activités traditionnelles impliquées dans le façonnage des paysages a entraîné des changements dans l'hétérogénéité de l'habitat et l'assemblage des espèces. Sur le plan de la conservation, la gestion des milieux agricoles traditionnels et périphériques devient un enjeu de priorité car les populations de petit gibier s'effondrent et la simple gestion adaptative du prélèvement des espèces n'est pas suffisante pour assurer leur pérennité.

Nous pensons que la perte de la gestion traditionnelle de la garrigue et des habitats associés peut être l'un des principaux facteurs expliquant le déclin en cascade des espèces les plus caractéristiques, incluant les espèces de petit gibier. Encore aujourd'hui, les efforts de gestion des milieux exercés par les gestionnaires à des fins cynégétiques sur l'habitat peuvent être associés à la reconquête partielle de ce patrimoine et de la biodiversité. En effet, il existe comme partout en Europe, une large série de mesures pour gérer les milieux en faveur des populations de petit gibier et il convient de vérifier leur compatibilité avec la conservation de la biodiversité. La littérature actuelle, agrémentée par de récentes études, témoigne de nombreuses controverses sur les effets de ces actions sur les espèces non-cibles (Tableau 1 ; Gallo et Pejchar, 2016 ; Mustin *et al.*, 2018). Il est évident que l'évaluation des conséquences écologiques induite par la gestion des habitats sur la biodiversité est complexe. D'une part, parce que les relations entre l'habitat et les communautés végétales et fauniques sont dynamiques. D'autre part, parce que l'effet global d'un ou plusieurs modes de gestion des milieux sur les communautés d'espèces dépendra directement de la nature même de ces mesures de gestion dans l'habitat originel. Dans plusieurs travaux, les auteurs considèrent que de nouvelles recherches scientifiques plus approfondies sur les pratiques de gestion des milieux pour le gibier pourraient offrir de plus grands avantages aux espèces chassées et aux espèces non-cibles (Martínez *et al.*, 2002 ; Gallo et Pejchar, 2016). Nos travaux de recherche s'inscrivent

dans une démarche d'acquisition de nouvelles connaissances, dans le but *d'évaluer et de quantifier les effets des aménagements des milieux soutenus par les Fédérations des chasseurs en faveur de la petite faune gibier sédentaire de plaine sur la biodiversité ordinaire et remarquable en région méditerranéenne française.*

Nous avons développé un cadre scientifique expérimental pour mesurer l'impact induit par la gestion des milieux de garrigues pour la chasse, sur une gamme d'espèces indicatrices dans une partie de la région méditerranéenne française. Sur la base de critères écologiques et d'une recherche systématique, plusieurs groupes taxonomiques indirectement tributaires de l'effet des aménagements ont été sélectionnés. Notre premier objectif était d'ordre méthodologique. À partir des protocoles d'échantillonnage existants, nous avons adapté pour chaque groupe taxonomique cible une méthode d'inventaire standardisée en tenant compte des contraintes liées aux conditions d'échantillonnages et aux espèces (**Section B**). Pour une partie d'entre elles, de nouvelles techniques d'inventaires incluant l'utilisation d'outils modernes de la génétique à haut débit ont été testées (Pompanon *et al.*, 2011).

Évaluer la réponse des groupes taxonomiques indicateurs aux aménagements est un moyen de justifier l'enjeu de la gestion des milieux qui repose sur ces types d'actions à la conservation de la biodiversité. Dans ce travail, nous avons constitué un vaste échantillonnage de terrain en 2021 et 2022, en évaluant de manière comparative des groupes taxonomiques d'intérêt dans des zones de garrigues aménagées et non aménagées.

## 6. Modèles biologiques étudiés

Ce travail de diagnostic est proposé dans l'idée de vérifier l'intégrité écologique des actions de restauration à l'échelle des écosystèmes de garrigues, entre pertes et gains générés sur le niveau de biodiversité. Ainsi, les mesures de restauration des milieux prises dans les garrigues pour les espèces chassables offrent la possibilité de vérifier les effets induits par ces actions sur la biodiversité régionale. Nous ne pouvons soutenir l'idée que les aménagements fournissent seulement des répercussions positives sur l'intégralité de la biodiversité. En revanche, nous pouvons imaginer un réseau fonctionnel plus performant et résilient lorsque les aménagements des milieux privilégient la restauration d'un écosystème hétérogène. Nous

soutenons que le rôle des espèces est une composante fondamentale de la biodiversité (Walker, 1992 ; Chapin *et al.*, 1997) et il participe au bon fonctionnement des processus fonctionnels écosystémiques<sup>9</sup>. Ainsi, la présence d'un grand nombre d'espèces dans une communauté peut assurer le maintien d'une fonction écosystémique viable, même en présence de perturbation et de réduction de la biodiversité (Loreau, 2000 ; Hooper *et al.*, 2005 ; Loreau *et al.*, 2021). S'interroger sur le rôle de la diversité fonctionnelle, c'est aussi tenir compte de l'accomplissement des différentes fonctions nécessaires à la pérennité de l'écosystème. En ce sens, la diversité fonctionnelle peut prendre l'apparence d'un indicateur fidèle pour détecter l'effet positif de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes et les services qu'ils fournissent (Balvanera *et al.*, 2006 ; Díaz *et al.*, 2006).

L'aménagement des milieux en garrigue offre une étude de cas intéressante car la seule dimension de la diversité et de l'assemblage des espèces peut expliquer l'importance des actions de restauration des milieux au bon fonctionnement des écosystèmes, surtout lorsqu'il s'agit de maximiser la biodiversité, dans l'intérêt de la chasse mais aussi de la conservation.

Inventorier la biodiversité reviendrait à s'intéresser à toutes formes de vies, or il paraît davantage pertinent de résumer cette biodiversité sur la base de groupes d'espèces indicateurs des milieux. Les connaissances limitées de la biodiversité, en particulier dans les *hotspots* géographiques riches en espèces constituent un défi majeur pour la conservation. Pour cette étude, les paysages méditerranéens sont le support d'une cohorte d'êtres vivants riches mais fragiles. Nous pensons que l'adoption d'une approche fonctionnelle et multi-taxonomique est nécessaire dans la mesure où l'évaluation des critères d'aménagements est obtenue à partir d'une gamme adéquate de réponses suffisamment représentatives de l'unité fonctionnelle étudiée (Hammond, 1994 ; Hilty et Merenlender, 2000 ; Maes et Van Dyck, 2005). L'utilisation de bioindicateurs pluri-taxons, qui reflètent et traduisent facilement l'état de santé de l'environnement, peut représenter une approche d'évaluation précieuse pour la conservation de la biodiversité. En effet, la bioindication est une composante essentielle des stratégies de conservation qui permettent de répondre à de nombreuses menaces qui pèsent sur la biodiversité.

---

<sup>9</sup> **Fonction écosystémique** — Ensemble des processus qui régulent le flux d'énergie et de la matière dans l'environnement (*e.g.* Laureto *et al.*, 2015).

Dans cette thèse, nous avons examiné les conséquences écologiques des aménagements des habitats méditerranéens de garrigues, réalisés dans le but de favoriser les espèces chassées, sur quatre grands groupes taxonomiques qui ne sont pas directement ciblés par ces actions mais bien représentatifs de la biodiversité faunistique régionale remarquable et ordinaire : les espèces d'oiseaux nicheurs et migrateurs (**Chapitre I**), les espèces de chauves-souris (**Chapitre II**), les espèces de petits mammifères terrestres incluant les Mustélidés et Viverridé, les Eulipotyphles, les Rongeurs et les Soricomorphes (**Chapitre III**), et les macro-arthropodes terrestres et volants (**Chapitre IV**).

Ces taxons sont relativement bien étudiés à l'échelle des paysages. Ils peuvent être utilisés pour générer des indicateurs de biodiversité fiables autant pour les écosystèmes forestiers que pour les agroécosystèmes. Aussi, une majorité des espèces incluses dans les groupes taxonomiques d'intérêt de cette étude jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes, et nombre d'entre elles rendent aux humains des services (Leemans et De Groot, 2003). Dans les garrigues, chaque espèce occupe une place hiérarchique dans les différents niveaux des réseaux trophiques (Figure 9). Les macro-arthropodes terrestres sont à la base des échanges trophiques. Les oiseaux, les chauves-souris et les petits mammifères sont des acteurs fonctionnels de régulation d'invertébrés. Les nombreuses interactions trophiques générées participent aux flux d'énergies et de matière nécessaires à la pérennité fonctionnelle écosystémique. Leur présence et leur diversité contribuent au maintien de l'équilibre et de la stabilité de l'écosystème. En conséquence, cela signifie qu'il faut tenter de maintenir durablement des réseaux trophiques performants et fonctionnels pour soutenir la biodiversité.

Le choix des groupes taxonomiques retenus dans cette étude repose sur trois critères ; (i) l'intérêt des espèces pour leur rareté et leur conservation à l'échelle nationale et régionale renseigné dans les documents réglementaires, (ii) les sensibilités aux perturbations des milieux susceptibles de fournir une information anticipée de changement, (iii) la prévisibilité des espèces dans leur habitat et leur rôle fonctionnel dans les équilibres écosystémiques (espèce parapluie, clé de voûte, espèce ingénieur, etc.). Les effets des habitats aménagés sur les groupes taxonomiques indicateurs sont mesurés individuellement dans ce travail car nous suggérons des réponses différentes entre les groupes taxonomiques, même s'ils bâtissent à eux tous des composantes fonctionnelles significatives de la biodiversité.

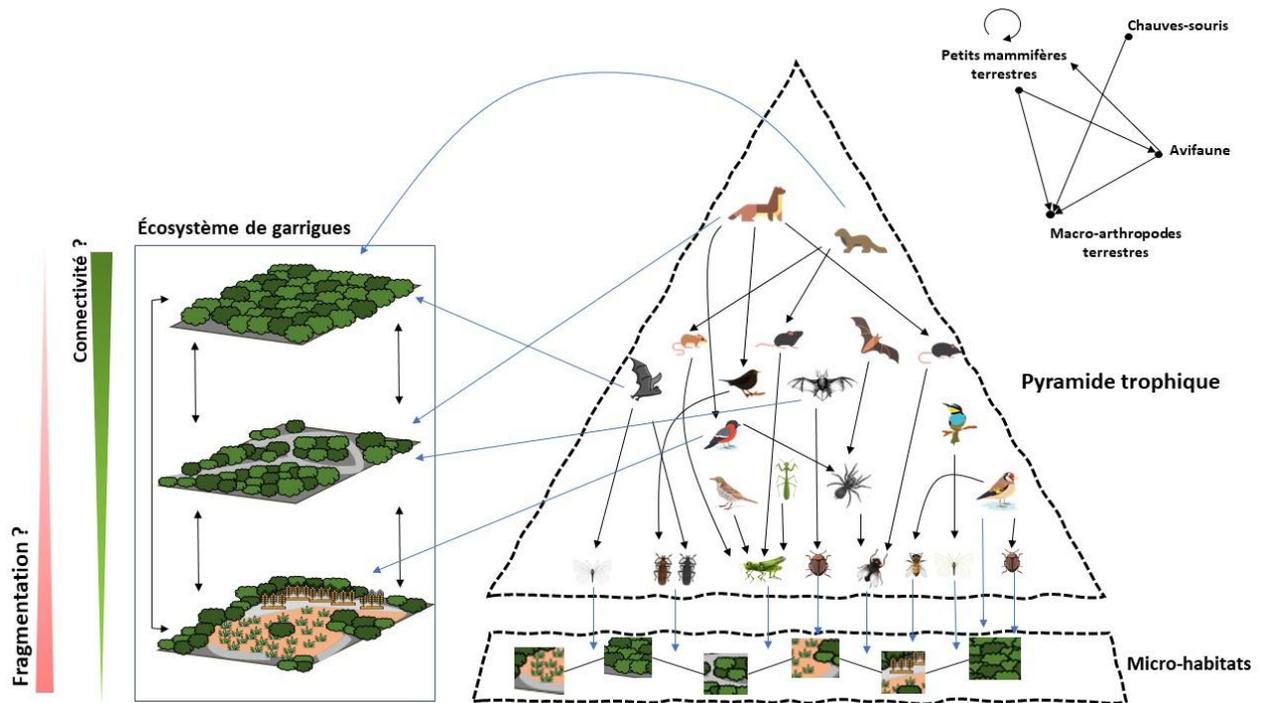


Figure 9. – Schéma représentant les interactions dynamiques et fonctionnelles entre les quatre groupes taxonomiques clés, à différents niveaux trophiques, dans les écosystèmes méditerranéens de garrigues. Le sens de la flèche désigne un hôte mangé par un prédateur. Les flèches bleues indiquent l'association entre un taxon spécifique et une matrice de végétation propice à son établissement. Les flèches à double sens représentent les liens fonctionnels tels que la fragmentation et la connectivité des matrices de végétation dans le paysage. (N. Froustey, IMPCF).

## B. Terrains d'étude et méthodes

### 1. Approche comparative des milieux

Dans l'objectif de comparer la réponse d'une gamme d'espèces non-cibles à l'aménagement des milieux de garrigues en région méditerranéenne française, des inventaires ont été reproduits sur les trois sites (Figure 10). L'échantillonnage des espèces était organisé sur une emprise délimitée de soixante hectares par site : trente hectares en zone aménagée et trente hectares en zone non aménagée (Figure 10). En garrigue, les surfaces aménagées sont développées à titre expérimental par les chasseurs. Elles ne représentent que de faibles superficies de quelques dizaines d'hectares. De même, nous avons limité les inventaires aux moyens humains et logistiques dédiés à cette étude. Dans chaque site, la zone aménagée (ZA) et la zone non aménagée sont distantes de quelques kilomètres (Tableau 2). Chaque ZA ou ZNA a été subdivisée en une série de « stations » pour standardiser l'effort d'échantillonnage pour chaque inventaire.

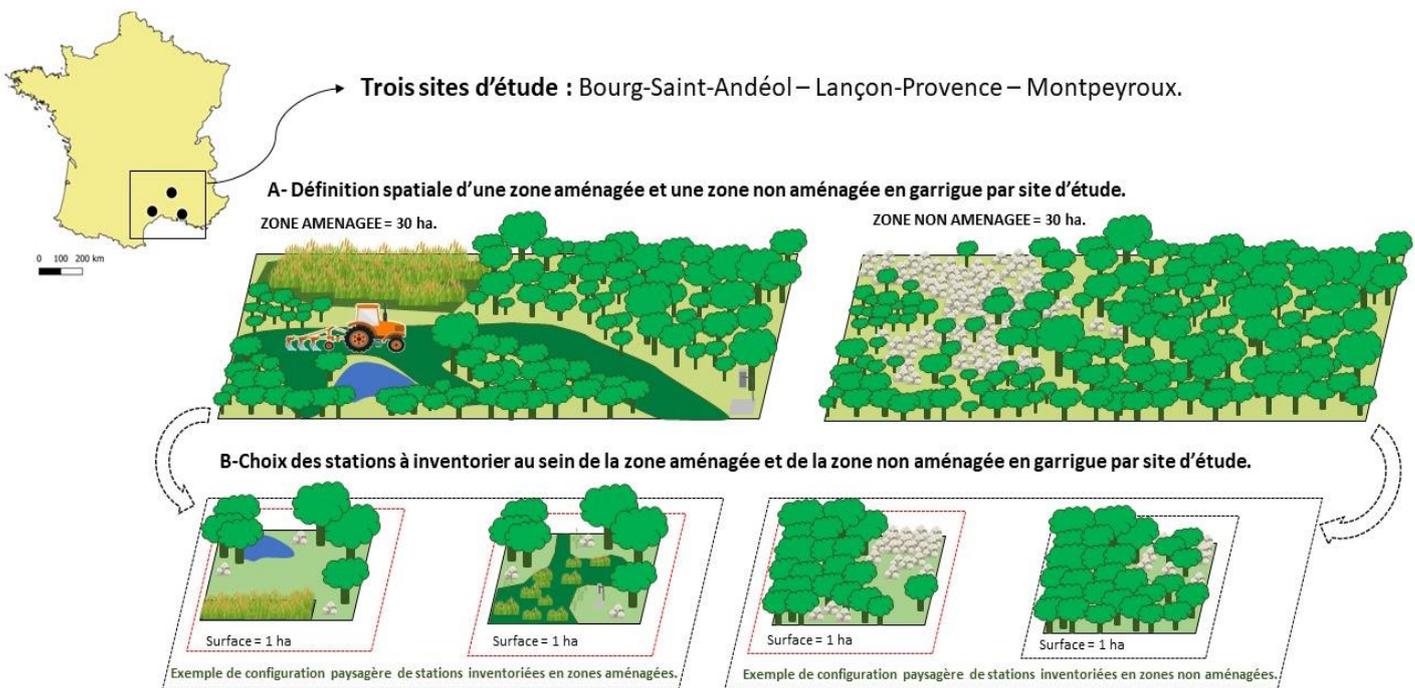


Figure 10. — Schéma simplifié de l'échantillonnage en garrigues des groupes taxonomique ciblés. Le principe repose sur l'application d'une succession d'inventaires, en adoptant une approche de comparaison simultanée des zones aménagées et des zones non aménagées. (N. Froustey, IMPCF).

## 2. Origines et spécificités des zones aménagées

L'augmentation des populations humaines avec les progrès de l'agriculture a conduit progressivement l'Homme à défricher les milieux disponibles pour façonner des terres exploitables et nécessaires à la production de denrées pour l'alimentation et l'élevage. L'identité des paysages méditerranéens résulte d'un lourd historique de l'impact des pratiques d'une agriculture traditionnelle sur l'ouverture et l'exploitation des milieux. Encore aujourd'hui, les anciens évoquent le rôle des paysages d'antan sur la biodiversité et notamment sur l'abondance des espèces, qu'elles soient chassables ou non. Actuellement, le changement d'usage des terres et l'abandon des surfaces agricoles met en péril cette identité patrimoniale et paysagère ainsi que les espèces inféodées à ce type de milieux. Les opportunités de restauration reposent donc sur la conception de trajectoires de rétablissement des paysages ancestraux.

Les zones aménagées sont exclusivement conçues, gérées et entretenues à des fins cynégétiques. Dans ces paysages restaurés, les gestionnaires ont veillé à préserver une connectivité écologique entre les différents aménagements pour (i) soutenir localement le développement de la petite faune gibier de plaine endémique des campagnes méditerranéennes : le Lapin de garenne et la Perdrix rouge ; (ii) reconquérir l'identité culturelle des territoires et la biodiversité patrimoniale et locale associée. Aujourd'hui, ces espaces de faibles dimensions sont caractérisés par quatre grandes modalités d'aménagements : les cultures pour la faune, les ouvertures en mosaïque, les points d'agraine et les points d'eau artificiels permanents (Figure 11).

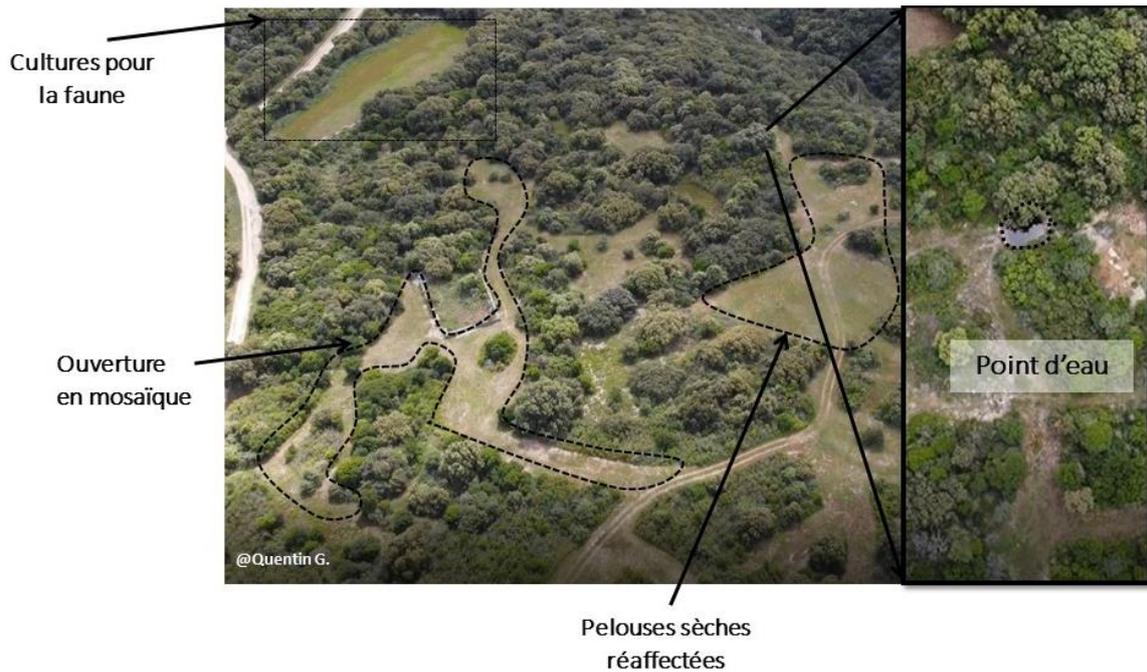


Figure 11. — Prise de vue acquise par drone dans la zone aménagée de Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France). Illustration des différentes modalités d'aménagements réalisées en milieu de garrigues par l'Association Communale de Chasse Agréée (ACCA) avec le soutien de la Fédération des chasseurs, (Q. Gaulé & N. Froustey, IMPCF).

- ❖ **CULTURES POUR LA FAUNE** — De petites zones boisées et fermées sont intentionnellement converties ou réhabilitées en cultures de composition variée non récoltées et mises à disposition de la faune sauvage (Figure 12a). Ces cultures sont généralement mises en place dans des zones caractérisées par un sol peu fertile et une végétation éparse (*e.g.* Borralho *et al.*, 2000). Le sol des parcelles est travaillé et retourné avant d'être ensemencé d'espèces végétales appétentes ou de couvert (Figure 12b). L'assemblage florale est composée en partie ou en totalité de blé d'hiver, de Fétuque élevée (*Festuca arundinacea*), de Fétuque des prés (*Festuca pratensis*), de Dactyle pelotonné (*Dactylis glomerata*), de Fétuque rouge (*Festuca rubra*), de Lupin blanc (*Lupinus albus*), de Luzerne cultivée (*Medicago sativa*), de Sainfoin (*Onobrychis* sp.), de Ray-grass (*Lolium perenne*), de Trèfle souterrain (*Trifolium subterraneum*), dont l'application culturale respecte les processus naturels d'exploitation — pas d'intrants chimiques, ni de traitements phytosanitaires — favorisant ainsi la culture biodynamique.



Figure 12. — Cultures de céréales pour la faune sauvage dans les garrigues françaises. (a) Petite parcelle cultivée en garrigue dans la zone aménagée à Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France), (b) Préparation du sol avant le semis d'une culture pour la faune. (N. Froustey, IMPCF).

- ❖ **OUVERTURE EN MOSAÏQUE AU MOYEN D'ENGIN MECANIQUE** — L'uniformité du paysage est rompue par le gyrobroyage mécanique (Figure 13). Cette technique de gestion aux moyens d'engins thermiques crée des îlots de végétation et restaure un paysage en mosaïque semi-ouvert. Il existe plusieurs scénarii de réouverture en mosaïque selon les finalités écologiques attendues. Parfois, l'étrépage du sol est exercé pour favoriser l'installation d'espèces végétales pionnières dont le but ultime est de lutter contre le rejet des dominants chênes kermès. Les réouvertures de quelques hectares sont conduites pour former des réseaux de larges saignées dans les milieux embroussaillés et favoriser la restauration d'un schéma paysager structurel complexe et ouvert. Ce type d'aménagement peut restaurer l'emplacement de zones favorables à la reproduction d'espèces nicheuses au sol (Ricci *et al.*, 1990) et accroître les ressources en insectes nécessaires aux espèces insectivores dépendantes des milieux ouverts à semi-ouverts (Pibarot, 1998).

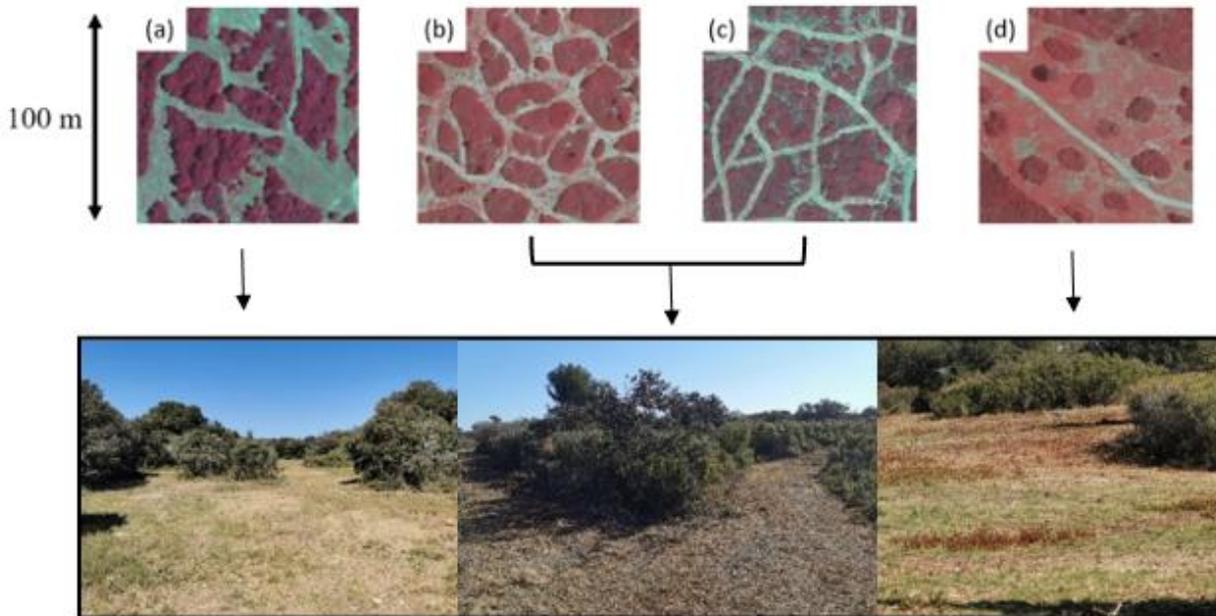


Figure 13. — Comparaisons des différents scénarii d'ouverture des milieux en mosaïque dans les garrigues méditerranéennes (France). (a) Prise de vue sur des ouvertures alvéolaires associées de proche en proche aux pelouses sèches (Ardèche, France) ; (b) Ouvertures alvéolaires démultipliant un réseau d'îlots concaves et circulaires (Bouches-du-Rhône & Hérault, France) ; (c) Ouvertures alvéolaires privilégiant de larges saignées linéaires dans la végétation (Hérault, France) ; (d) Dispositif de broyage de la végétation à des fins de lutte contre les risques d'incendies (Bouches-du-Rhône, France). Sources : orthophotographie IGN BD ORTHO HR 2021 ©. (M. Crétet & N. Froustey, IMPCF).

- ❖ **LES AGRAINOIRS FIXES** — Ces systèmes artisanaux de trémie d'alimentation sont construits à partir de matériaux de récupération (Figure 14). Ils sont régulièrement installés à proximité des emplacements stratégiques empruntés par la faune sauvage tels qu'une ouverture, un chemin ou une culture. Ces dispositifs annuels temporaires ont pour finalité de soutenir les besoins de la faune sauvage pendant les périodes critiques lorsque les ressources sont limitées (hivers rudes, printemps secs, etc.). Cette technique d'aménagement est de moins en moins pratiquée car elle nécessite un lourd entretien des dispositifs et représente un coût important en approvisionnement de céréales que les sociétés de chasse ne peuvent assumer seules.



Figure 14. — **Dispositifs d'agrainage fixés en garrigue.** (a) Agrainoir conçu avec des tuyaux PVC Ø60 et bétonné dans le sol. Le dispositif est renforcé par un engrillagement pour limiter l'accès aux sangliers. (Gard, France). (b) Dispositif qui inclut un point d'agrainage et d'abreuvement pour la petite faune gibier (Hérault, France). (N. Froustey, IMPCF).

- ❖ **LES POINTS D'EAU ARTIFICIELS PERMANENTS** — Ces dispositifs permanents prennent l'aspect d'emprises concaves de différentes tailles ( $\varnothing$  0,5-2,5m), renforcée par un support en béton armé pour assurer l'étanchéité du système (Figure 15). Chaque organisation de chasse locale se porte volontaire pour les entretenir au quotidien et toute l'année. Des apports d'eau sont régulièrement planifiés en période estivale, sinon chaque dispositif se remplit naturellement avec les précipitations.



Figure 15. — **Points d'eau artificiels permanents destinés à la faune sauvage (Hérault, France).** Ces aménagements sont maintenus à l'initiative bénévole des gestionnaires des territoires de chasse. (N. Froustey, IMPCF).

### 3. Présentation des territoires expérimentaux

Les trois sites retenus dans cette étude sont soumis au climat méditerranéen (Figure 16) caractérisé par des étés chauds et secs, des hivers doux (température annuelle moyenne de 15°C), avec des précipitations irrégulières automnales (700-1200 mm de précipitations annuelles), (Bagnouls et Gaussen, 1953 ; Emberger, 1966).

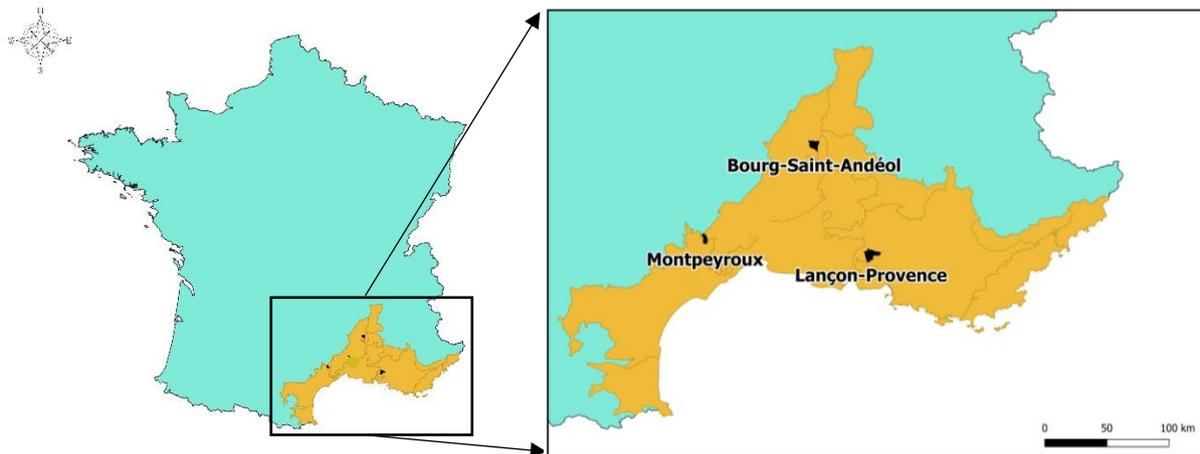


Figure 16. — Répartition spatiale des différents sites d'études au sein de la grande région écologique méditerranéenne (GRECO J en vert sur la carte). Source : Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN). (N. Froustey, IMPCF).

Ces trois sites d'étude, localisés à des latitudes différentes mais avec des caractéristiques bioclimatiques similaires, ont été choisis pour une comparaison de groupes taxonomiques ciblés entre zones aménagées et non aménagées de la région méditerranéenne française (Tableau 2). Ils répondent à un ensemble de critères décisifs : (1) la présence d'aménagements dans des proportions suffisamment grandes et diversifiées pour en espérer des effets mesurables sur la biodiversité ; (2) l'originalité écologique du site incluant la présence d'espèces et/ou d'habitats d'intérêt communautaires ou son inscription dans divers zonages d'intérêt écologique (ZNIEFF, ENS, etc.) qui souligne leur importance en termes de conservation ; (3) un investissement, un entretien et un suivi régulier des infrastructures et des secteurs aménagés par les acteurs locaux du territoire (les chasseurs, les sociétés de chasse et les Fédérations de chasse départementales et régionales).

Tableau 2. — Synthèse des caractéristiques topographiques, écologiques, paysagères et cynégétiques des zones aménagées (ZA) et non aménagées (ZNA) des sites d'étude : A - Garrigue boisée à *Quercus ilex* ; B- Garrigue éparse non boisée ; C-Taillis à *Quercus ilex*. <sup>1</sup>ZNIEFF DE TYPE II : 820030217— Ensemble septentrional des plateaux calcaires du Bas Vivarais (Ardèche, France). <sup>2</sup>ZPS — NATURA 2000 : FR9310069 — Garrigues de Lançon et chaînes alentours (Bouches-du-Rhône, France). <sup>3</sup>ZNIEFF DE TYPE II : 930012436 — Chaîne de la Fare, Massif de Lançon (Bouches-du-Rhône, France). <sup>4</sup>ZPS — NATURA 2000 : FR9112004 – Hautes Garrigues du Montpelliérains (Hérault, France). <sup>5</sup>ZNIEFF DE TYPE II : 910009548 — Massif des gorges de l'Hérault et de la Buège (Hérault, France). <sup>6</sup>ZSC/SIC — NATURA 2000 : FR9101388 — Gorges de l'Hérault (Hérault, France).

Caractéristiques	Bourg-Saint-Andéol (07)		Lançon-Provence (13)		Montpeyroux (34)	
	ZA	ZNA	ZA	ZNA	ZA	ZNA
<b>Altitude (m)</b>	262 m	298 m	143 m	172 m	179 m	392 m
<b>Surface du site (ha)</b>	4 374		6 892		2 200	
<b>Type de sol</b> <i>Source INFOSOL INRAE -simplification IGN</i>	Lithosols calcaires		Calcosols/Calcisols		Lithosols calcaires	
<b>Dominante de formation végétale</b> <i>Source IGN – BD forêt version 1</i>	A - (80%) B - (20%)	C - (100%)	B - (100%)	B - (100%)	A - (72%) B - (28%)	A - (56%) B - (44%)
<b>Distance entre ZA et ZNA (m)</b>	990 m		1600 m		1050 m	
<b>Zonage d'intérêt écologique</b> <i>Source INPN</i>	ZNIEFF type II <sup>1</sup>		ZPS <sup>2</sup>		ZPS <sup>4</sup> , ZNIEFF type II <sup>5</sup> , ZSC <sup>6</sup>	
<b>Indice de diversité de Shannon (0 &lt; S' &lt; 1)</b>	1.36	0.78	1.54	1.11	1.56	1.32
<b>Indice de fragmentation (nombre de mailles moyenne/ha)</b>	1 402	27 274	986	3 080	2 061	2 156
<b>Indice de connectivité (0 &lt; icp &lt; 100)</b>	63	59	62	56	60	53
<b>Chasseurs impliqués dans la gestion des milieux naturels</b> <i>(exprimés en nombre de participants).</i>	30 adhérents actifs.		15 adhérents actifs.		30 adhérents actifs.	
<b>Part d'activité de bénévolat consacrée à la gestion des milieux naturels</b> <i>(exprimée en %, sur l'année).</i>	60%		80%		80%	
<b>Estimation du travail bénévole des chasseurs sur les aménagements</b> <i>(exprimée en ETP, sur l'année).</i>	66 ETP		18 ETP		19 ETP	
<b>Budget annuel alloué aux aménagements (année 2021-2022)</b>	5 200€		1 500€		4 500€	

## 3.1. Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France)

Ce territoire de 4374 ha est situé à l'extrême sud-est du département de l'Ardèche. Il se limite aux abords des gorges de l'Ardèche et de la vallée du Rhône. Le paysage est composé d'une végétation typique des étages méso-méditerranéens — séries de chênes verts (*Quercus ilex* — à supra-méditerranéens — séries de chênes pubescents (*Quercus pubescens*), taillis de buis (*Buxus sempervirens*) — dans lequel est accueilli une biodiversité riche et remarquable (Tableau 2). Sur cette commune, l'ACCA et la FDC de l'Ardèche œuvrent activement depuis environ quinze années au développement des populations locales de petit gibier (Lapins de garenne, Perdrix rouges). En outre, les aménagements réalisés et entretenus à échelle expérimentale apportent de précieuses informations quant à l'intérêt de l'aménagement des espaces pour lutter contre la fermeture des milieux et l'abandon des activités agricoles (pastoralisme, polyculture méditerranéenne). C'est aussi le territoire le plus aménagé des trois sites (Figure 17).

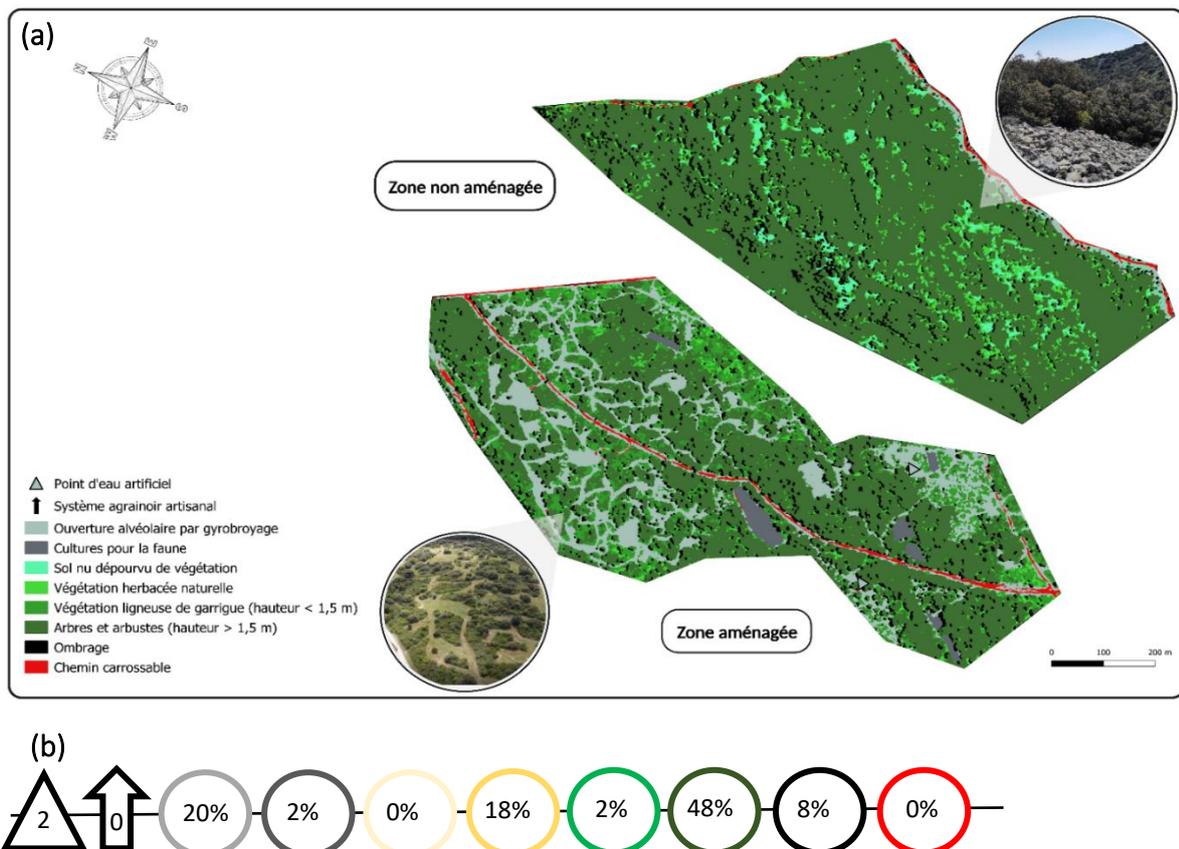
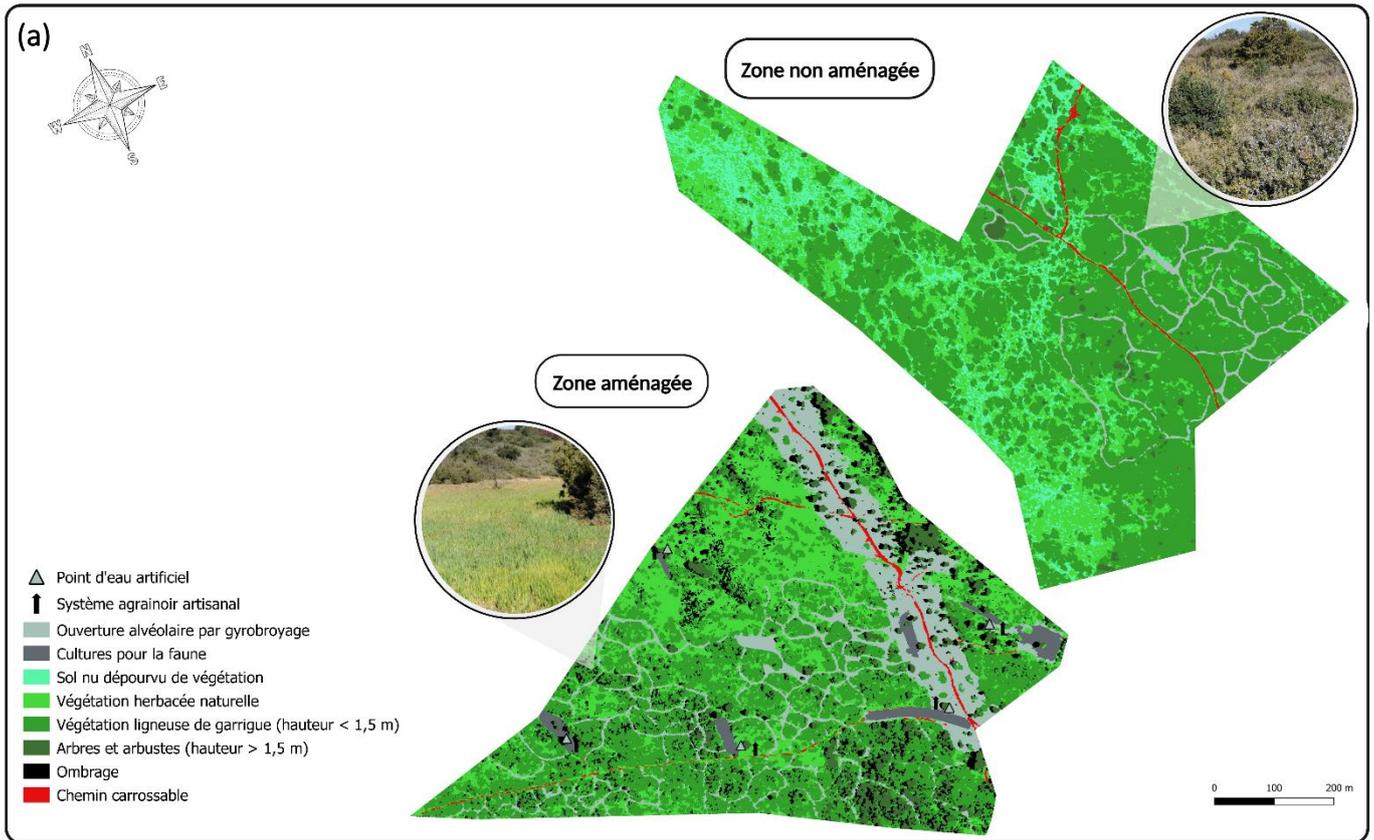


Figure 17. — Cartographie de l'occupation des sols sur le site d'étude de Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France). (a) Cartographie des zones inventoriées. L'occupation des sols a été produite par télédétection (méthode de classification supervisée et orientée objet). (b) Aménagements recensés dans la zone aménagée. Les aménagements fixes sont comptabilisés et les surfaces sont exprimées en pourcentage d'occupation dans la zone étudiée de 30 ha (N. Froustey, IMPCF).

### 3.2. Lançon-Provence (Bouches-du-Rhône, France)

Lançon-Provence est une commune de 6892 ha localisée sur la chaîne de la Fare à proximité de la vallée de la Durance. Sous l'effet du climat chaud et sec en période estivale, les accès sont limités et encadrés chaque année dans l'intérêt de la lutte contre les risques d'incendie (arrêté préfectoral 13-2018-05-28-005 du 28/05/2018). Les espaces naturels se composent essentiellement de garrigues rases à chênes kermès (*Quercus coccifera*) et de romarin (*Rosmarinus officinalis*), de forêts de Pin d'Alep (*Pinus halepensis*), de terres agricoles et de falaises calcaires ibéro-méditerranéennes et d'escarpements rocheux. Cette diversité d'habitats est profitable à un grand nombre d'espèces caractéristiques des milieux ouverts. Le territoire délimité dans le cadre de cette étude fait partie intégrante de plusieurs zonages d'intérêt écologique (Tableau 2). La part importante que représentent les milieux ouverts sur le site est utile à l'alimentation et à la reproduction de grands rapaces, ainsi qu'à plusieurs espèces de passereaux caractéristiques de ces milieux. Par ailleurs, ce vaste ensemble naturel présente un grand intérêt pour les chiroptères : il abrite la dernière cavité souterraine accueillant le Murin de Capaccini (*Myotis capaccinii*) du département des Bouches du Rhône, en hibernation. Elle constitue aussi un site d'hibernation pour le Grand rhinolophe (*Rhinolophus ferrumequinum*) et le Petit murin (*Myotis blythii*). Cette commune est un important site de transit pour le Minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersii*) avec des effectifs de plusieurs centaines d'individus observés chaque année.

Les chasseurs locaux s'organisent activement dans la gestion des habitats pour le petit gibier. Leur implication se traduit par la mise en œuvre de diverses initiatives en créant un réseau d'aménagement composé de cultures pour la faune, de points d'eau visant à améliorer les capacités d'accueil des garrigues pour le petit gibier (Figure 18). Des opérations de réouverture en mosaïque sont réalisées chaque année pour soutenir un contraste de végétation dans le paysage et maintenir un gradient d'ouverture profitable aux espèces (Figure 18). Il existe cinq points d'eau et cinq points d'agrainage à la volée dans la zone aménagée. La zone non aménagée de Lançon-Provence n'est plus aménagée depuis plus de trois ans. Elle ne dispose ni de point d'eau ni de culture pour la faune, mais des reliques d'anciennes ouvertures alvéolaires et des sentiers de divagation de brebis sont encore visibles. Le pâturage dirigé est une activité bien présente dans cette commune, autant en zone aménagée qu'en zone non aménagée.



(b)



Figure 18. — Cartographie de l'occupation des sols sur le site d'étude de Lançon-Provence (Bouches-du-Rhône, France). (a) Cartographie des zones inventoriées. L'occupation des sols a été produite par télédétection (méthode de classification supervisée et orientée objet). (b) Les aménagements fixes sont comptabilisés et les surfaces sont exprimées en pourcentage d'occupation dans la zone étudiée de 30 ha. (N. Froustey, IMPCF).

## 3.3. Montpeyroux (Hérault, France)

Le village de Montpeyroux est adossé au Mont Saint-Baudille à l'extrême sud-ouest du versant méridional de la Séranne. La zone non aménagée est constituée de vastes collines calcaires sur lesquelles dominent terrains en friche, landes et broussailles (Figure 19).

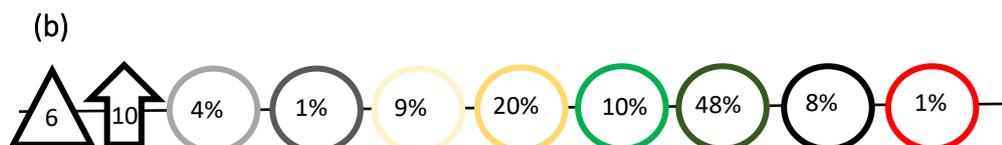
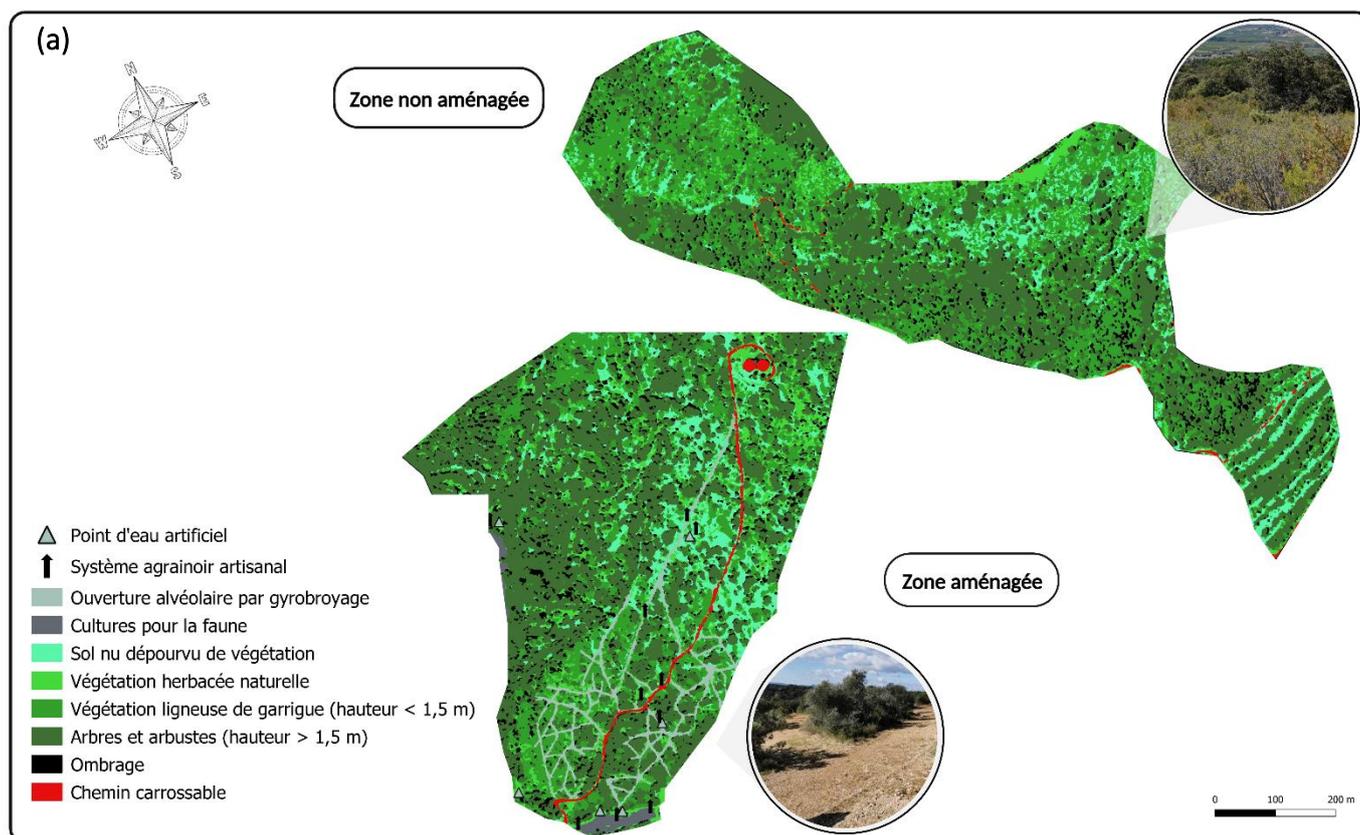


Figure 19. — Cartographie de l'occupation des sols sur le site d'étude de Montpeyroux (Hérault, France). (a). Cartographie des zones inventoriées. L'occupation des sols a été produite par télédétection (méthode de classification supervisée et orientée objet). (b) Les aménagements fixes sont comptabilisés et les surfaces sont exprimées en pourcentage d'occupation dans la zone étudiée de 30 ha. (N. Froustey, IMPCF).

Les enjeux écologiques et les préoccupations en matière de préservation de l'environnement de cette commune présentent des similitudes avec celles que l'on observe sur le territoire de Lançon-Provence. En effet, Montpeyroux, par sa richesse en faune, en flore et en habitats est intégré à une ZPS et une ZNIEFF de type II (Tableau 2). L'emprise de la ZPS abrite trois couples d'Aigle de Bonelli (*Aquila fasciata*), soit 30% des effectifs régionaux. Parmi les autres espèces de l'Annexe I de la Directive oiseaux qui se rencontrent dans ce territoire, le Circaète Jean-le-Blanc (*Circaetus gallicus*), le Busard cendré (*Circus pygargus*), le Crave à bec rouge (*Pyrhocorax pyrrhocorax*), le Grand-duc d'Europe (*Bubo bubo*), l'Engoulevent d'Europe (*Caprimulgus europaeus*) et le Rollier d'Europe (*Coracias garrulus*) ont des effectifs significatifs. Le site présente ainsi un fort intérêt d'ordre national à international pour la conservation d'espèces faunistiques d'intérêt communautaire. Des initiatives de restauration des milieux de garrigues pour le petit gibier sont réalisées chaque année, en collaboration avec les programmes de formation d'étudiants en Gestion des Milieux Naturels et de la Faune (GMNF) ainsi qu'en Gestion et Protection de la Nature (GPN). Ces actions ciblent spécifiquement la zone aménagée délimitée par ce programme, dans le but de maintenir les infrastructures existantes et de réhabiliter des espaces semi-ouverts en utilisant des équipements thermiques légers. En 2021, les parcelles broyées en alvéolaire et étrépees ont été expérimentalement semées en blé d'hiver (*Triticum aestivum*). Les points d'eau sont maintenus en état toute l'année et les agrainoirs sont alimentés hors période de chasse (printemps et été). Montpeyroux reste le site avec la plus faible densité d'aménagement, incluant seulement 5% de surface aménagée en alvéolaire et une culture pour la faune d'un seul tenant.

#### 4. Cartographie du sol et de la végétation par télédétection

De nombreux travaux exposent l'importance de la structure et de la composition du paysage sur la répartition des espèces dans l'environnement (Prodon et Lebreton, 1981 ; Wiens, 1989 ; Pardini *et al.*, 2005). Dans ce travail, nous avons imaginé que les caractéristiques des sols et de la végétation des zones aménagées et des zones non aménagées, pouvaient être un élément explicatif des assemblages d'espèces dans les garrigues. Ainsi, la caractérisation du paysage à l'échelle parcellaire a été effectuée dans le but d'expliquer la répartition des espèces inventoriées. Cela comprend le calcul d'un ensemble de métriques paysagères qui rendent compte de la configuration spatiale, de l'hétérogénéité et de la complexité des habitats

présents dans le paysage. Nous avons envisagé un travail par télédétection, à partir d'une classification supervisée et orientée objet. Nous avons utilisé des imageries récentes de la BD ORTHO IGN IRC HR©, incluant l'usage de données LiDAR HD© pour faciliter la description de la structure de la végétation inter-strates et de la hauteur de canopée dans chaque zone. Cette méthode couramment utilisée en écologie du paysage repose sur la création de groupes d'objets spatialement proches, incluant des valeurs spectrales, spatiales, contextuelles ou textuelles semblables pour former des régions homogènes (Xiaoxia *et al.*, 2004 ; Zhai, Wang et Zhang, 2011 ; Alleaume *et al.*, 2018 ; Ouchra *et al.*, 2022). Nous avons fait appel à la bibliothèque Orfeo Tools Box (OTB) Monterverdi 7.0.0 du logiciel Qgis 3.22.6 (Teodoro et Araujo, 2016) pour réaliser les étapes de traitements successives de segmentation et de classification (Figure). Ce travail a permis d'obtenir une carte d'occupation des sols de chaque zone et dans chaque site organisé en huit classes : **1** : *Ouverture alvéolaire par gyrobroyage* ; **2** : *Chemin carrossable* ; **3** : *Cultures pour la faune* ; **4** : *Sol nu dépourvu de végétation* ; **5** : *Végétation ligneuse de garrigue (hauteur  $\leq 1,5$  m)* ; **6** : *Végétation herbacée naturelle* ; **7** : *Arbres et arbustes (hauteur  $\geq 1,5$  m)* ; **8** : *Ombrage*.

Cette production obtenue à partir de la télédétection constitue une base de travail pour rechercher des relations entre les différentes caractéristiques structurelles du paysage et la répartition des communautés d'espèces dans l'environnement. Un travail exploratoire doit être menée pour rechercher les combinaisons de facteurs impliqués dans l'assemblage des espèces à l'échelle locale. À terme, des recommandations pour les gestionnaires à des fins cynégétiques doivent être proposées, par l'intermédiaire d'outils de gestion opérationnel pertinents pour améliorer la qualité de l'habitat, pour le développement des populations naturelles de petit gibier en accord avec la préservation de la biodiversité.

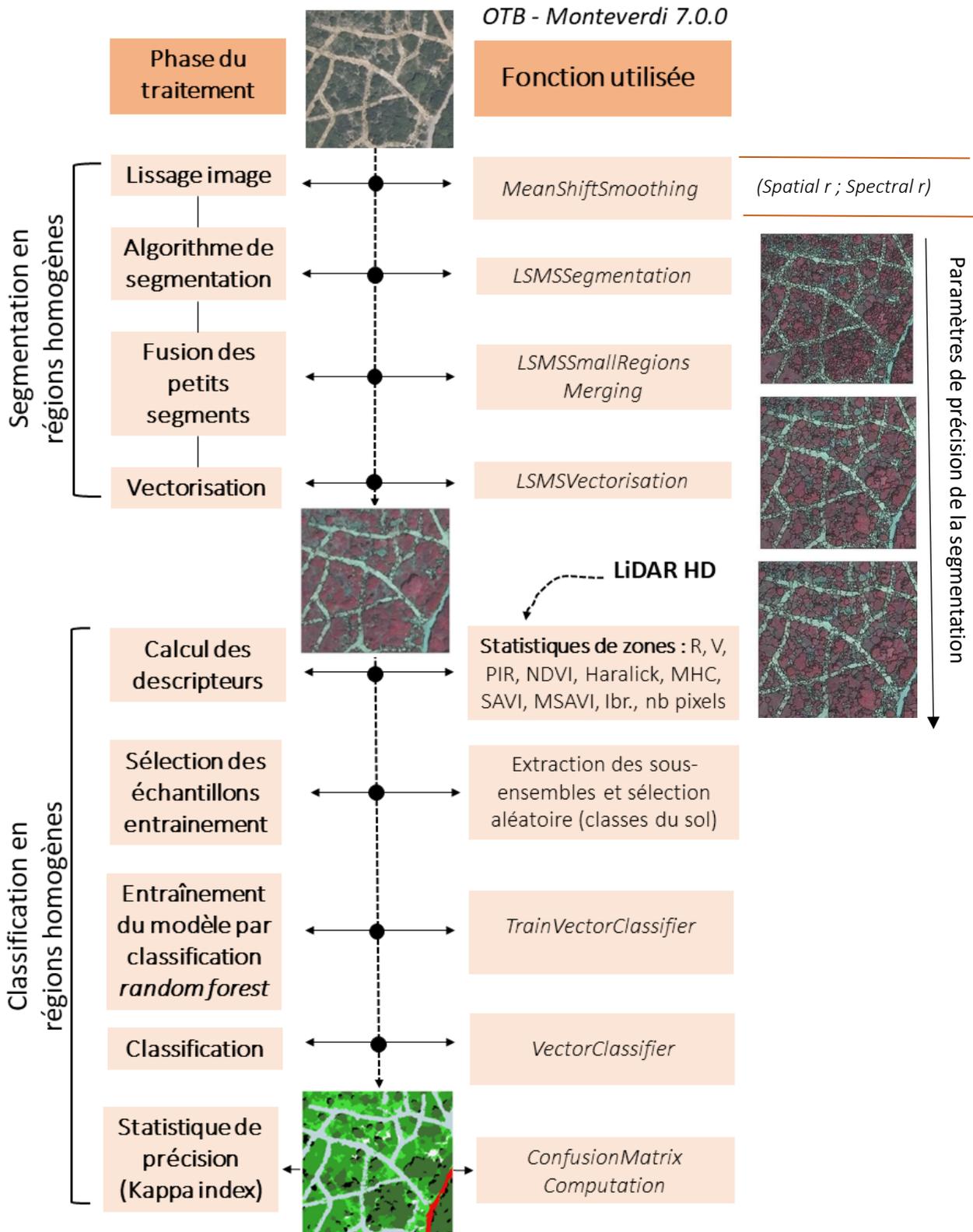


Figure 20. — Itinéraire méthodologique et usage de la bibliothèque Orfeo Tools Box 7.0.0. pour générer une occupation des sols complète et de haute précision spatiale. Les traitements inclus l'utilisation d'imageries récentes de BD Ortho IRC HR© (date de parution : 2020-2021, résolution spatiale : 20cm) et de données LiDAR HD© disponible en libre accès sur <https://geoservices.ign.fr/>.

#### 4.1. Segmentation en régions homogènes

Ce premier processus de traitement consiste à subdiviser une image en plusieurs objets géographiques homogènes définis par des caractéristiques similaires en matière de propriété de couleurs, d'intensités et de textures. Nous avons été amenés à suivre un cheminement méthodologique pour adapter les paramétrages de la segmentation aux attentes du projet. Les valeurs retenues pour le lissage de l'imagerie (*MeanShiftSmoothing*) diffèrent d'un site à l'autre, car les caractéristiques du paysage à l'échelle de la parcelle ne sont pas les mêmes. Le lissage offre l'avantage d'homogénéiser et d'épurer l'image, en conservant des formes régulières des contours. Des précautions ont été prises pour éviter les pertes d'informations et de distorsions.

Ensuite, un algorithme de segmentation a été paramétré sur l'imagerie lissée, à partir des indices du *spatial r* et *spectral r* caractérisant le gradient de précision de découpage de l'image en région. Ces valeurs ont été ajustées en fonction des caractéristiques spécifiques de l'image, dans le but de mettre en évidence les aménagements des milieux dans les garrigues, en tenant compte des particularités de chaque habitat dans les zones de chaque site. Les petites régions sont enfin homogénéisées aux plus proches voisins (*LSMSSmallRegionsMerging*) pour limiter les confusions lors de la classification. Ce pré-traitement abouti à la conception d'une imagerie vectorielle segmentée (Figure 20).

#### 4.2. Modèle de *Random Forest*

La méthode d'apprentissage de *Random Forest* a été privilégiée pour regrouper les objets géographiques segmentés de proche en proche, les uns avec les autres. Elle consiste à combiner les prédictions de plusieurs arbres de décision pour uniformiser une prise de décision sur la classification à partir d'un modèle d'apprentissage composé de vérités de terrain. Ces vérités de terrain sont caractérisées par des objets géographiques renseignés par l'opérateur, pour lesquels la valeur de classe est prise comme référence par le modèle d'apprentissage avant la classification. L'objectif est de généraliser des prises de décisions sur l'appartenance la plus probable des objets géographiques issus de la segmentation, pour former une description la plus fidèle possible du paysage. La robustesse du modèle est mesurée à partir de descripteurs

calculés sur l'imagerie. Les descripteurs sont insérés progressivement au modèle en utilisant la méthode d'ajout pas à pas afin de déterminer les combinaisons de descripteurs de l'image qui correspondent le mieux aux performances du modèle. Elle est jugée en fonction des valeurs de deux indicateurs statistiques : *la performance globale (PG)*, où le pourcentage d'objets bien classés par le modèle est mesuré, en prenant exclusivement en compte la référence sur les vérités terrain ; et *l'indice Kappa (IK)* mesure la concordance entre les prédictions du modèle et les vraies classes, mais en tenant compte du hasard sur les performances de la classification. Ainsi, la robustesse du modèle est assurée lorsque la valeur de *la performance globale* et de *l'indice Kappa* sont proches de 1. Dans cette étude, le modèle d'apprentissage le plus performant (PG = 0,92 ; IK = 0,90) est composé de huit descripteurs d'image (Tableau 3).

Tableau 3.— Comparaisons des modèles d'apprentissage à partir des descripteurs de l'image, avant l'étape de classification. La performance des modèles est mesurée avec les estimateurs de précision globale et l'indice Kappa. Légende : R, V et PIR : vert, rouge et proche infrarouge sont les bandes spectrales de l'imagerie utilisée ; NDVI : Normalized Difference Vegetation Index ; Haralick : indices de texture d'Haralick ; MHC : Modèle de Hauteur de Canopée ; SAVI : Soil Adjusted Vegetation Index ; MSAVI : version modifiée du SAVI ; IB : Indice de Brillance ; MNE : Modèle Numérique d'Élévation ; nbPixels : nombre de pixels de composition d'images. Les descripteurs sélectionnés pour chaque modèle sont indiqués par des croix (×), tandis que ceux écartés sont représentés par un (-). Le modèle d'apprentissage en gras est celui qui a été retenu pour la classification.

Modèles	Descripteurs									Précision globale	Indice Kappa
	R + V + PIR	NDVI	Haralick	MHC	SAVI	MSAVI	IB	MNE	nbPixels		
Modèle 1	×									0,82	0,78
Modèle 2	×	×								0,86	0,83
Modèle 3	×	×	×							0,83	0,79
Modèle 4	×	×	-	×						0,89	0,86
Modèle 5	×	×	-	×	×	×	×			0,89	0,86
<b>Modèle 6</b>	<b>×</b>	<b>×</b>	<b>-</b>	<b>×</b>	<b>×</b>	<b>×</b>	<b>×</b>	<b>×</b>	<b>×</b>	<b>0,92</b>	<b>0,90</b>

Chaque descripteur utilisé dans ce travail contient ses propres spécificités, contribuant ainsi à améliorer la qualité du modèle d'apprentissage.

- ❖ **Bandes multispectrales (R, V, PIR)** — L'imagerie issue des BD ORTHO IRC HR© est composée de bandes spectrales de couleur rouge, verte et proche infra-rouge parmi lesquelles les valeurs radiométriques varient d'un pixel à l'autre. Elles fournissent ainsi des informations sur les objets et les surfaces dans l'environnement sur des longueurs d'ondes spécifiques.
- ❖ **Normalized Difference Vegetation Index (NDVI)** — cet indicateur évalue l'activité photosynthétique et la densité des végétaux dans l'environnement à partir des différences de réflectance entre les bandes spectrales du rouge (R) et du proche infrarouge (NIR). Cet indice participe au partitionnement de la végétation par rapport aux autres entités (sols nus, chemins, etc.).

$$\text{NDVI} = \frac{\text{NIR}-\text{R}}{(\text{NIR}+\text{R})} \text{ (Tucker, 1979)}$$

Où

NIR est la valeur de réflectance dans la bande du proche infrarouge (Near Infrared) ;

R est la valeur de réflectance dans la bande rouge ;

- ❖ **Indices de texture d'Haralick** — Ces indicateurs permettent de décrire la texture de l'image (contraste, homogénéité, etc.) en tenant compte des fréquences de chaque paire de niveaux de gris adjacents (Haralick *et al.*, 1973). Ils sont calculés à partir d'une matrice de co-occurrence de gris (GLCM — *Gray Level Co-occurrence Matrix*) en utilisant la fonction « *HaralickTextureExtraction* » proposée dans OTB. Parmi les séries d'indices proposées, nous avons choisi de ne retenir que l'estimateur de contraste (*Con*) et de corrélation (*GLCM Correlation*). Ces indices permettent de bien distinguer les structures des motifs spécifiques dans l'image.
- ❖ **Le modèle de Hauteur de Canopée (MHC)** — Il permet de distinguer la hauteur des arbres ou de la végétation dans une zone à partir de données LiDAR. Il fournit des informations précises de la structure verticale de la végétation permettant d'améliorer la précision de

la classification. Dans cette étude, les données LiDAR ont été exploitées avec l'extension LAStools du logiciel Qgis® pour faciliter l'usage de modèles numériques d'élévation (MNE) et la création de modèles numériques de surface (MNS).

- ❖ **Soil-Adjusted Vegetation Index (SAVI) et son dérivé (MSAVI)** — Ce sont des indices complémentaires sensibles aux effets de réflectance du sol, facilitant la distinction entre le sol nu et la densité de la végétation.

$$SAVI = \left( \frac{NIR-R}{NIR+R+L} \right) * (1 + L) \text{ (Huete, 1988)}$$

$$MSAVI = \left( \frac{1}{2} \right) * (2(NIR + 1) - \sqrt{(2 * NIR + 1)^2 - 8(NIR - R)}) \text{ (Qi et al., 1994)}$$

Où

NIR est la valeur de réflectance dans la bande du proche infrarouge (Near Infrared) ;

R est la valeur de réflectance dans la bande rouge ;

L est un facteur de correction de luminosité du sol qui varie de 0 à 1.

- ❖ **L'indice de brillance (IB)** — C'est un indicateur sensible à la présence de l'eau ou de l'humidité à la surface du sol, mais également au sol dépourvu de végétation. Il peut être complémentaire aux indices SAVI et MSAVI pour améliorer la classification sur la détection des contrastes de la végétation et du sol nu.

$$BR = (R^2 + PIR^2) * \frac{1}{2}$$

- ❖ **Le Modèle Numérique d'Élévation (MNE)** — Il est mesuré à partir de la somme de l'altitude du sol et de la hauteur de la canopée. Il facilite la représentation de la topographie d'une zone (profil de terrain) à partir de données LiDAR.
- ❖ **Le nombre de pixels (NbPixels)** — La moyenne et la variance du nombre de pixels de l'image sont utilisées pour améliorer le contraste de perception entre des objets caractéristiques et homogènes (canopée) et des objets aux tailles très hétérogènes (sol nu).

### 4.3. Classification supervisée et orientée objet

Avant la classification, deux sous-ensembles de polygones sont créés pour entraîner le modèle retenu (jeu de données d'apprentissage) et évaluer ses performances (jeu de données de validation). Nous avons décidé de renseigner manuellement pour chaque classe une centaine de polygones en se basant sur des observations de terrain. La fonction de QGIS® « *sélection aléatoire parmi les sous-ensembles* » a été calibrée à un seuil de 50 % pour équilibrer la sélection des objets par classe. Ensuite, les deux sous-ensembles de polygones servent d'entrées à la fonction « *TrainVectorClassifier* » pour l'apprentissage supervisé de *Random Forest*, en sélectionnant une profondeur maximale de 10 et un nombre minimum de 25 objets-échantillons pour chaque nœud. La couche vectorielle finale pour chaque objet géographique inclus une valeur de classe de prédiction du modèle d'apprentissage à partir du jeu de données complet (*VectorClassifier*). La performance des modèles a été évaluée à l'aide de matrices de confusion (*ConfusionMatrixComputation*) pour chaque zone aménagée et zone non aménagée des sites d'étude, impliquant la comparaison des prédictions du modèle avec les classes du jeu de données de validation. D'une zone à l'autre, nous avons identifié des confusions variables sur les classes. Un travail de correction des objets mal classés a été réalisé par photo-interprétation pour chaque zone. Globalement, le processus de classification a abouti à la création de cartes de végétation satisfaisantes et fidèles à la composition des sols des zones étudiées (Tableau 4). Ces informations cartographiques ont servi de support d'études pour le calcul de d'indices du paysage avec l'outil d'analyse spatiale « *Landscape Ecology Statistics* » (*LecoS* ; Jung, 2016).

Tableau 4. —Matrices de confusion obtenues par les modèles de classification orientée objet, entre les classes d'occupations des sols renseignées et prédites sur les zones aménagées et non aménagées des sites d'études de Bourg-Saint-Andéol, Lançon-Provence, Montpeyrroux. La végétation et la composition des sols sont décrites en 8 classes ; 1 : Ouverture en mosaïque par gyrobroyage ; 2 : Chemin carrossable ; 3 : Cultures pour la faune ; 4 : Sol nu dépourvu de végétation ; 5 : Végétation ligneuse de garrigue (hauteur  $\leq$  1,5 m) ; 6 : Végétation herbacée naturelle ; 7 : Arbres et arbustes (hauteur  $\geq$  1,5 m) ; 8 : Ombrage.

	Zone aménagée										Zone non aménagée													
	classe renseignée	Classe prédite								Total	Précision	classe renseignée	Classe prédite								Total	Précision		
		1	2	3	4	5	6	7	8				1	2	3	4	5	6	7	8				
Bourg-Saint-Andéol	1	123	0	-	-	2	-	0	0	125	0,98	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2	3	36	-	-	0	-	0	0	39	0,92	2	-	28	-	0	-	0	0	0	-	-	-	-
	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	0	-	47	-	3	0	0	50	0,94	-	-
	5	0	0	-	-	22	-	3	0	25	0,88	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	0	-	0	-	76	0	0	76	1	-	-
	7	0	0	-	-	5	-	120	0	125	0,96	7	-	0	-	0	-	0	272	0	272	1	-	-
	8	0	0	-	-	0	-	0	50	50	1	8	-	0	-	0	-	0	35	35	35	1	-	-
			Précision globale								0,96			Précision globale								0,99		
			Indice Kappa								0,95			Indice Kappa								0,99		
Lançon-Provence	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2	-	51	4	-	0	2	0	0	57	0,99	2	-	17	-	9	0	0	-	0	26	0,65	-	-
	3	-	2	87	-	2	6	0	0	97	0,90	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	0	-	280	0	0	-	1	281	0,99	-	-
	5	-	0	0	-	98	3	0	0	101	0,97	5	-	0	-	0	66	1	-	1	68	0,97	-	-
	6	-	4	5	-	3	156	0	0	167	0,93	6	-	0	-	0	0	51	-	0	51	1	-	-
	7	-	0	0	-	0	0	108	0	108	1	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	8	-	0	0	-	1	0	1	72	74	0,97	8	-	0	-	3	0	0	-	98	101	0,97	-	-
			Précision globale								0,95			Précision globale								0,97		
			Indice Kappa								0,93			Indice Kappa								0,96		
Montpeyrroux	1	122	1	-	1	0	3	0	0	127	0,96	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2	0	17	-	4	0	0	0	0	21	0,81	2	-	17	-	5	0	0	0	0	22	0,77	-	-
	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	4	5	1	-	50	4	6	0	0	66	0,76	4	-	0	-	114	0	6	0	0	120	0,95	-	-
	5	0	0	-	0	23	0	0	0	23	1	5	-	0	-	1	67	1	1	0	70	0,96	-	-
	6	0	0	-	3	0	48	0	0	51	0,94	6	-	0	-	8	4	69	0	0	81	0,85	-	-
	7	0	0	-	0	0	0	67	3	70	0,96	7	-	0	-	0	1	0	99	0	100	0,99	-	-
	8	0	0	-	0	0	0	1	40	41	0,98	8	-	0	-	0	0	0	0	44	44	1	-	-
			Précision globale								0,92			Précision globale								0,94		
			Indice Kappa								0,90			Indice Kappa								0,92		

## 5. Inventaires et protocoles expérimentaux

Mes travaux de recherche ont débuté par l'élaboration d'un cadre méthodologique expérimental pour inventorier une gamme d'espèces dites « bioindicatrices<sup>10</sup> » et utilisatrices des habitats de garrigues. Par définition, l'inventaire naturaliste est un processus organisé et orienté sur l'acquisition de données d'observation du système mesuré. Dans ce cas, il peut donner des indications spécifiquement sur un ensemble défini d'espèces ou de taxons avec une délimitation géographique homogène et précise en milieux naturels, à partir d'une intervention de durée mesurée sur une surface limitée (Ichter *et al.*, 2014). Ainsi, les méthodes d'inventaire génériques publiées dans les catalogues nationaux (Fiers, 2004 ; Besnard et Salles, 2010 ; Tanguy et Gourdain, 2011 ; Horellou *et al.*, 2013 ; Ichter *et al.*, 2014) ont été explorées et adaptées le cas échéant aux objectifs de recherche de ce travail de thèse. L'enjeu de ce travail, autant sur la définition des méthodologies d'inventaire que sur la qualité des données récoltées, repose sur la conception, l'objectivité et la reproductibilité des protocoles d'échantillonnage mis en œuvre (Figure ).

Pour surmonter les difficultés d'accessibilité dans les stations de garrigues à végétations épaisses, nous avons été contraints de prendre en considération ce paramètre limitant dans la conception des protocoles et des conditions d'échantillonnage (Figure 21). En effet, il était attendu d'assurer des analyses comparatives objectives des communautés entre des zones aménagées, relativement ouvertes, et des zones non aménagées, particulièrement fermées. Aussi, nous avons été attentifs à la reproductibilité des mesures dans le recueil des données dans le temps et dans l'espace (l'effort d'échantillonnage). La standardisation des méthodes d'inventaire peut être justifiée par l'application des contraintes de durée, de surfaces échantillonnées ou de distances parcourues pour la collecte des données de terrain (Figure ). Les protocoles ainsi conçus ont permis de recueillir des milliers de données sur les groupes taxonomiques cibles, en réponse aux caractéristiques physiques des zones aménagées ou non aménagées dans les habitats méditerranéens de garrigues.

---

<sup>10</sup> **Espèce bioindicatrice** — Taxons servant d'indicateurs d'alerte précoce de tout changement environnemental dans l'environnement local, utilisés pour surveiller un stress spécifique de l'écosystème (indicateurs écologiques) ou pour indiquer les niveaux de diversité taxonomique sur le site. D'après McGeoch (2007).

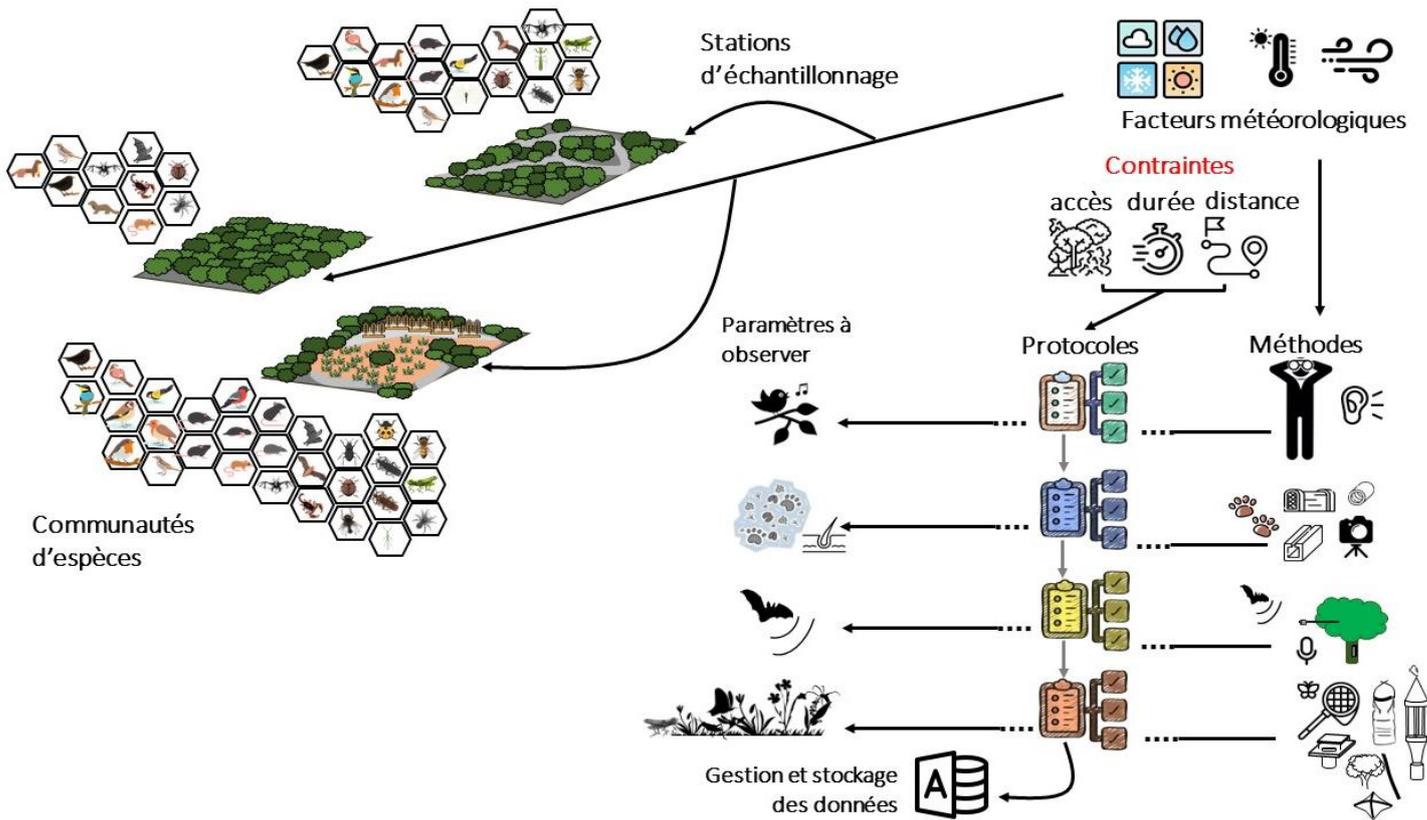


Figure 21. — Représentation synthétique des protocoles et méthodologies développées pour inventorier les groupes taxonomiques indicateurs dans les garrigues françaises (N. Froustey, IMPCF).

### 5.1. Échantillonnage des oiseaux

Les oiseaux sont d'excellents indicateurs pour analyser les perturbations écologiques à une échelle paysagère fine, en particulier la dynamique et la composition de la végétation et de son influence sur l'utilisation de l'espace par les oiseaux (Prodon et Lebreton, 1981). Les besoins écologiques des différentes espèces en termes d'habitats sont relativement bien documentés, et la taille des zones qu'elles occupent, généralement de quelques hectares pour la plupart des passereaux, se prête bien à l'étude des changements dans la végétation à diverses échelles spatiales dans le paysage (Balent et Courtiade 1992). Enfin, les nombreux travaux méthodologiques montrent que l'échantillonnage des oiseaux est maîtrisé, même dans les environnements où l'accès est limité (Blondel *et al.*, 1981).

### 5.1.1. Objectifs d'analyse

L'objectif était d'étudier l'effet de l'habitat aménagé en tant que motif explicatif de la diversité des assemblages d'espèces d'oiseaux dans les garrigues. À plus large échelle, la structure et la composition du paysage peut être un indicateur fidèle de l'état de la biodiversité, en particulier sur les oiseaux. Dans le contexte actuel, marqué par la disparition progressive des paysages méditerranéens traditionnels et de leur homogénéisation par la fermeture des milieux, cette étude a aussi pour dessein de vérifier l'importance des petits espaces aménagés dans les garrigues pour la chasse, en tant qu'habitats de substitution pour une diversité d'espèces d'oiseaux, y compris celles dont l'état de conservation est défavorisé à l'échelle nationale (UICN France *et al.*, 2016). La littérature a été explorée pour décrire la liste des espèces d'oiseaux détectés dans les garrigues sur le plan fonctionnel et écologique en relation avec l'habitat (Prodon, 1993 ; Tucker et Evans, 1997 ; Sirami, 2006 ; Wilman *et al.*, 2014 ; Pigot *et al.*, 2020) et de la conservation (UICN France *et al.*, 2016).

### 5.1.2. Collecte de données

La méthode d'échantillonnage fréquentiel progressif (EFP) a été utilisée pour comparer les peuplements d'oiseaux sur des points fixes d'écoute de 20 minutes (Blondel, 1975). La recherche d'exhaustivité et les défis liés à l'évaluation objective des espèces d'oiseaux dans la végétation dense ont motivé le choix de cette méthode plutôt que celle des indices ponctuels d'abondance (IPA). La méthode retenue à l'avantage de faciliter le recueil de données qualitatives pour évaluer de façon comparative la composition et la structure des communautés d'oiseaux sur un site donné. Les périodes d'échantillonnage ont été synchronisées avec les rythmes d'activité des oiseaux précoces et tardifs en région méditerranéenne dans les garrigues (Figure). Les zones retenues pour cette étude sont de petites surfaces ( $\pm 30$  ha). Elles nécessitent de respecter une équidistance de 300 m entre chaque point d'écoute pour assurer une indépendance des détections des espèces au cours des visites. C'est pourquoi, des tirages aléatoires par zone prospectée ont été réalisés pour échantillonner un itinéraire-point d'écoute ( $n=3$  points d'écoute) parmi les six disponibles par zone aménagée ou non aménagée avant chaque passage (Figure). Chaque point d'écoute a été matérialisé dans la végétation (Figure). Les données d'occurrence à vue et/ou au chant

recueillies ont permis de dresser une liste d'espèces contactées par point d'écoute. Chaque itinéraire a été visité au moins une fois au cours des campagnes d'inventaire, du 27 avril au 03 juin en 2021 et du 24 mars au 10 juin en 2022.

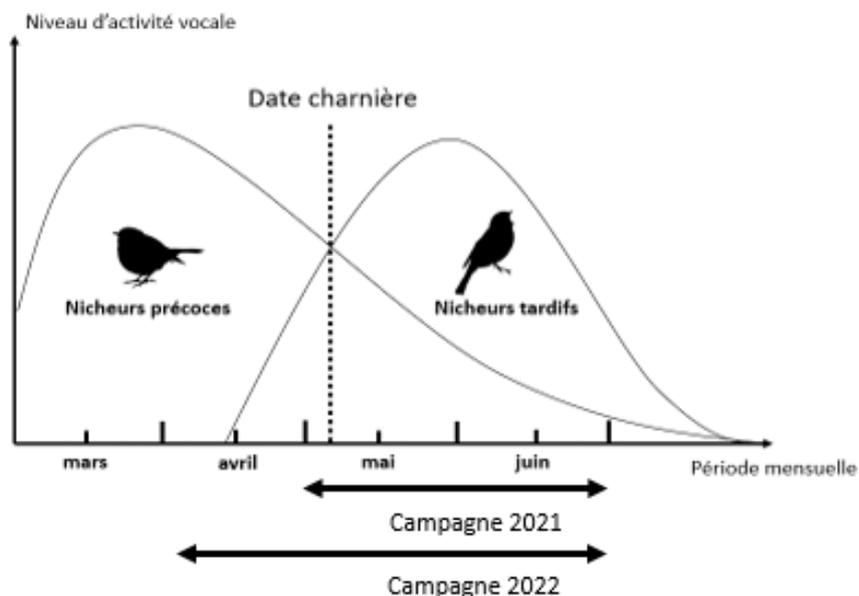


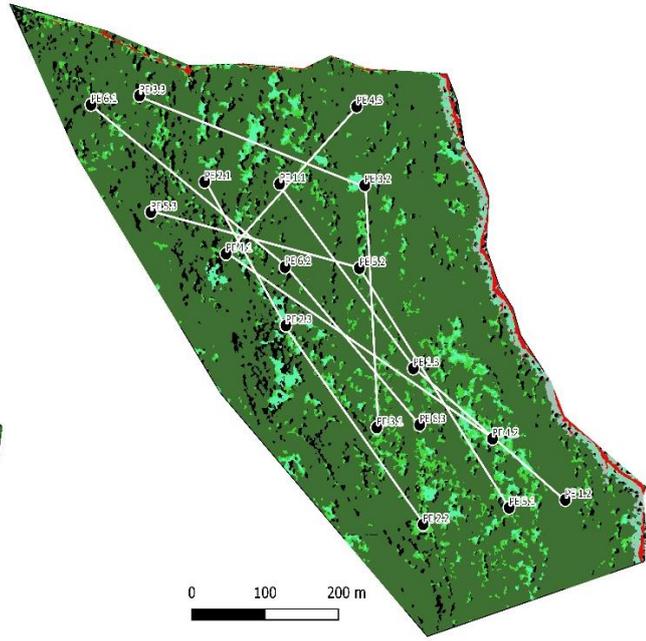
Figure 22. — Planification des campagnes d'inventaires incluant l'évolution de l'activité vocale des oiseaux nicheurs précoces et tardifs en garrigues méditerranéennes. Extrait des travaux de Elouan Meyniel, d'après Blondel, 1975.

Comme le préconise la méthode, tous les relevés ont été effectués tôt le matin (de 6h00 à 10h30), après le lever du soleil, dans les conditions météorologiques les plus favorables, incluant l'absence de pluie et de vent fort (Figure 24). Pour affranchir le protocole de biais lié à l'heure d'écoute, l'ornithologue est intervenu au cours de deux matinées consécutives dans chaque zone par site d'étude. Chaque matinée est désignée sous le terme de « passage » et le cumul des deux passages consécutifs constitue une « session » (Figure 24). L'opérateur désigne deux itinéraires par tirage aléatoire le premier jour, l'un en zone aménagée et l'autre en zone non aménagée, en commençant par la zone aménagée et en terminant son passage en zone non aménagée, puis deux autres itinéraires sont réalisés en sens inverse le lendemain sur le même site, en commençant par la zone non aménagée (Figure 24).

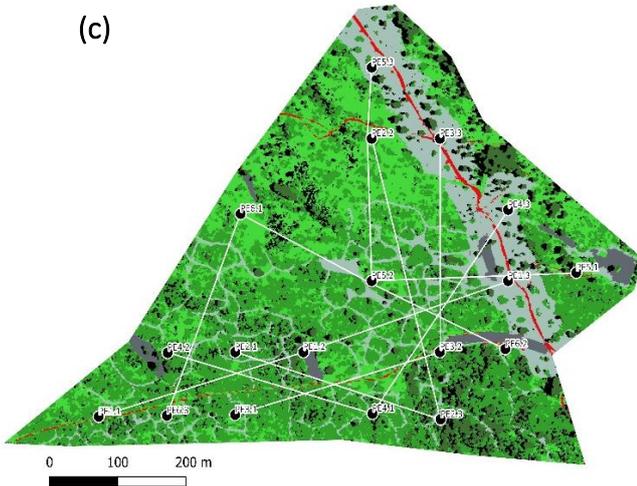
(a)



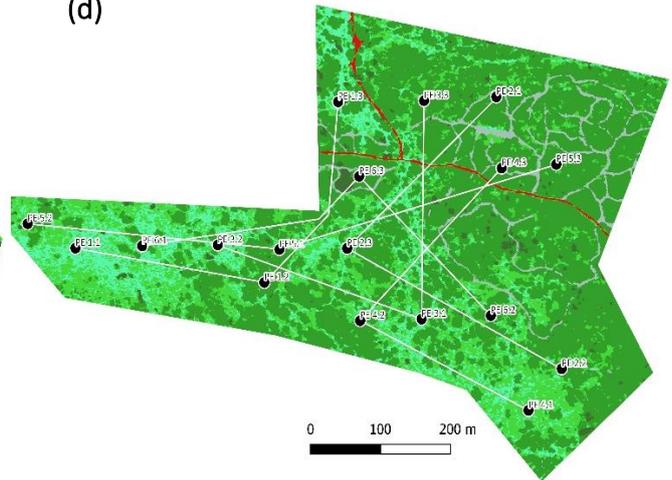
(b)



(c)



(d)



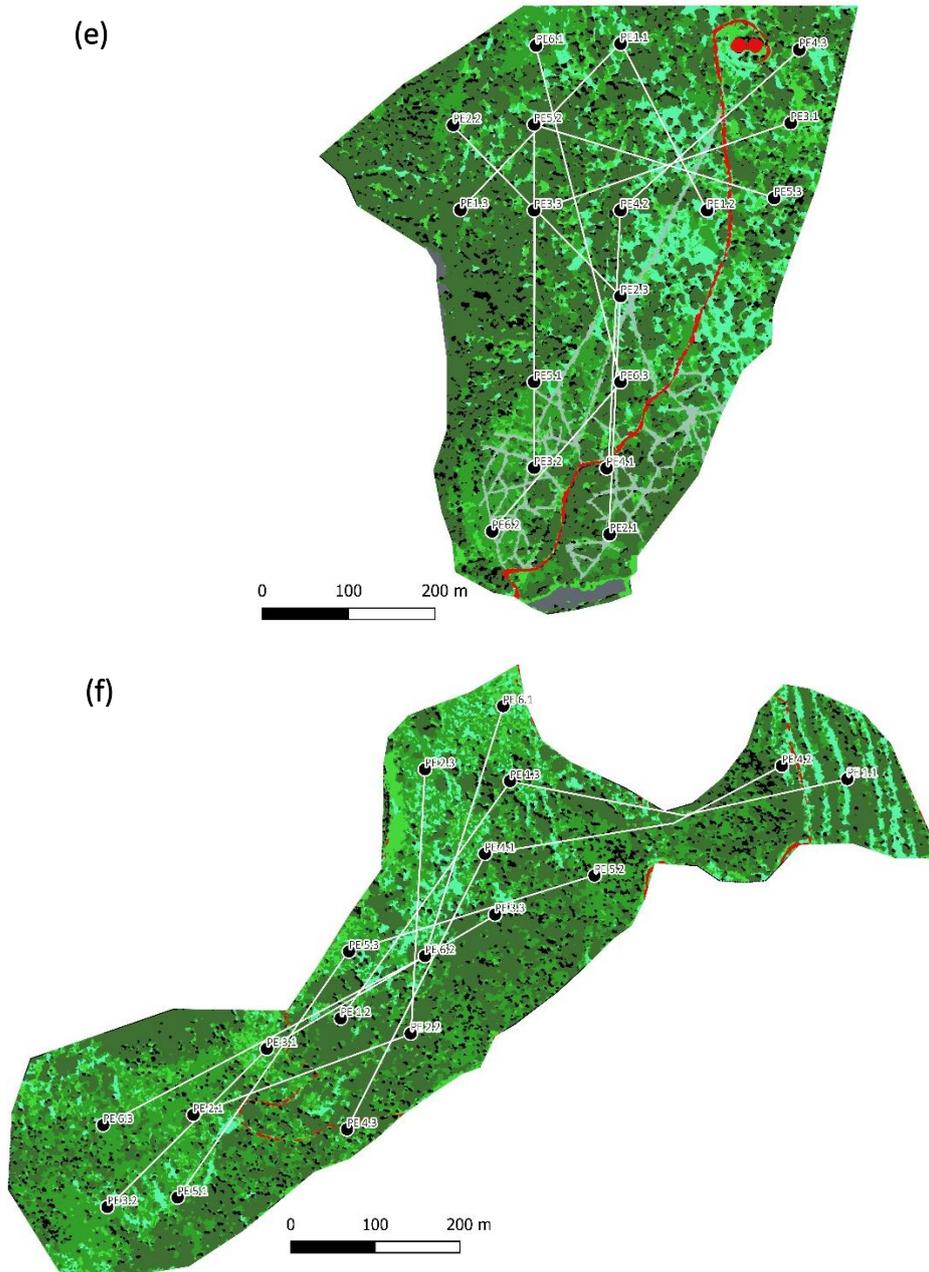


Figure 23. — Points d'écoute organisés en itinéraires dans les zones aménagées ou non aménagées des trois sites d'études. Chaque combinaison numérique des points d'écoute indique son itinéraire d'appartenance ainsi que sa position dans le sens de la visite. Il existe six itinéraires de trois points d'écoute équidistants de 300 m par zone et par site. **(a)** zone aménagée de Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France) ; **(b)** zone non aménagée de Bourg-Saint-Andéol (Ardèche, France) , **(c)** zone aménagée de Lançon-Provence (Bouches-du-Rhône, France) ; **(d)** zone non aménagée de Lançon-Provence (Bouches-du-Rhône, France) ; **(e)** zone aménagée de Montpeyroux (Hérault, France) ; **(f)** zone non aménagée de Montpeyroux (Hérault, France) , (N. Froustey, IMPCF).

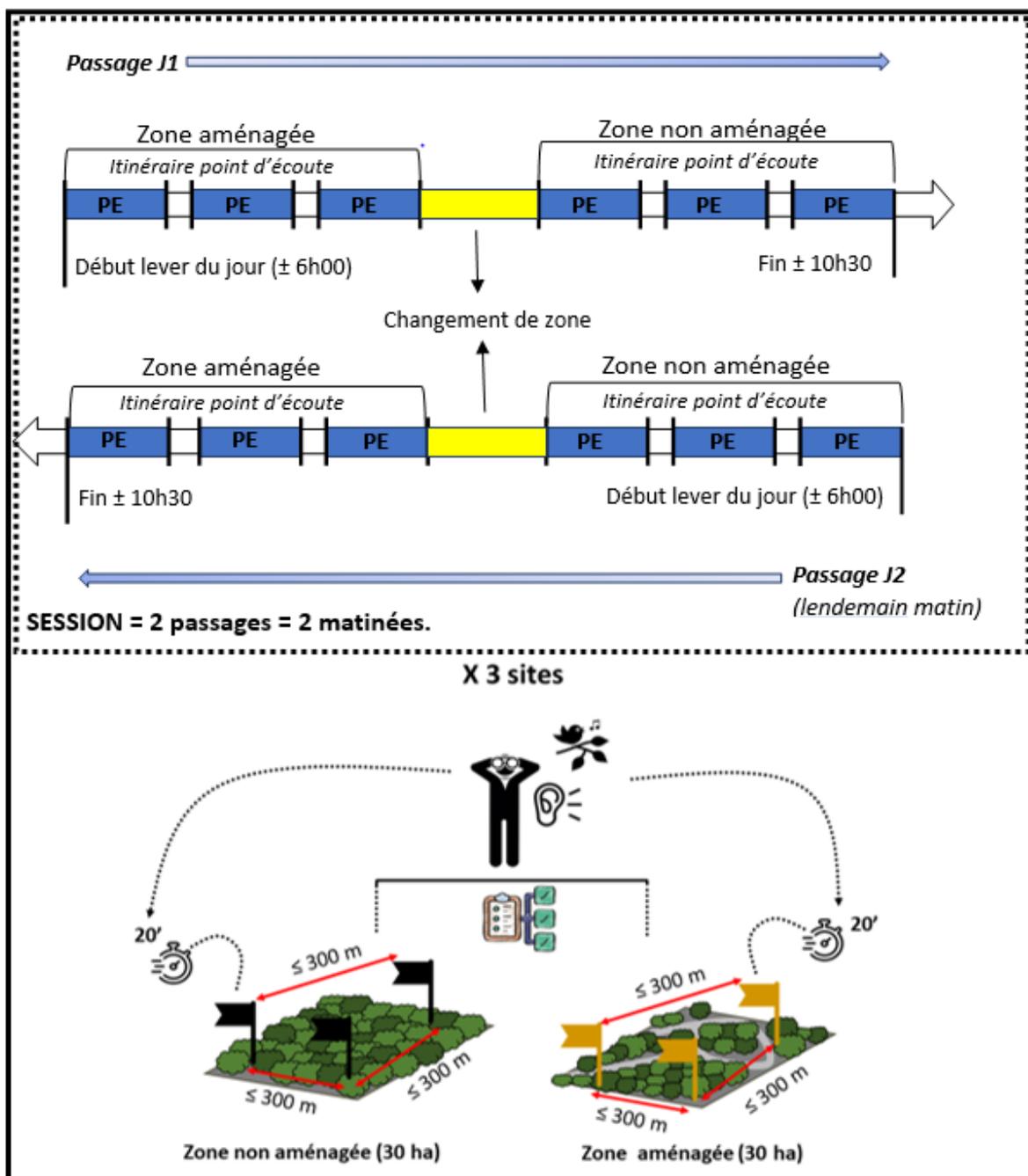


Figure 24. — Procédure et organisation des équipes de terrain pour accomplir les échantillonnages des oiseaux en garrigues françaises. Protocole de terrain adapté de la méthode d'échantillonnage fréquentielle progressif sur points d'écoute (Blondel, 1975). Les drapeaux indiquent la position des points d'écoute. La combinaison des trois définit l'itinéraire-points d'écoute. L'opérateur note les espèces détectées à vue et/ou chant pendant 20 minutes sur chaque point d'écoute. Les points d'écoute sont distants de 300 mètres pour respecter l'indépendance des observations entre les points d'écoute. PE = point d'écoute, (N. Froustey, IMPCF).

## 5.2. Échantillonnage des chauves-souris

En France métropolitaine, les chauves-souris forment un groupe diversifié d'espèces insectivores occupant des niches écologiques variées. Elles constituent de remarquables indicateurs de la diversité biologique et jouent un rôle écologique majeur de régulation des arthropodes nocturnes et des ravageurs (Kunz *et al.*, 2011). La région méditerranéenne est un cadre d'exception pour étudier les chauves-souris car elle abrite la communauté la plus riche à l'échelle de l'Europe (Arthur et Lemaire, 2009 ; Dietz *et al.*, 2009). Elles sont toutes protégées et leur état de conservation se dégrade malgré les efforts de conservation déployés ces dernières décennies (UICN France *et al.*, 2017).

### 5.2.1. Objectifs de l'étude

Dans l'environnement, les chauves-souris produisent des ultrasons pour s'orienter et pour localiser leur proie. Elles détiennent des caractéristiques acoustiques distinctes induites par leur biologie et leur physiologie. Grâce aux avancées technologiques récentes, il est désormais possible de mener des inventaires et des suivis d'espèces à grande échelle et à moindre coût. Dans cette étude, une meilleure compréhension de l'utilisation de l'habitat par les chauves-souris dans les paysages soumis à des perturbations écologiques est nécessaire pour évaluer l'impact des aménagements destinés à favoriser le petit gibier. Nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle les caractéristiques spécifiques de la zone dans la garrigue (aménagée *versus* non aménagée), de la localisation du site (Bourg-Saint-Andéol, Lançon-Provence, Montpeyroux) et de la saison (printemps, été, automne) peuvent être des moteurs explicatifs des assemblages d'espèces dans l'utilisation de l'habitat, mais également des facteurs responsables dans la variation de l'activité globale des chauves-souris suivant les ressources disponibles. Un inventaire couvrant l'ensemble du cycle biologique, du printemps à l'automne incluant les périodes de transit, de gestation et d'émancipation des jeunes durant l'été est nécessaire. Les analyses de données reposent ainsi sur l'étude comparative de la richesse spécifique mais également des niveaux d'activités saisonniers des chauves-souris à l'échelle des zones aménagées et des zones non aménagées.

### 5.2.2. Acquisition des enregistrements

Des campagnes d'échantillonnage par écoute passive ont été réalisées à l'aide de détecteurs et enregistreurs automatiques d'ultrasons (BATLOGGER A+, Elekon, Suisse). Chaque

dispositif d'enregistrement était composé d'un microphone (microphone à ultrasons Elekon LG noir) qui détecte les cris à haute fréquence émis par les chauves-souris lorsqu'elles sont en transit ou en activité de chasse dans l'environnement. Les points d'écoute ont été échantillonnés sur chaque site de manière aléatoire lors de deux nuits consécutives et simultanément dans la zone aménagée et non aménagée, deux fois par saison au printemps (de la mi-mars à la mi-juin), en été (de la mi-juin à la mi-août) et en automne (de la mi-septembre à la mi-novembre), en 2021 et en 2022. Les appareils ont été placés sur le terrain lorsque les conditions météorologiques étaient les plus favorables, avec l'absence de pluie et de vent (Britzke *et al.*, 2013). Pour minimiser les interférences et les perturbations causées par la végétation, le microphone a été monté à l'extrémité d'une perche, préalablement dégagée de quelques centimètres de la végétation et de la canopée (Griffin, 1971). Le système était placé à la perpendiculaire à un tronc d'arbuste, à environ 2,5 mètres du sol (Figure 25). Les détecteurs ont été programmés pour s'allumer trente minutes avant le coucher du soleil et s'éteindre trente minutes après le lever du jour (Figure 25).

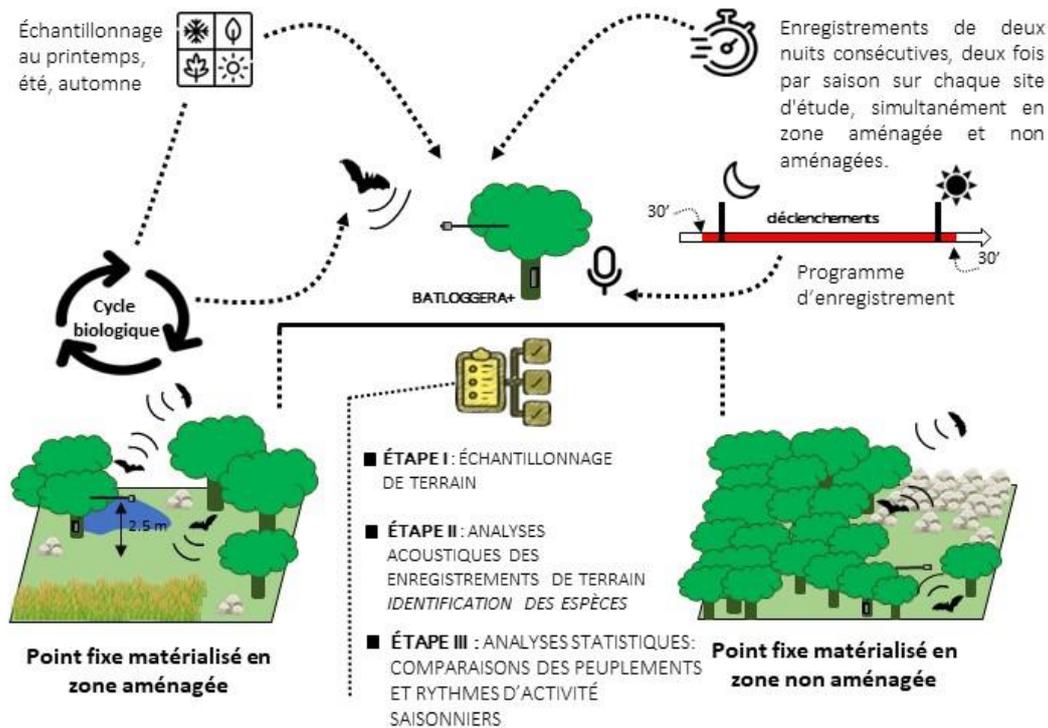


Figure 25. – Schéma de synthèse des acquisitions des données acoustiques des chauves-souris dans les garrigues. (N. Froustey, IMPCF). La méthode d'échantillonnage inclut l'usage de batloggers Elekon A+ activés en simultanément dans les zones aménagées et les zones non aménagées des sites d'étude. Les périodes d'échantillonnage couvrent le cycle biologique complet des chauves-souris en 2021 et en 2022. Les étapes successives de déterminations des enregistrements acoustiques sont présentées en Figure 26.

## 5.2.3. Expertise acoustique des enregistrements

Un processus d'analyses et de détermination des enregistrements acoustiques acquis sur le terrain a été mis en place (Figure).

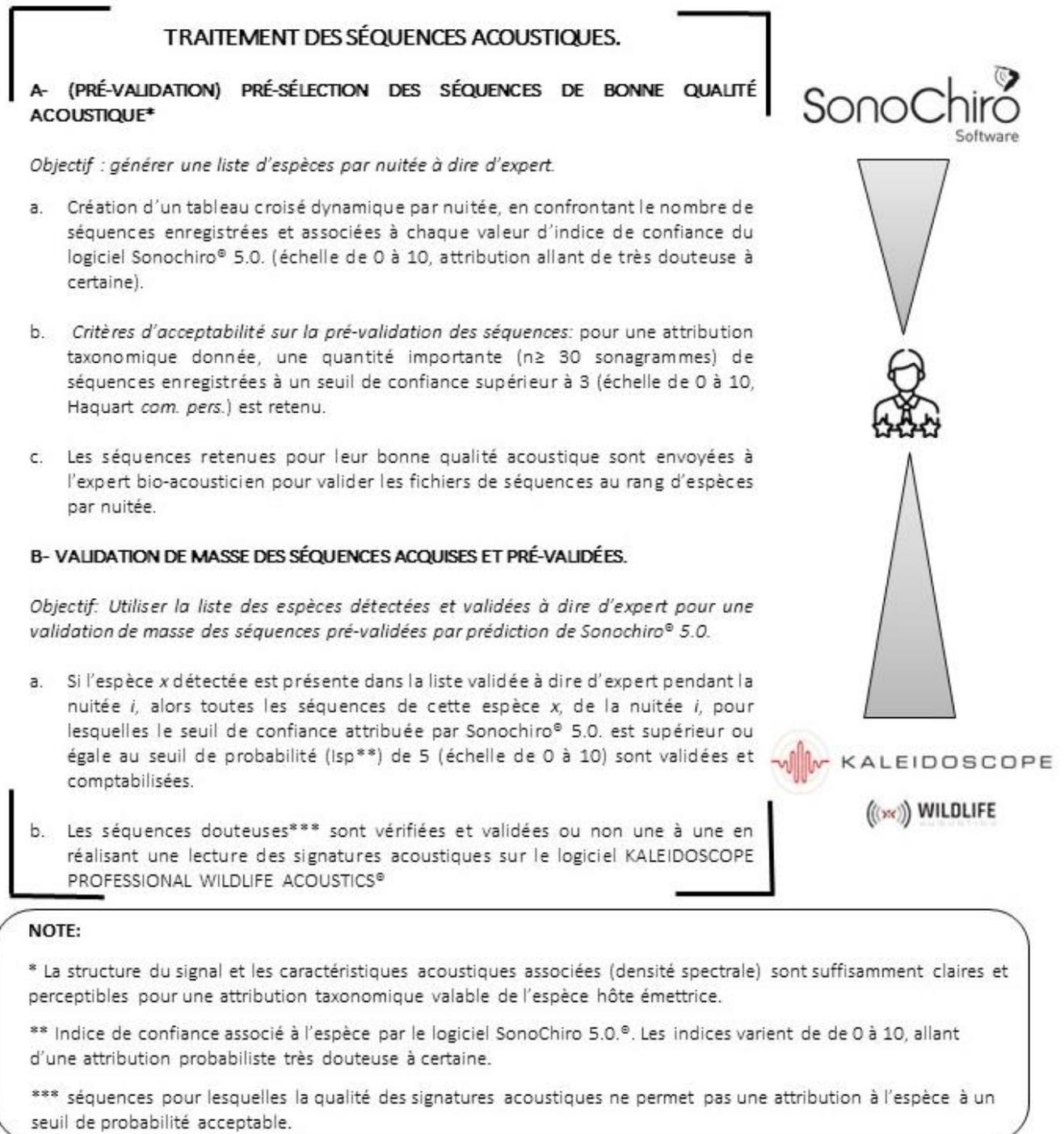


Figure 26. – Synthèse des étapes successives pour le traitement acoustique des séquences en vue de la détermination taxonomique des espèces de chauves-souris enregistrées dans les garrigues (N. Froustey, IMPCF).

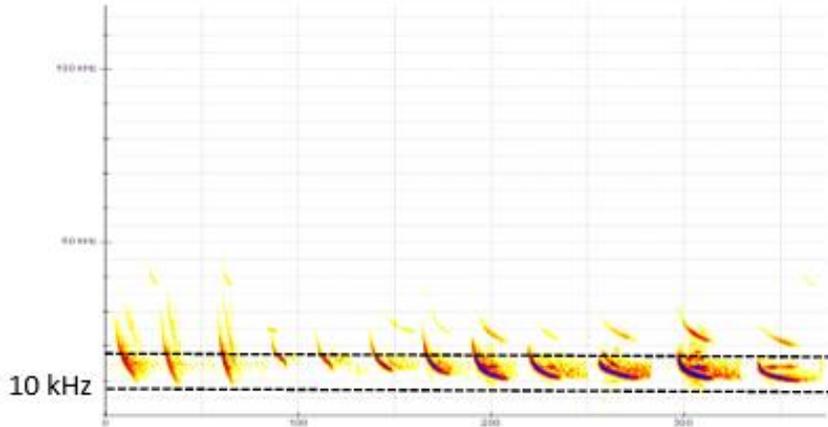
L'ensemble des données d'enregistrements ont d'abord suivi un processus de classification automatisé basé sur la caractérisation des signaux enregistrés à partir du logiciel SONOCHIRO® V.5.0 (Haquart, 2015). Pour chaque séquence, les contacts<sup>11</sup> ont bénéficié d'une succession de prédictions (Cantori, 2017). Les séquences avec les meilleures prédictions par nuitée ont été triées par date et station d'échantillonnage avant d'être envoyées à un prestataire bio-acousticien pour acquérir une liste d'espèce par nuitée à dire d'expert. Ces listes d'espèces ont ensuite été utilisées par date et station d'échantillonnage pour entreprendre une validation de masse des milliers de séquences acquises au cours des campagnes (Figure 26).

En dernière étape, certaines séquences acoustiques nécessitaient une vérification manuelle car le logiciel SONOCHIRO®V.5.0 n'était pas toujours en mesure de fournir une prédiction précise et fiable. Les signaux enregistrés dans ces séquences ont été projetés dans un spectrogramme pour mesurer plusieurs paramètres acoustiques : la fréquence initiale (Fi), la fréquence terminale (Ft), la fréquence du maximum d'énergie (FME) et la durée (Figure 27). Ensuite, ces données ont été comparées avec la nomenclature acoustique de référence de chaque espèce présente dans la région pour rechercher les correspondances et décider d'une identité à l'hôte-émetteur du signal expertisé. Ces mesures ont été réalisées à partir de l'interface du logiciel KALEIDOSCOPE PROFESSIONAL WILDLIFE ACOUSTIC® et d'un référentiel acoustique (Barataud, 2020 ; Vinet et Bas, 2023 ; Haquart, com. pers.). La caractérisation des signaux, à partir d'une série de paramètres acoustiques mesurées sur les enregistrements est présentée par espèce de chauves-souris détectée (Tableau 5).

---

<sup>11</sup> **Un contact** correspond à une série de signaux acoustiques émis par le même individu hôte sur une période donnée.

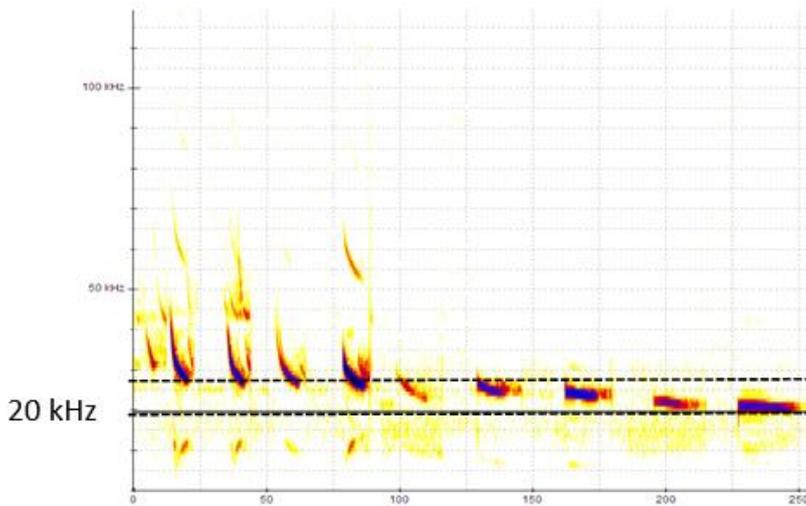
*Tadarida teniotis*



©Laurent Arthur

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie. La partie terminale de la signature est comprise entre 9,5 et 14 kHz, avec une durée allant de 10 à 20 ms, jusqu'à 24 ms.

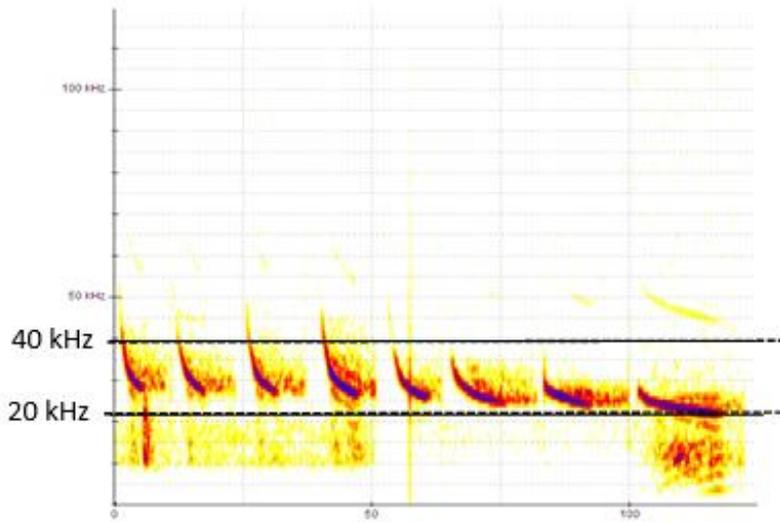
*Nyctalus leisleri*



©Laurent Arthur

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie. La partie terminale du cri est comprise entre 21 et 26 kHz avec un maximum d'énergie enregistré entre 20-30 kHz dans les milieux fermés et 21-24 kHz dans les milieux ouverts.

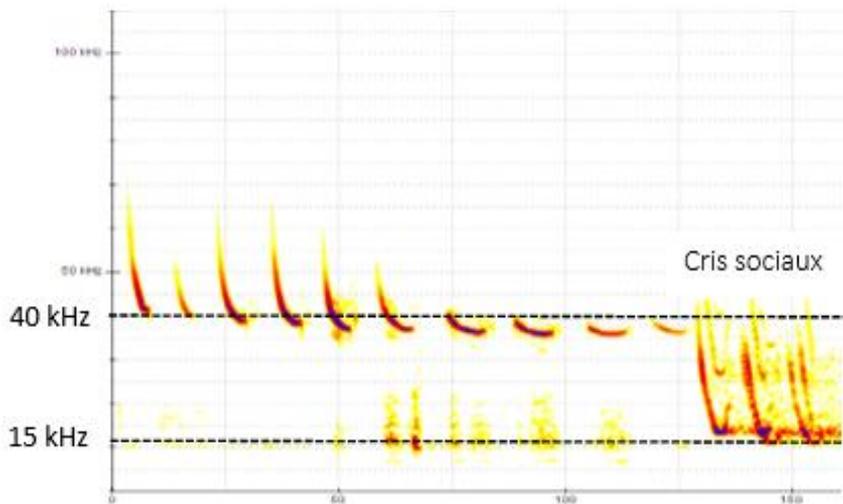
*Eptesicus serotinus*



©Laurent Arthur

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie, dure 12-14 ms et peut atteindre 23 ms. Le pic d'énergie est compris entre 23 et 30 kHz. Ces émissions sont proches des autres sérotines et de la Noctule de Leisler.

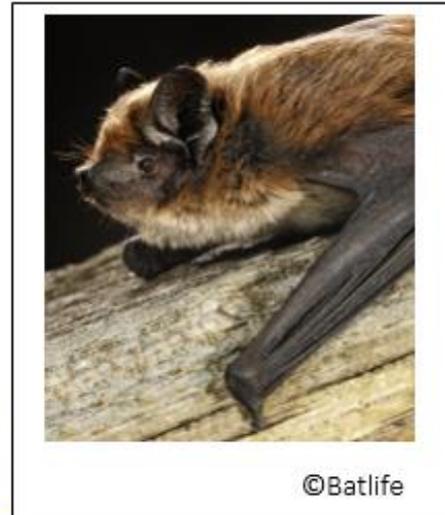
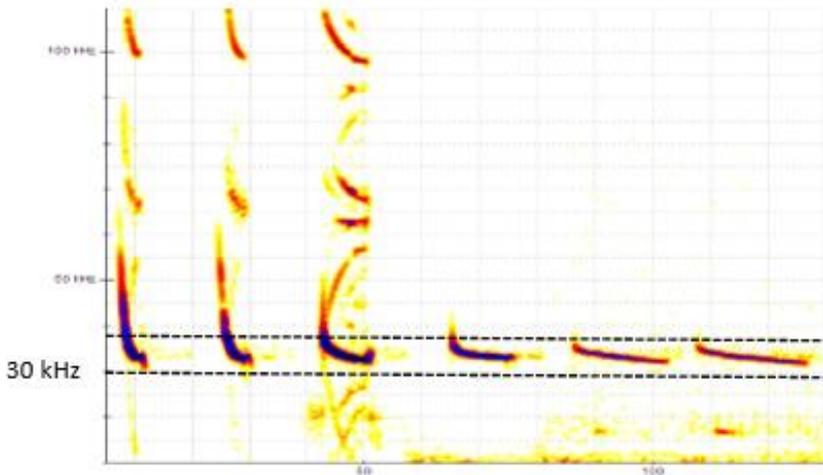
*Pipistrellus kuhlii*



©Batlife

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie. La partie terminale du signal est compris entre 34 et 39 kHz, avec une fréquence maximale d'énergie qui se situe entre 50 et 62 kHz. Son cri est en total recouvrement avec la Pipistrelle de Nathusius. Les cris sociaux se caractérisent par une trille rapide de 2-3 strophes, avec un pic d'énergie vers 14-15 kHz.

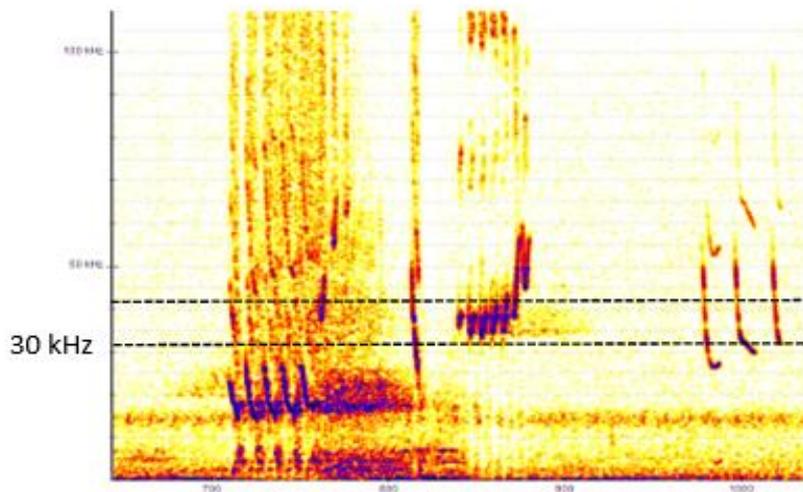
*Hypsugo savii*



©Batlife

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie. La partie terminale du signal est comprise entre 30 et 34 kHz avec un maximum d'intensité vers 32-35 kHz. Le signal est compris entre 3 et 18 ms.

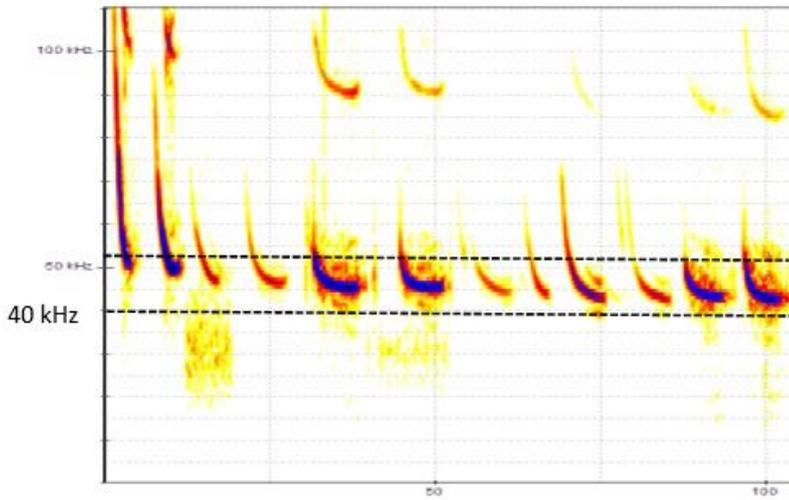
*Pipistrellus nathusii*



©Alis Photo

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie. La partie terminale du signal est comprise entre 34 et 42 kHz, avec une fréquence maximale d'énergie qui se situe entre 46 et 59 kHz. La durée du signal est entre 4 et 11 ms. Son cri est en total recouvrement avec celui de la Pipistrelle de Kuhl.

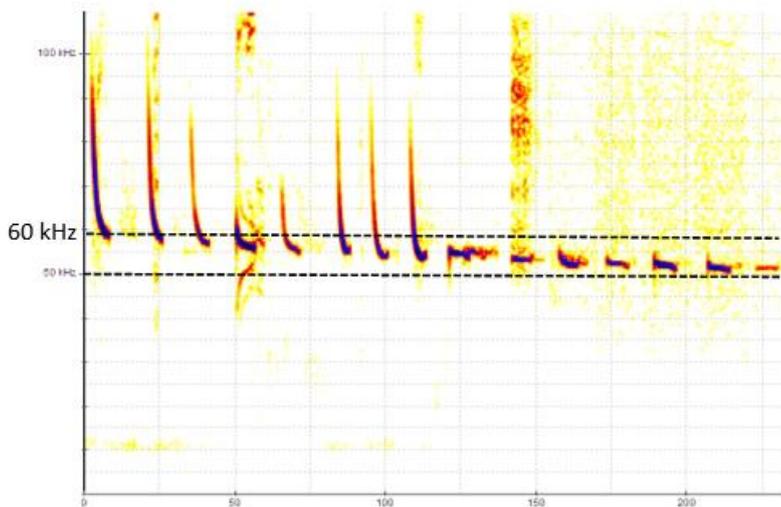
*Pipistrellus pipistrellus*



©Maren Winter

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie. La partie terminale du signal est comprise entre 42 et 51 kHz avec un maximum d'intensité vers 45-48 kHz. Le signal dure jusqu'à 8-9 ms. Les cris sociaux sont en trille de quatre à cinq cris avec un maximum d'énergie autour de 18 kHz.

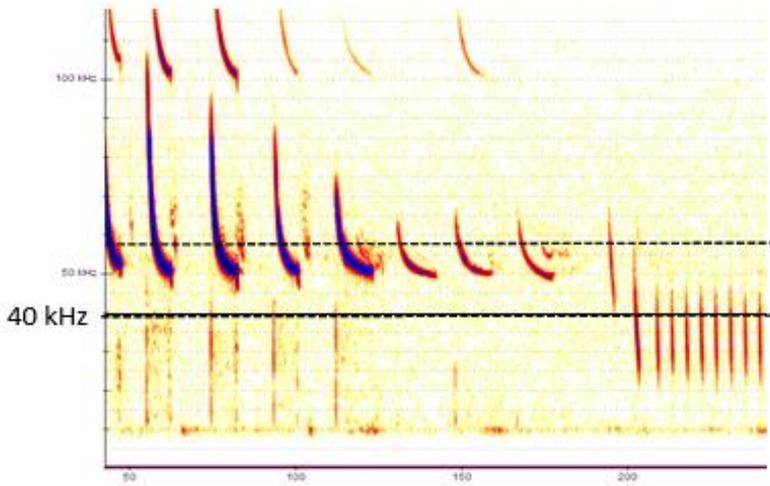
*Pipistrellus pygmaeus*



©Nature Isère

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie. La partie terminale du signal est comprise entre 52 et 60 kHz, avec un maximum d'intensité mesuré vers 55 kHz.

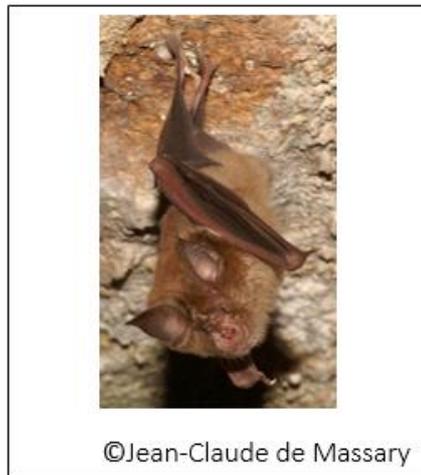
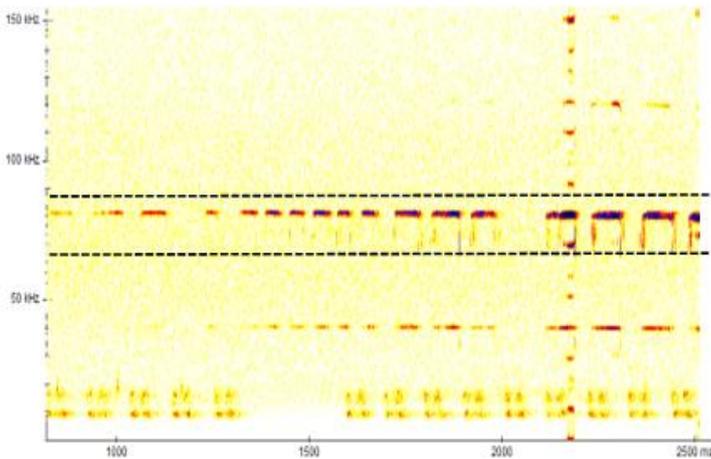
*Miniopterus schreibersii*



©Laurent Arthur

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée aplanie, d'une durée de 2 à 15 ms avec une fréquence terminale comprise entre 50 à 53 kHz. Le domaine d'émission est en recouvrement avec les pipistrelles communes et sopranes mais les signaux de celles-ci dépassent rarement les 8 ms.

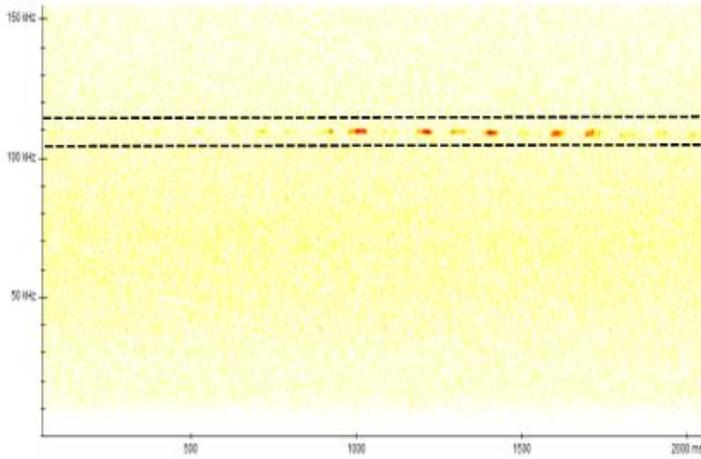
*Rhinolophus ferrumequinum*



©Jean-Claude de Massary

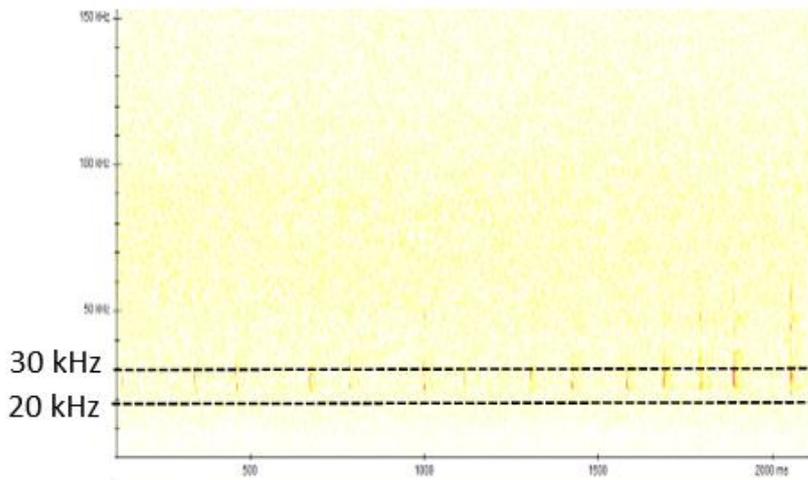
**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence constante et varie de 78 à 85 kHz, avec une harmonique inférieure vers 40 kHz. Le signal est en forme d'agrafe inversée.

*Rhinolophus hipposideros*



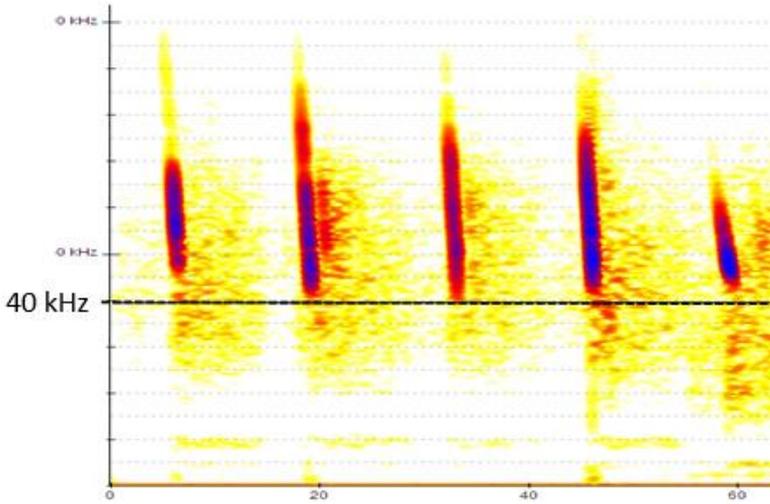
**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence constante et varie de 106 à 116 kHz.

*Plecotus austriacus*



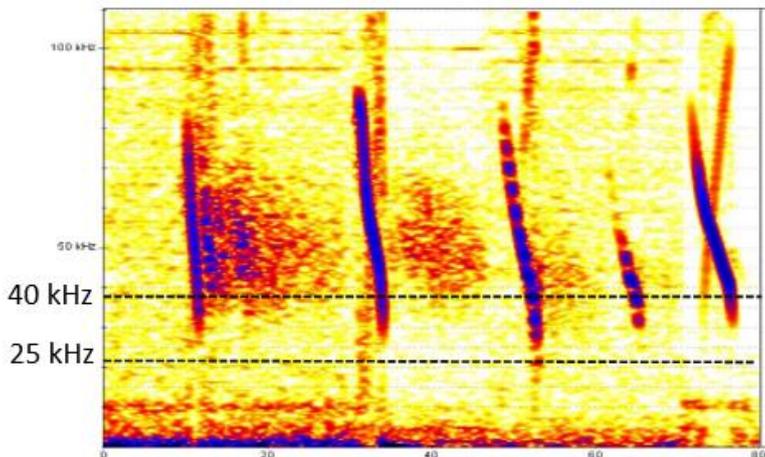
**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée abrupte et les fréquences terminales varient de 18 à 28 kHz, en alternance durant 1 à 7 ms.

*Myotis emarginatus*

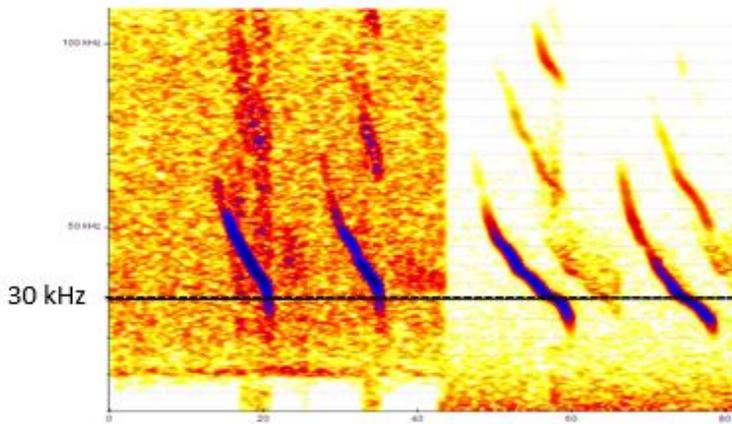


**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée abrupte formant une signature acoustique verticale presque linéaire allant de 35 à 70 kHz. Le signal est de courte durée (1,5 à 4 ms) avec une fréquence terminale comprise entre 35 et 40 kHz avec un maximum d'énergie de  $65,4 \text{ kHz} \pm 2,6$  en milieux fermés et  $55,2 \text{ kHz} \pm 4,9$  en milieux ouverts.

*Myotis daubentoni*

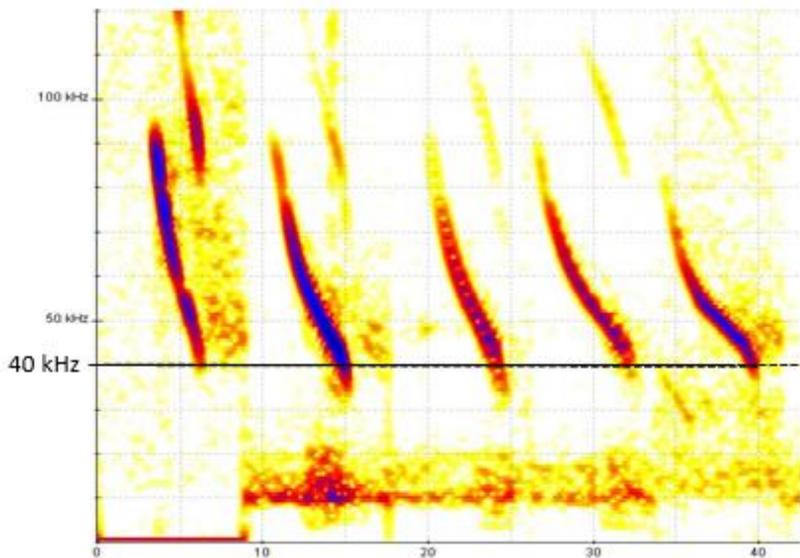


**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée abrupte formant parfois des modulations sigmoïdes régulières. La fréquence terminale du signal est comprise entre 25 et 30 kHz avec un maximum d'énergie de  $46,5 \text{ kHz} \pm 3,5$  dans le feuillage,  $61,1 \text{ kHz} \pm 6,2$  dans les milieux fermés et  $49,1 \pm 1,1 \text{ kHz}$  dans les milieux ouverts.

*Myotis bechsteinii*

©imageBROKER

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée abrupte formant une bavure descendante dans l'audible (< 20 kHz). La fréquence terminale est comprise entre 20 et 35 kHz avec un maximum d'énergie de  $61.8 \text{ kHz} \pm 5,5$  en milieux fermés et  $42.5 \text{ kHz} \pm 5,1$  en milieux ouverts. Cette fréquence diminue avec l'allongement des cris.

*Myotis capaccini*

©Laurent Arthur

**Critères de détermination.** — Le signal est en fréquence modulée abrupte formant parfois des modulations d'amplitudes sinusoïdales. La fréquence terminale du signal est comprise entre 35 et 40 kHz avec un maximum d'énergie de 53 ou 64,5 ou 74,4 ou 86 kHz en milieux fermés et de 46 à 55 kHz en milieux ouverts.

Figure 27. — Référentiels acoustiques de quelques espèces de chauves-souris européennes. Les fréquences modulées caractéristiques des 16 espèces de chauves-souris détectées dans les garrigues sont présentées (N. Froustey, IMPCF).

Tableau 5. —Données acoustiques mesurées dans les enregistrements des 16 espèces chauves-souris détectées pendant l'étude. Légende. Fi = fréquence initiale, Ft= fréquence terminale FME= fréquence maximale d'énergie ; Durée= durée du signal : kHz = kilohertz ; ms=milliseconde.

espèces	Fi	Ft	FME	Durée
<i>Tadarida teniotis</i>	20 kHz ± 10	9-14 kHz	14-17 kHz	10-20 ms
<i>Nyctalus leisleri</i>	30 kHz ± 5	21-26 kHz	21-30 kHz	4-12 ms
<i>Eptesicus serotinus</i>	41 kHz ± 6	22-26 kHz	23-30 kHz	12-14 ms
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	41 kHz ± 12	34-39 kHz	50-62 kHz	4-7 ms
<i>Hypsugo savii</i>	45 kHz ± 10	30-34 kHz	32-35 kHz	3-18 ms
<i>Pipistrellus nathusii</i>	50 kHz ± 9	34-42 kHz	46-59 kHz	4-11 ms
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	65 kHz ± 12	42-51 kHz	45-48 kHz	8-9 ms
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	68 kHz ± 10	52-60 kHz	55-62 kHz	4-7 ms
<i>Miniopterus schreibersii</i>	71 kHz ± 10	50-53 kHz	45-48 kHz	2-15 ms
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	66 kHz ± 4	78-85 kHz	80-82 kHz	11-53 ms
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	96 kHz ± 3	106-116 kHz	105-110 kHz	13-45 ms
<i>Plecotus austriacus</i>	25 kHz ± 15	18-28 kHz	35-40 kHz	1-7 ms
<i>Myotis emarginatus</i>	60 kHz ± 15	35-40 kHz	51-67 kHz	2-4 ms
<i>Myotis daubentonii</i>	70 kHz ± 20	25-30 kHz	45-62 kHz	3-4 ms
<i>Myotis bechsteinii</i>	85 kHz ± 15	20-35 kHz	40-65 kHz	5-12 ms
<i>Myotis capaccinii</i>	90 kHz ± 9	35-40 kHz	55-73kHz	3-5 ms

#### 5.2.4. Analyse des données

Les enquêtes de terrain ont permis de constituer un jeu de données complet composé d'un ensemble de séquences acoustiques de chauves-souris, avec des informations de géolocalisation, de la date et de l'heure d'acquisition. Les caractéristiques biologiques et fonctionnelles de chaque espèce ont été détaillées en s'appuyant sur les connaissances diffusées dans EuroBaTrait 1.0 (Froidevaux *et al.*, 2023), aux Atlas régionaux et aux encyclopédies les plus complètes (*e.g.* Dietz *et al.*, 2009 ; Russo, 2023). Nous avons enfin renseigné le statut de conservation de chaque chauve-souris à l'échelle nationale (UICN France *et al.*, 2017).

Des différences entre les indices de richesse spécifique ont été recherchées dans les zones, les sites et les saisons. Ensuite, l'activité saisonnière des chauves-souris a été étudiée et nous avons choisi de séquencer les données en minute positive (Miller, 2001). Dans les enregistrements, l'incrémentation du comptage par espèce est fixée à un contact pour une minute donnée. Le nouveau jeu de données est constitué du nombre de minutes positives d'enregistrement des espèces pendant les nuits d'enquête, par saison, à la fois dans la zone aménagée et dans la zone non aménagée de chaque site. Les GLMMs ont été utilisés pour

évaluer et quantifier leur effet sur l'activité des chauves-souris (exprimée en minutes positives horaires), en prenant en compte les heures d'enregistrement au nombre de nuitées échantillonnées. Une structure de correction négative binomiale tronquée a été utilisée pour l'analyse des données de cette étude, tenant compte des comptages tronqués à l'heure de la nuitée, avec une sur dispersion mesurée sur les données. Les ratios logarithmiques moyennant les coefficients de chaque groupe ont été estimés à partir des modèles GLMMs pour quantifier l'amplitude de l'effet de la zone, de la saison et du site sur la variable d'activité.

### 5.3. Échantillonnage des petits mammifères terrestres

Les espèces regroupées sous le terme de « petits » mammifères terrestres ciblées dans ces inventaires sont les Eulipotyphles et les Rongeurs, souvent désignés sous le terme de « micromammifères » et les petits et méso carnivores, incluant les familles *Mustelidae* : la Belette d'Europe (*Mustela nivalis*), le Blaireau eurasiatique (*Meles meles*), la Fouine (*Mustela foina*), le Putois d'Europe (*Mustela putorius*), *Viverridae* : la Genette commune (*Genetta genetta*), et *Canidae* : le Renard roux (*Vulpes vulpes*), (Léger et Ruetter, 2010 ; Ruetter *et al.*, 2015 ; Calenge *et al.*, 2015 ; Calenge *et al.*, 2016). Leur présence et leur comportement participent aux fonctionnements des écosystèmes forestiers (Pearce et Venier, 2005). Par exemple, ils agissent sur la dispersion et l'enfouissement des graines et, participent à la décomposition de la matière organique du sol (Delzons, 2010). Dans les réseaux trophiques, les micromammifères sont des proies de prédilection pour les méso-carnivores et pour les rapaces (Blanco 1998, Díaz *et al.*, 1996). Aussi, ces cortèges d'espèces réagissent aux perturbations environnementales, ce qui en font des sujets d'intérêt pour notre étude (*e.g.* Pocock et Jennings, 2008 ; Torre *et al.*, 2022). Ils présentent une grande variabilité écologique, manifestée par la diversité de leurs régimes alimentaires et de leurs comportements de vie.

En France, les connaissances relatives à l'écologie et la biogéographie des petits mammifères terrestres demeurent limitées. Jusqu'au début des années 2000, il existait peu d'informations sur leurs aires de répartition sur le territoire national. Les connaissances actuelles montrent que les peuplements de micromammifères des taillis méditerranéens à supra-méditerranéens sont relativement pauvres (*e.g.* Orsini, 1990). Il est mentionné que le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) est le rongeur opportuniste granivore et insectivore qui domine l'habitat de garrigues. Dans ces milieux, il cohabite également avec la souris d'Afrique

du Nord (*Mus spretus*) et la souris grise (*Mus musculus*), deux espèces granivores des milieux ouverts (Treussier, 1975 ; Orsini, 1981, 1990 ; Torre, 2004). À la différence des espèces de micromammifères, les connaissances sur la répartition des petits et méso carnivores dans les régions méditerranéennes sont dispersées dans la littérature et la répartition de ces espèces dans l'habitat de garrigues (*au sens strict*) n'est pas suffisamment documenté. Dans ces paysages, il est rapporté que la Genette commune se porte bien, avec un foyer de répartition en expansion et colonisant progressivement l'arc méditerranéen français sous l'effet de la déprise agricole (données de répartition 1991-2008, Léger et Ruetter, 2010). Les données les plus récentes indiquent qu'elle occuperait le Vaucluse, la Camargue, l'est des Bouches-du-Rhône, l'ouest et le Nord du Var et de façon plus localisée les Alpes-Maritimes, les Alpes de Haute Provence et même les Hautes Alpes (Souret et Riols, 2018). La Fouine cohabite bien avec la Genette commune et ces dernières sont assez communes dans les régions Auvergne-Rhône-Alpes et Provence-Alpes-Côte-d'Azur (Jenin et Bonjean, 2010). Elles seraient favorisées par l'expansion des forêts méditerranéennes de chênes verts sous futaie fermés (Lautier, 2012). Il existe très peu d'informations sur la Martre des pins (*Martes martes*) pour laquelle vraisemblablement quelques observations insolites en Camargue ont été publiées (Olivier *et al.*, 2007), mais à ce jour aucune donnée n'a été enregistrée dans les habitats de garrigue. De même, le Putois d'Europe est beaucoup plus rare en région méditerranéenne, où il est présent en faible densité et sa distribution est très hétérogène et probablement fragmentée (Rigaux, 2017). La Belette d'Europe prospère dans un large gradient d'habitats, et sa présence se prête bien aux garrigues. Cependant, ses densités de population sont étroitement liées à celles des Rongeurs (Savouré-Soubelet *et al.*, 2011). Quant au Renard roux, une enquête nationale en 2013 montre que l'évolution des densités est stable, voire en augmentation, sur l'ensemble du territoire national (Ruetter *et al.*, 2015). Enfin, le Blaireau eurasiatique est une espèce anthropophile et commune des paysages agricoles, mais sa présence est fortement liée à la disponibilité des points d'eau et à l'abondance des vers de terre, même s'il apprécie également les zones boisées et les plaques rocheuses pour construire son terrier (Lebourgeois, 2020).

Les précédentes études en région méditerranéenne ont évoqué de nombreuses difficultés méthodologiques pour l'inventaire des petits mammifères terrestres dans les garrigues. Leur activité est intrinsèquement variable et conditionnée par divers facteurs saisonniers, climatiques et environnementaux (Torre, 2004). Dans la planification d'études visant à détecter

efficacement ces espèces discrètes, la période d'étude, le choix des matériels d'échantillonnage, la disposition des pièges sur le terrain et le temps consacré à l'effort de piégeage sont des paramètres difficiles à appréhender (Quéré et Le Louarn, 2011 ; Poitevin et Quéré, 2018 ; Richard, 2018). Les auteurs évoquent souvent que les campagnes d'inventaire ne permettent que d'obtenir des résultats partiels sur le fonctionnement des communautés. Plus généralement, les espèces de petits mammifères terrestres (*i.e.* les micromammifères et les méso carnivores) sont difficiles à étudier, car leur biologie, leur comportement et parfois même leur écologie ne facilitent pas leur détection en milieu naturel.

### 5.3.1. Objectifs de l'étude

L'objectif de cette étude visait à adapter et évaluer dans les garrigues françaises la méthode d'inventaire indirecte non invasive développée et optimisée depuis plus de 10 ans par le GREGE (Fournier-Chambrillon *et al.*, 2019). Cette méthode repose sur l'utilisation d'une combinaison de capteurs non invasifs de tailles et de formes variées, positionnés au sol le long d'un transect dans la végétation. Ces capteurs sont visités librement par les différentes espèces et ne provoquent donc aucun dérangement. Pendant les relevés, les indices de présence (*i.e.* les empreintes, les fèces, les poils) des petits mammifères terrestres sont récoltés puis pour les fèces et les poils, l'ADN des taxons hôtes est identifié à l'aide de séquençage nouvelle génération à haut débit (*metabarcoding*) et des outils bio-informatiques associés. Par ailleurs, les empreintes d'animaux ont fait l'objet d'une expertise grâce à une clé d'identification développée par le GREGE (Fournier *et al.*, inédit). De plus, nous avons complété l'inventaire avec des pièges photographiques pour recueillir des données supplémentaires sur la détection d'espèces de petits et méso carnivores. Cette étude représente une occasion de mettre à l'épreuve une nouvelle méthode d'inventaire dans les garrigues, tout en évaluant son efficacité opérationnelle et sa reproductibilité dans des environnements restreints par la densité végétale. Un point essentiel de cette recherche est de comparer l'utilité des différentes techniques de collecte d'indices de présence et d'évaluer leur efficacité. En outre, cette étude permettra d'actualiser les connaissances scientifiques sur la composition des peuplements de petits mammifères terrestres dans les habitats de garrigues, en mettant l'accent sur des comparaisons taxonomiques des garrigues entre les zones aménagées et non-aménagées.

## 5.3.2. Collecte de données

Le dispositif d'inventaire était composé d'une combinaison de six matériels décrits dans le Tableau 6. Chaque matériel utilisé était conçu et appâté pour cibler et attirer un cortège spécifique de petits mammifères terrestres dans l'habitat de garrigues.

Tableau 6. — Synthèse détaillée des modèles de capteurs d'indices de présence des petits mammifères terrestres déployés dans les garrigues françaises et du piège photographique.

Nom du capteur et abréviation	Système de collecte	Matériel collecté	Dimensions (cm)	Section	Appât utilisé	Cortège ciblé
MUSA_D40 (MU40)	Plaquette adhésive	Poils	L = 10 Ø = 4	circulaire	Asticots	Soricidés
MIX_D40 (MIX40)	Plaquette adhésive	Poils	L = 10 Ø = 4	circulaire	Boulettes carnées	Soricidés et Rongeurs
RONG_D50 (R50)	Plaquette adhésive	Poils	L = 10 Ø = 5	circulaire	Boulettes carnées	Rongeurs : Muridés et Cricétidés (Arvicolinés)
Tube à fèces (TF)	Interface de cailloux espacés	Fèces	L = 20 l=h = 4	rectangulaire	Asticots	Soricidés
Tunnel à empreintes (TE)	Feutrine (encre) et Feuilles papier, plaquettes adhésives	Empreintes, fèces, poils	L= 100 l = 14.5 h=20	rectangulaire	Huile de saumon et d'anchois	Généraliste Petits carnivores et micromammifères
Piège photographique <i>Bolygard SG 2060 X</i> (SG)	Prise photographique	Image photographique	-	-	Huile de saumon et d'anchois	Généraliste toute faune

Les tubes-capteurs de type *MU40*, *MIX40* et *R50* sont des petits cylindres en PVC dans lesquels est fixé un appât carné enveloppé dans une gaze (asticots ou boulette carnée<sup>12</sup>). L'appât est fixé à l'intérieur du tube grâce à une fente latérale prévue à cet effet pour renforcer l'attractivité du capteur à la visite ultérieure d'animaux (Figure 28). Une plaquette plastique rectangulaire revêtue d'un adhésif de haute résistance est placée par opposition de l'appât à l'intérieur du piège pour faciliter la collecte de poils (Figure 28).

<sup>12</sup> **Boulette carnée** — Appât de synthèse constitué d'une pâte à base de farines, de graines, de protéines, d'arômes olfactifs et d'additifs. Cet appât est souvent utilisé pour la pêche à la carpe.

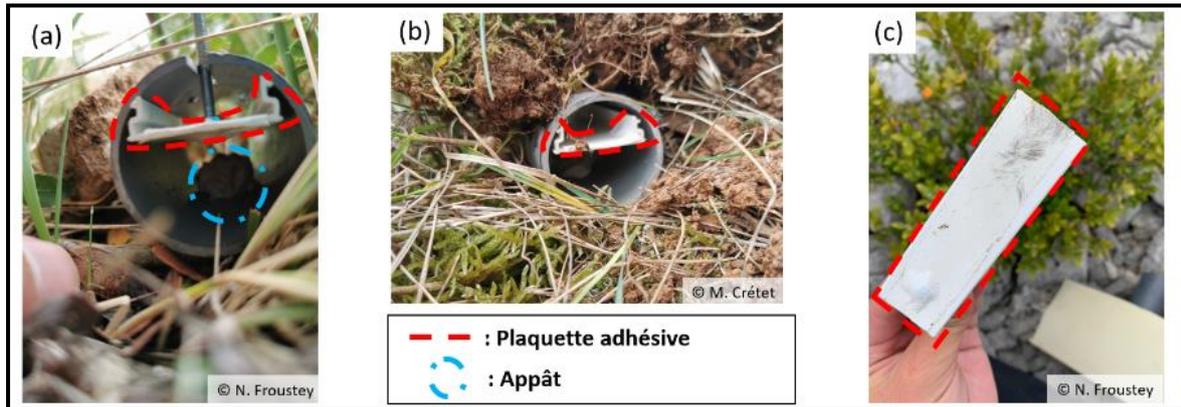


Figure 28. — Tubes capteurs en PVC déployés en garrigues françaises pour la récolte de poils de petits mammifères terrestres. (a) Intérieur d'un capteur RONG\_D50. (b) Capteur actif MUSA\_D40. (c) Retrait d'une plaquette adhésive marquée par des traces de poils lors d'un contrôle. (M. Crétet & N. Froustey, IMPCF).

Les *tubes capteurs de fèces (TF)* sont de forme rectangulaire (Figure 29). Ils sont dotés d'une plaque supérieure amovible pour inspecter l'intérieur du capteur et faciliter la récolte des fèces. Ils sont aussi constitués d'une fente latérale pour accueillir et fixer l'appât d'asticots enveloppé au préalable dans une gaze. La partie inférieure du capteur est aménagée de petits cailloux collés les uns à côté des autres pour piéger les fèces dans de petites anfractuosités au cours des visites.

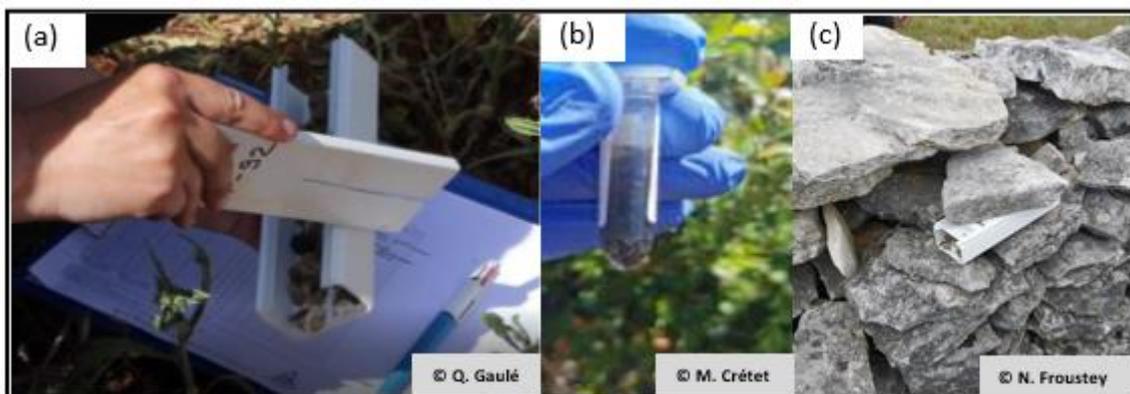


Figure 29. — Tube capteur de fèces (TF) utilisé au cours des campagnes d'inventaire de petits mammifères terrestres. (a) L'opérateur a extrait la plaquette amovible supérieure pour contrôler le contenu du piège. (b) Récolte de fèces issu d'un tube-capteur TF avec les précautions d'usage, dans un micro-tube Eppendorf contenant de l'éthanol à 96%. (c) Un tube-capteur TF activé dans un muret (M. Crétet, Q. Gaulé & N. Froustey, IMPCF).

Les *tunnels à empreintes (TE)* sont des constructions artisanales en bois (Figure 30). Ces dispositifs peuvent capter simultanément des poils, des fèces et des empreintes d'animaux qui les visitent (Figure 30). Ce capteur initialement développé par Marchesi *et al.*, (2014) pour l'inventaire de la Belette d'Europe puis réadapté par le GREGE pour l'inventaire de diverses espèces de mammifères semi-aquatiques et petits carnivores, il a été utilisé dans cette étude pour détecter les méso carnivores dans les garrigues. Du fait de ses dimensions étroites, il n'est pas adapté à la détection des méso-carnivores (le Blaireau eurasien, le Renard roux) mais peut être fréquenté par des micromammifères. La partie inférieure du dispositif est équipée d'une plaque en bois amovible sur laquelle est fixée une feutrine imbibée d'encre<sup>13</sup>, d'une feuille réactive à l'entrée et à la sortie du tunnel et de deux plaquettes en plastique revêtues d'un adhésif haute résistance (la partie basse de la plaquette inclinée était à 6,5 cm et la partie haute à 9 cm au-dessus de la plaquette amovible) insérées dans deux fentes latérales inclinées de 45° par rapport à l'axe du sol (Figure 30). Un système de trappe est aménagé au centre latéral du capteur pour y loger un appât renforcé en huile de saumon et d'anchois.

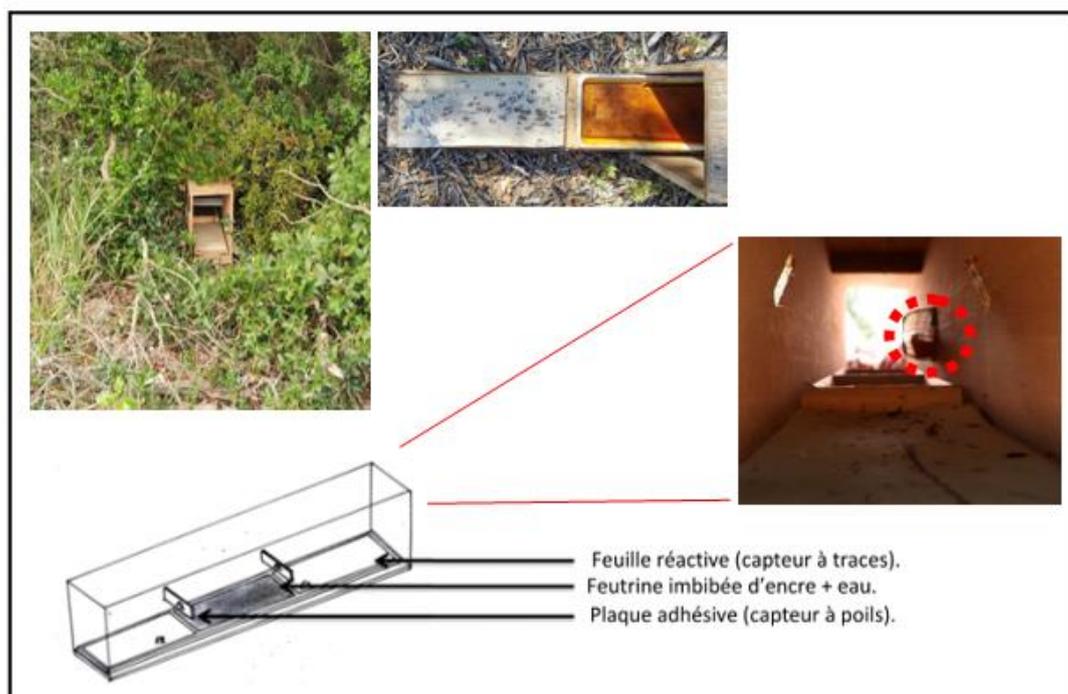


Figure 30. — Schéma d'un tunnel à empreintes (TE) en bois équipé d'un double capteur à empreintes et poils. (Baduel C. & Maurie V., GREGE).  La loge à appât.

<sup>13</sup> La composition de l'encre utilisée comprend du nitrate de fer, du Nonidet, du PEG et de l'eau, avec une masse volumique de 1,15 g/ml. (Ferrand, 2019).

Des pièges photographiques *BOLYGARD SG 2060 X* ont été intégrés au protocole afin de créer un indicateur comparatif de présence pour toutes les espèces pouvant fréquenter le milieu. Les pièges ont été associés à un dispositif de renforcement d'appât à base d'huile de saumon et d'anchois fixé au sol (Figure 31).

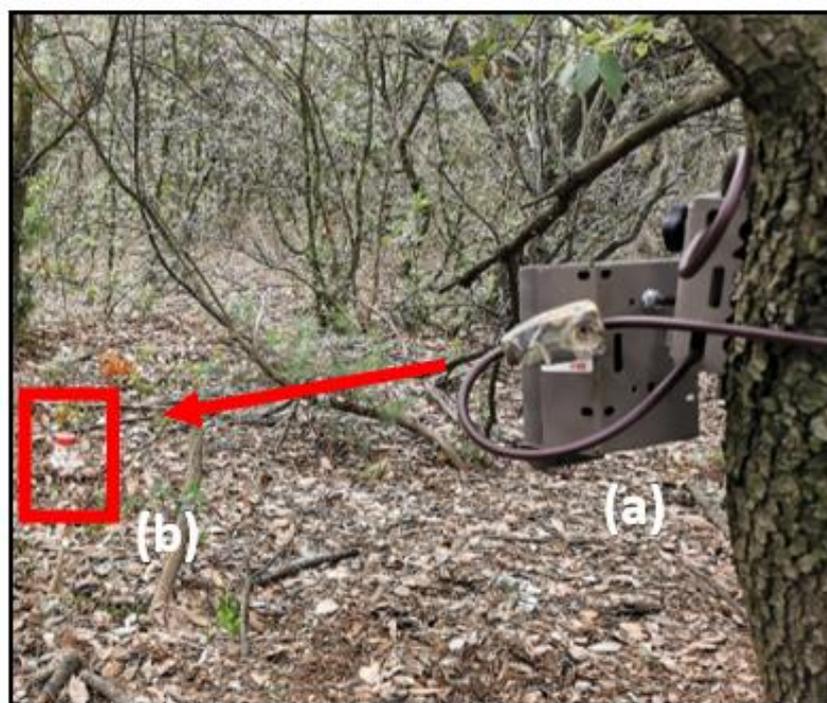


Figure 31. — Schéma de pose des pièges photographiques au cours des campagnes d'inventaire des petits mammifères. (a) Piège photographique BOLYGARD SG 2060 X inséré dans un caisson de protection. (b) Appât fixé au sol renforcé par une puissante solution odorante à base d'huile de saumon et d'anchois. (N. Froustey, IMPCF).

Le choix pour l'échantillonnage des milieux s'est porté à l'utilisation d'une combinaison de matériels de captage par station. Les zones (aménagées ou non aménagées) de 30 hectares ont été fractionnées en stations d'échantillonnage de 1 hectare. Le choix d'un nombre de matériels posés par unité de surface échantillonnée permet de standardiser la méthode en assurant une pression d'échantillonnage constante entre les zones et entre les sites. Pour chaque campagne d'inventaire, deux stations d'échantillonnage ont été sélectionnées par zone aménagée ou non aménagée et par site d'étude (Figure 32a). Les stations ont été identifiées par tirage aléatoire stratifié sans remise, en prenant en compte les contraintes d'accessibilité dans la végétation. Chaque station a été échantillonnée le long d'un transect pendant deux semaines, avec un relevé hebdomadaire avant le retrait (Figure 32). Les interventions de terrain ont mobilisé à

minima deux opérateurs par station échantillonnée. Sur le terrain, chaque matériel de captage était marqué avec un identifiant numérique unique annoté au stylo indélébile. Pour faciliter la localisation sur le terrain, une rubalise distincte était attachée dans la végétation au plus près de chaque dispositif de captage, incluant la prise d'un point GPS identifié et reporté sur une carte IGN.

Dans chaque station, le transect était équipé de cinq tubes capteurs *MU40*, cinq tubes capteurs *MIX40*, cinq tubes capteurs *R50*, quinze tubes capteurs à fèces (*TF*), cinq tunnels à empreintes (*TE*) et deux pièges photographiques (*SG*) ciblés sur appât (Figure 32b). Les matériels ont été posés au sol en adoptant une progression sinueuse dans la végétation le long d'un transect virtuel d'environ 100 mètres (Figure 32b). Nous avons veillé à alterner la typologie des tubes capteurs pendant les poses pour homogénéiser les chances des visites le long du transect et le matériel était déployé dans 11 types d'emplacements caractéristiques des garrigues: (1) sur des amas rocailloux ; (2) sur des amas rocailloux sous végétation buissonnante ; (3) à proximité de bois mort au sol ; (4) contre un bâti ancien (capitelle, muret en pierres sèches) ; (5) dans une coulée d'animaux ; (6) à proximité d'une lisière ou d'un écotone en veillant à identifier les ruptures de structure de végétation dans le paysage ; (7) dans un milieu ouvert de faible dimension, c'est-à-dire un îlot d'ouverture, dégarni de végétation haute et arbustive ; (8) contre un pied d'arbre ou d'un arbrisseaux, (9) sous un îlot de végétation buissonnant et dense, (10) sous une végétation basse et clairsemée (< 0,5 m).

Chaque relevé a fait l'objet d'un contrôle des matériels posés. Les fèces collectées ont été directement conditionnées sur le terrain dans des micro-tubes (2 ml), remplis d'éthanol 96%, dûment étiquetés et rassemblés dans un sachet par station d'échantillonnage. Sur le terrain, nous avons veillé à utiliser des gants stériles et à les remplacer entre chaque relevé et par type de capteurs dans une même station. De la même façon, des pinces à prélever ont été utilisées pour collecter les fèces puis désinfectées avec de l'eau de javel et cautérisées entre chaque relevé de capteurs. Les plaquettes de poils collectées ont été protégées avec leur film de protection initial et conditionnées dans des enveloppes individuelles portant les références du dispositif de captage correspondant et regroupées par transect. En laboratoire, les poils ont été extraits à l'aide d'une pince à prélever préalablement stérilisée et placés dans des micro-tubes de 2 ml remplis d'éthanol 96% étiquetés en vue des analyses ultérieures. Tous les poils d'une même station ont été regroupés par type de capteurs dans un seul échantillon pour les analyses

génétiques. De même, toutes les fèces d'une même station ont été regroupées par type de capteurs dans un seul échantillon pour les analyses génétiques.

Ces échantillons ont ensuite été envoyés au partenaire du GREGE, le laboratoire GeCoLAB de l'Université de Liège ([www.gecolab.weebly.com/](http://www.gecolab.weebly.com/)), qui est chargé de la réalisation des analyses génétiques par *metabarcoding* et du rendu des résultats bruts d'identification. Ces analyses génétiques ont été réalisées en quatre étapes : (1) l'extraction de l'ADN à partir de l'échantillon biologique ; (2) l'amplification par PCR de courts segments d'ADN mitochondrial (environ 200 paires de base) très variables du gène cytochrome oxydase 1 (CO1), préalablement sélectionnés afin de pouvoir identifier la majorité des espèces de vertébrés et invertébrés connus. Cette amplification a été rendue possible grâce à la production d'amorces universelles permettant de s'accrocher sur la plupart des fragments de ce génome de vertébrés et d'invertébrés; (3) le séquençage à haut débit de l'ADN (séquençage rapide de milliers à des millions de molécules d'ADN simultanément, en déterminant l'ordre unique et spécifique des bases des acides nucléiques) pour déterminer la séquence nucléotidique du segment ADN amplifié ; (4) la comparaison, grâce à des outils bio-informatiques, des amplicons obtenues aux séquences de référence disponibles dans les bases de données publiques de référence (BOLD : [www.boldsystems.org/index.php](http://www.boldsystems.org/index.php) et GenBank : [www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/)), dans lesquelles sont regroupées une importante quantité de séquences de référence (code-barres ADN), et surtout aux séquences de référence de la base de données privée « GeCoLAB/GREGE » (qui ont constitué leur propre banque privée de séquences génétiques, notamment pour une dizaine d'espèces de micro et petits mammifères, à partir de prélèvements de spécimens certifiés, issus de leur réseau de collaborateurs). À partir de ces comparaisons, la dernière étape, réalisée par le GREGE, consiste à assigner chaque séquence obtenue à une espèce, en tenant compte à la fois du pourcentage d'identité pondérée (*best\_identity*)<sup>14</sup> avec les séquences de référence ( $\geq 98\%$ ), mais également du nombre de copies amplifiées de la séquence ( $\geq 150$  copies).

---

<sup>14</sup> Le pourcentage d'identité des séquences est pondéré par le pourcentage de recouvrement des séquences alignées. C'est d'abord, regarder le nombre de base qui se superposent (taux de couverture), puis l'opérateur vérifie si les bases superposées sont similaires ou non (% de match ou % d'assignation).

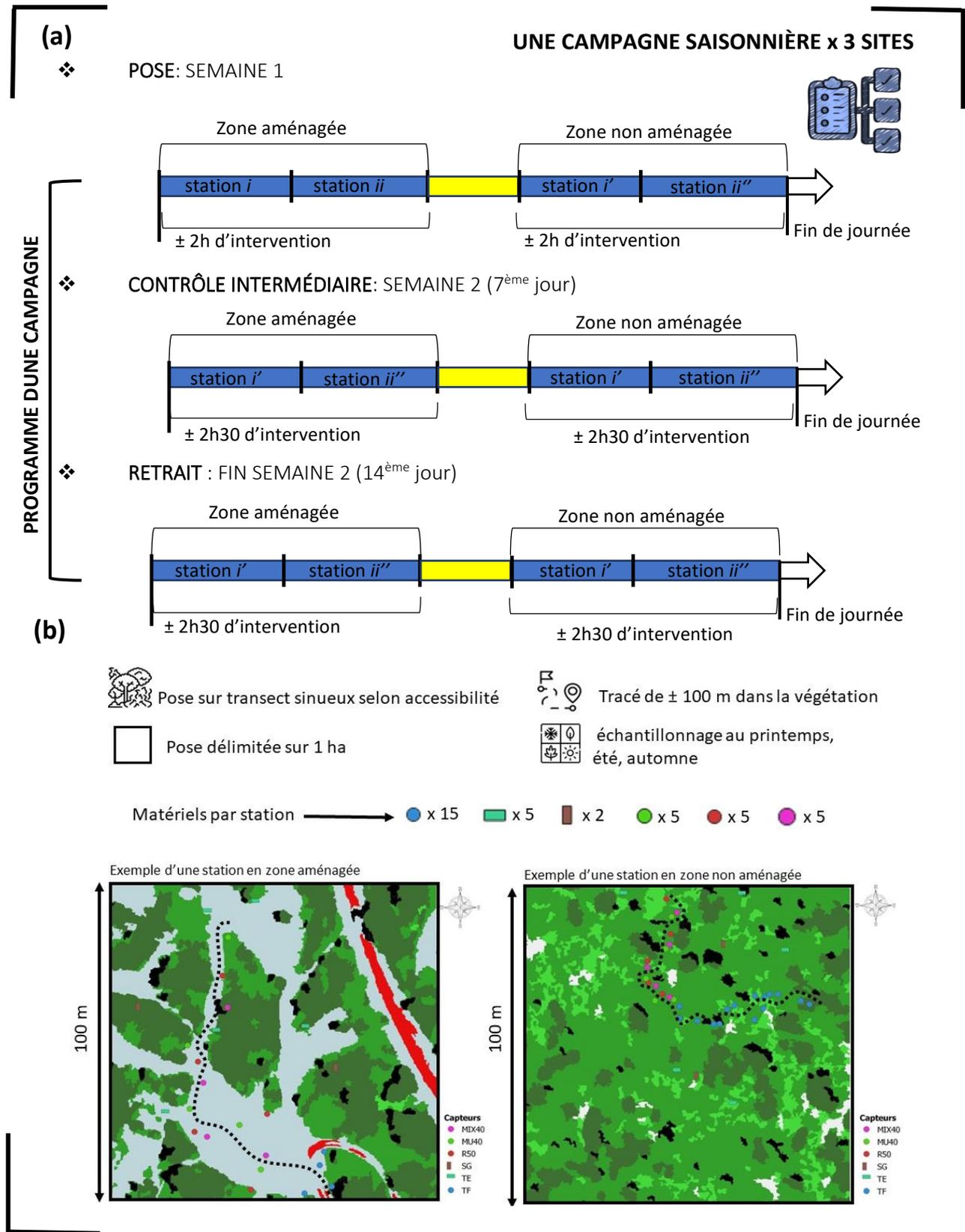


Figure 32. — Procédure et organisation des équipes de terrain pour échantillonner les petits mammifères terrestres. (a) Déroulement des opérations de terrain au cours des campagnes d'échantillonnage. (b) Protocole de terrain adapté de la méthode d'échantillonnage GREGE (Fournier-Chambrillon *et al.*, 2019). (N. Froustey, IMPCF).

Enfin, une vérification méticuleuse des relevés d'empreintes a été réalisé par le GREGE. Elle est basée sur la mesure des emprises de pelotes digitales des empreintes antérieures et/ou postérieures, (Figure 33).

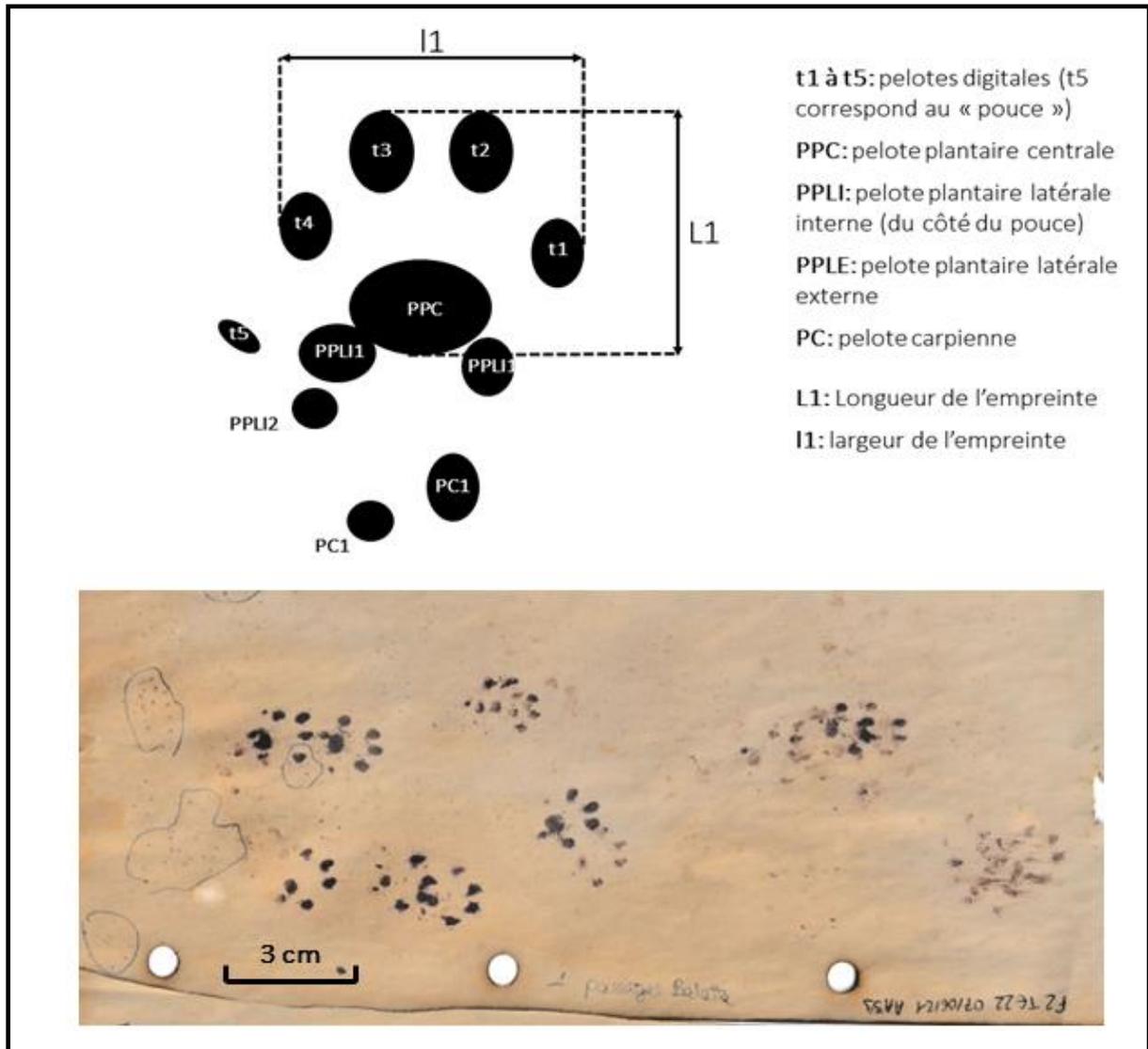


Figure 33. — **Nomenclature des différentes parties d'une empreinte de petits mammifères.** Chaque empreinte est dotée de bio-mensurations caractéristiques à chaque espèce. Une feuille de relevé avec des empreintes de Belette d'Europe (*Mustela nivalis*) est présentée à titre d'exemple. (Maurie V., GREGE & N. Froustey, IMPCF).

Les images acquises par les pièges photographiques ont été répertoriées et analysées. D'une part, avec XnViewMP®, logiciel d'étiquetage de photos, et d'autre part, à l'aide de l'extension ExifTool qui est une interface de gestion et d'extraction des métadonnées des

photos (Delmas, 2016). Cette démarche a permis d'optimiser le temps alloué au traitement d'images et à la saisie des données. Toutes les données et les résultats ont été stockés dans une base de données dédiée.

#### 5.4. Échantillonnage des macro-arthropodes terrestres et volants

Les macro-arthropodes continentaux constituent le *phylum* le plus riche et complexe du règne animal (Stork, 2018). Ils assurent des fonctions écologiques essentielles dans les écosystèmes et sont sensibles aux modifications de l'habitat (Fartmann *et al.*, 2012 ; Gerlach *et al.*, 2013 ; Blanco-Fuentes, 2019). Ils peuvent retranscrire à eux seuls de nombreux avantages pour la conservation de la biodiversité et des services écologiques associés. Ce sont par exemple des proies de prédilection pour de nombreuses espèces d'oiseaux (Møller, 2019 ; Tallamy et Shriver, 2021), de chauves-souris (Kunz *et al.*, 2011) et de mammifères terrestres (Mistrot, 2000).

##### 5.4.1. Objectifs d'analyse

L'objectif de ce travail visait à décrire et à comparer la composition des peuplements de macro-arthropodes terrestres dans les garrigues aménagées et non aménagées. Pour ce faire, nous avons mis en place une série de protocoles d'échantillonnage normalisés, tirant parti de diverses méthodes de piégeage existantes, et nous avons eu recours à l'analyse des échantillons par *metabarcoding*. Un premier travail de réflexion sur la conception d'un pipeline<sup>15</sup> méthodologique est proposé, dans l'idée de dresser une liste valide de taxons d'arthropodes assignés au rang d'espèce. La deuxième partie de ce travail visait à rechercher des relations entre ces communautés de macro-arthropodes détectées dans les garrigues et les caractéristiques du paysage de chaque station échantillonnée.

##### 5.4.2. Collecte de données

En réponse aux défis techniques des collectes des macro-arthropodes terrestres dans les garrigues, espaces encombrés, nous avons élaboré et évalué une approche novatrice

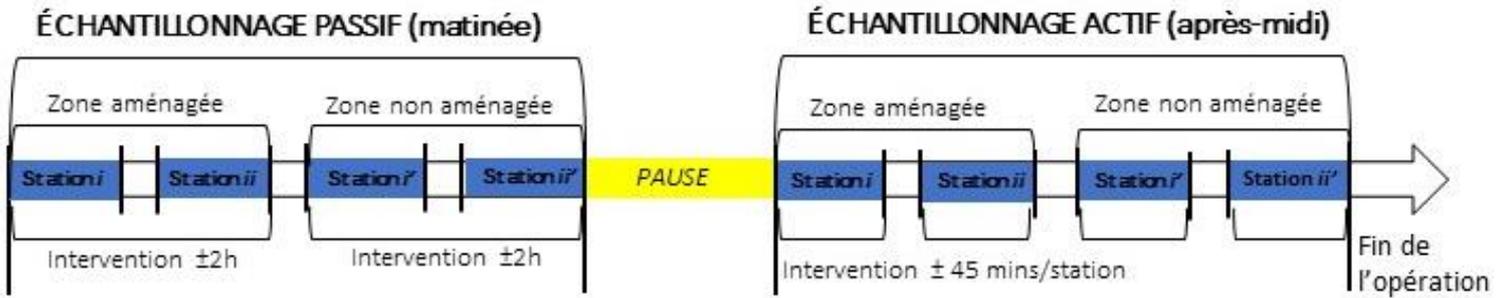
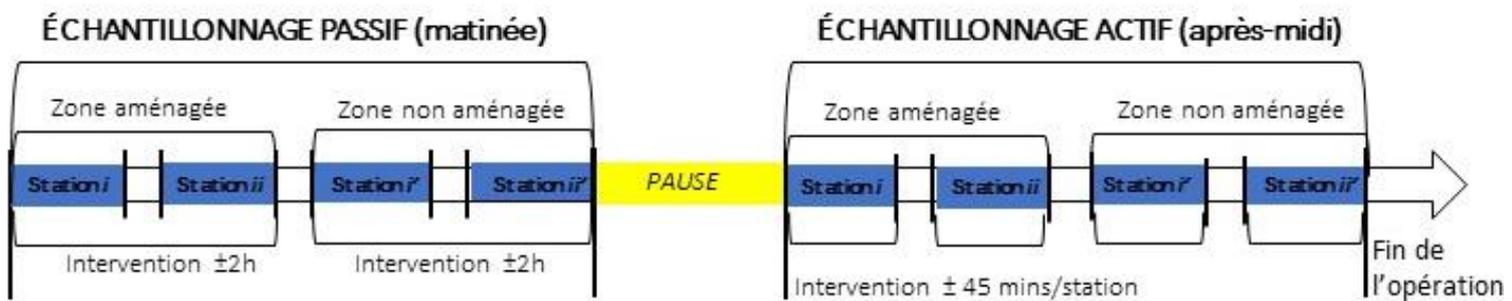
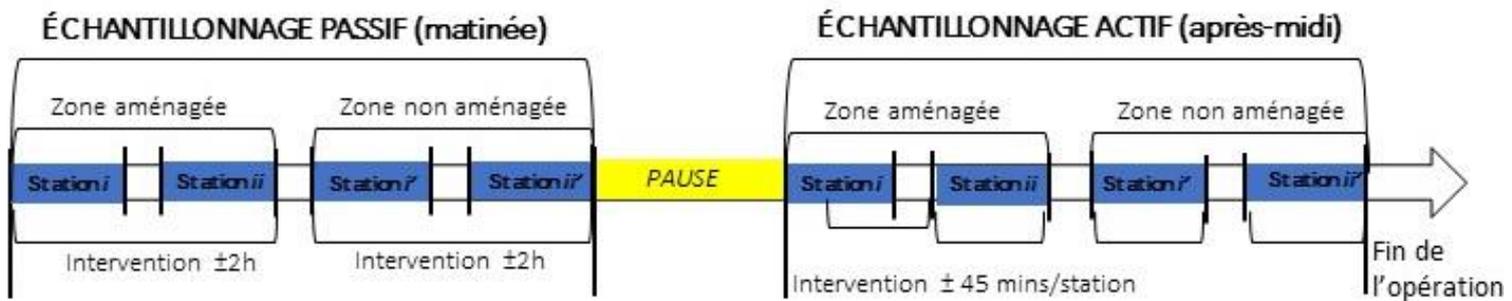
---

<sup>15</sup> **Pipeline méthodologique.** — Il désigne une série d'étapes ou de processus préétablis et interconnectés qui sont utilisés pour traiter, analyser et interpréter les données d'une étude.

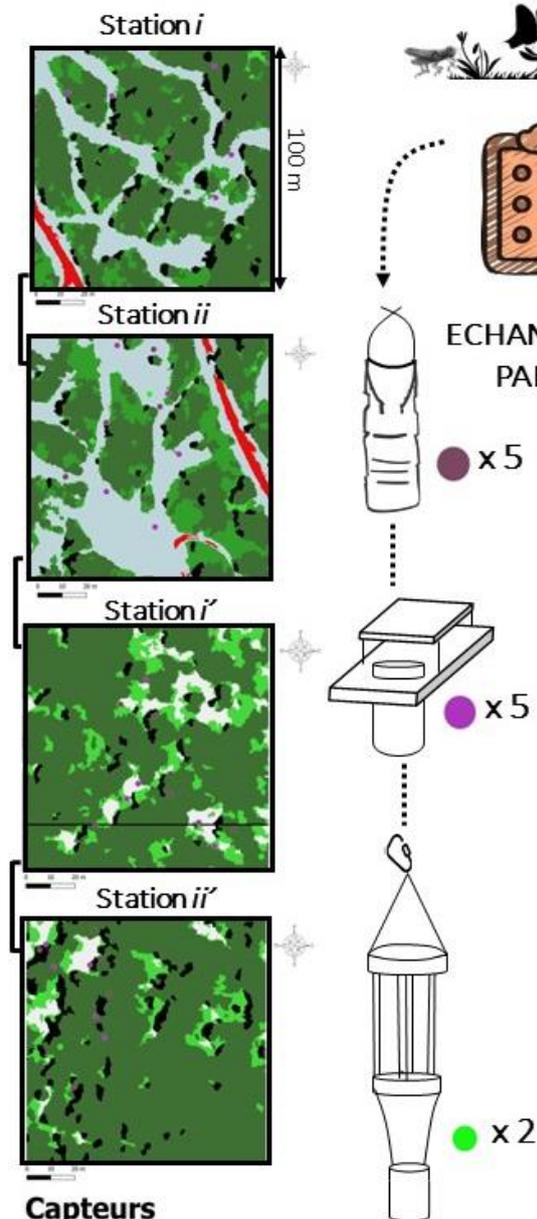
d'échantillonnage dite "mixte". À ce jour, il n'existe pas de méthodes génériques permettant de contourner les défis posés par la structure végétale complexe des garrigues facilitant une collecte rapide des macro-arthropodes de ces habitats (e.g. Gardiner, Hill et Chesmore, 2005 ; Swart *et al.*, 2017). Les nombreuses contraintes méthodologiques visant à capturer une large gamme de macro-arthropodes terrestres soulignent la nécessité d'utiliser plusieurs techniques d'échantillonnage qui peuvent être utilisées dans cette végétation (Davis et Utrup, 2010 ; Masloski, 2014).

Étant donné que la diversité et la richesse des espèces d'une station peuvent être mieux appréhendées avec l'utilisation de diverses méthodes d'échantillonnage, nous avons pris inspiration des travaux de Masloski (2014) et adapté leur approche « *By Any Means Necessary Method* ». Ainsi, notre méthode d'inventaire repose sur une combinaison de techniques d'échantillonnage actives et passives, toutes adaptées aux variétés de structure de végétation dans les garrigues. L'échantillonnage actif consiste en une chasse qui inclut le balayage de la végétation basse (*sweep netting*) et le battement de la végétation haute (*beating*). L'échantillonnage passif consiste à disposer une variété de pièges-captureurs tombants et d'interception, sans égard à la nature de la végétation environnante. L'échantillonnage cible autant les macro-arthropodes rampants que volants ou logés dans la canopée des arbrisseaux. L'échantillonnage actif est pratiqué sur une unité de surface définie, avec une durée limitée. L'échantillonnage passif est ajusté en fonction du nombre de pièges-captureurs installés par unité de surface.

Les campagnes d'échantillonnage ont été programmées entre le 19 juillet et le 12 août en 2021 et 2022 organisées en trois passages pendant deux semaines simultanément dans les zones aménagées ou non aménagées. Un passage hebdomadaire sur les zones était organisé de façon concomitante et complémentaire pour les échantillonnages passifs et actifs dans la même période (Figure 34). Pour chaque campagne, deux stations d'un hectare de garrigues ont été choisies à proximité l'une de l'autre par commodité logistique, chacune dans les zones aménagées et non aménagées. Ce sont les mêmes stations choisies le matin pour l'échantillonnage passif qui ont été inventoriées l'après-midi par échantillonnage actif (Figure 34). Les inventaires par échantillonnage actif ont été programmés aux heures chaudes de la journée pour faciliter la capture des spécimens en période de forte activité.

❖ POSE : 1<sup>er</sup> jour❖ CONTRÔLE-RELEVÉ : 7<sup>ème</sup> jour❖ RETRAIT-RELEVÉ : 14<sup>ème</sup> jour

ÉCHANTILLONNAGE PASSIF  
(matinées)



**Capteurs**

- Bouteille appâtée (BA)
- Pot Barber (BA)
- Piège à interception (PI)

ÉCHANTILLONNAGE ACTIF  
(après-midis)

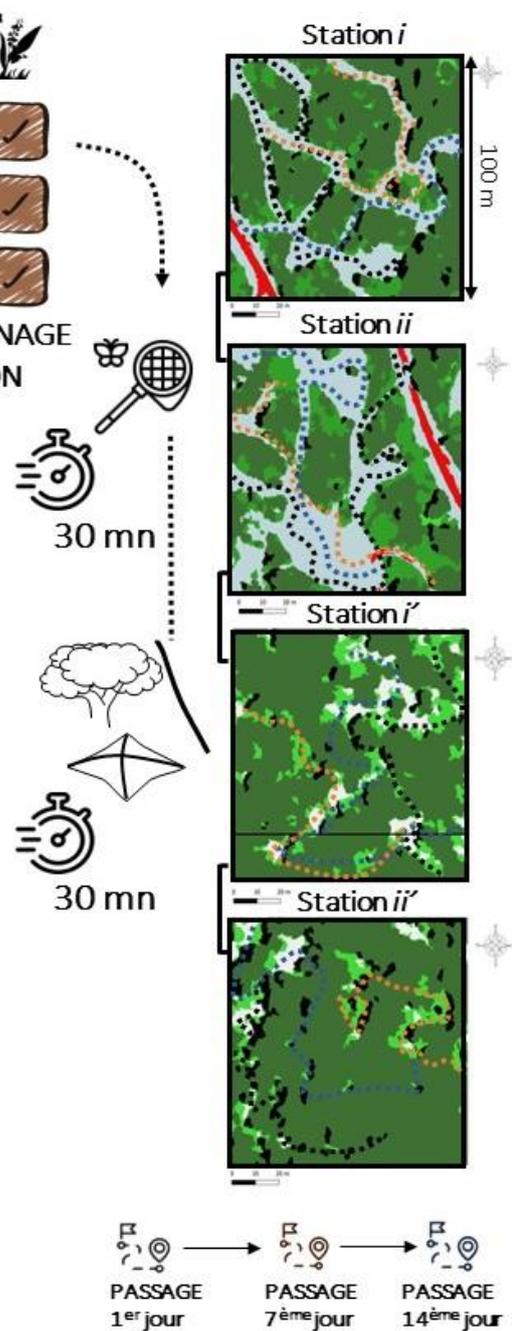


Figure 34. — Mode opératoire des campagnes d'échantillonnage des macro-arthropodes terrestres dans les garrigues françaises. Les campagnes de terrain étaient organisées sur deux semaines en été sur quatre stations par site (les stations *i* et *ii*, en zone aménagée ; les stations *i'* et *ii'* en zone non aménagée). La méthode d'échantillonnage inclut l'utilisation d'une combinaison de pièges-capteurs et de matériels de capture devant soi. Les échantillonnages actifs étaient réalisés sur une durée de 30 minutes (mn), le long d'un transect fictif sinueux matérialisé en fonction de la pénétrabilité dans la végétation des stations visitées (N. Froustey, IMPCF).

#### 5.4.2.1. Pratique de l'échantillonnage passif

L'échantillonnage passif repose sur la pose d'une combinaison de trois modèles de pièges placés au sol et dans la végétation aérienne. Chaque station échantillonnée (1 hectare) était équipée i) de cinq pièges bouteilles appâtés suspendus dans les arbres (BA) ; ii) de cinq pots de Barber dont l'entrée était positionnée au niveau du sol (PB) ; iii) de deux pièges à interception CROSSTRAP® MINI avec pot collecteur suspendus dans les arbres (PI). Chaque dispositif était renforcé d'une solution d'attraction olfactive, à base d'éthanol et de propylène glycol. Les propriétés de conservation de l'éthanol sont fortement recommandées pour les inventaires en entomologie (Montgomery et Wargo, 1983 ; Byers, 1992, Isberg, 2017), en raison notamment de l'augmentation de 40% du nombre d'espèces capturées par rapport à l'utilisation de solutions classiques (Bouget *et al.*, 2009). Afin de limiter l'évaporation excessive causée par les températures estivales élevées, nous avons envisagé un mélange de l'éthanol dilué à 70% avec du propylène glycol. Plusieurs études ont établi que le propylène glycol présentait des capacités de conservation équivalentes à celles de l'éthanol (Jud et Schmidt-Entling, 2008; Aristophanous, 2010), tout en ayant un impact environnemental limité en termes de toxicité (Yu, 2020).

- **BOUTEILLE APPÂTÉE (BA)** — Ce capteur est fabriqué à partir de bouteilles plastiques de récupération (Figure 35). Une protection contre l'accumulation de résidus végétaux tombants a été adaptée pour éviter d'obstruer l'entrée du piège vers la solution appétante. Ce dispositif est plutôt destiné à la capture d'insectes volants (Diptères, Coléoptères, Lépidoptères, etc.) mais aussi des macro-arthropodes logés dans les strates hautes de la végétation (Arachnides, Hyménoptères, etc.). La mise au point d'un socle collecteur imbriqué à la base inférieure du piège-bouteille peut faciliter la récolte des spécimens capturés directement sur le terrain. Chaque piège était suspendu à 1,5 m du sol et fixé à une branche grâce à une attache. Une solution appétente sucrée à base de sirop, de bière et de jus de fruits a été utilisée pour attirer les macro-arthropodes volants (150 ml par piège).

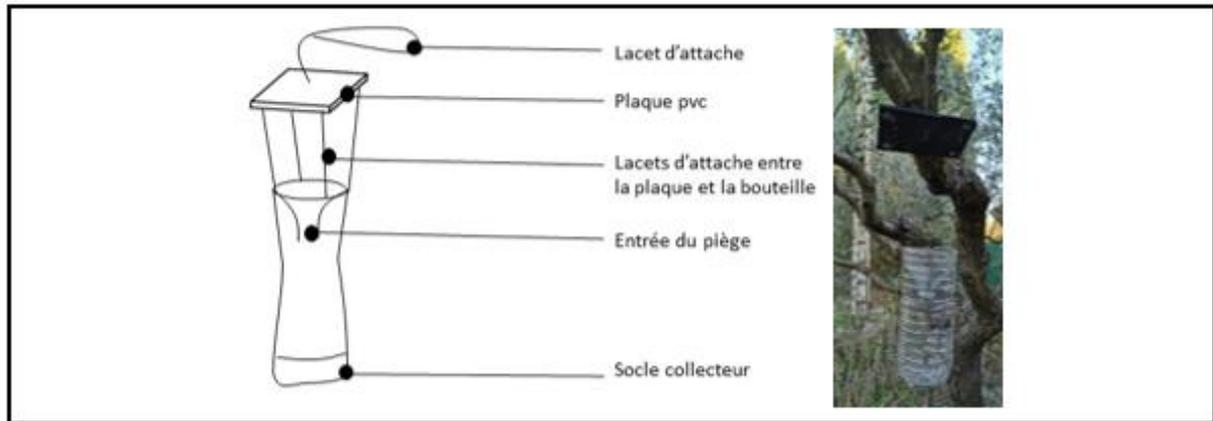


Figure 35. — Capteur « bouteille appâtée » (BA) utilisé pour échantillonner les macro-arthropodes terrestres volants dans la garrigue (Nicolas Froustey, IMPCF).

- **POT DE BARBER (PB)** — Ce capteur permet de piéger un large spectre de macro-arthropodes terrestres rampants et volants, *e.g.* les Orthoptères, les mantes, les Hyménoptères, etc. (Figure 36). C'est un piège tombant léthal dont une partie est enterrée dans le sol. L'utilisation d'une pioche à main et d'une pelle militaire sont nécessaires pour placer les pièges dans les secteurs rocailloux. Le liquide placé dans le capteur étant composé d'un mélange d'alcool à 70% et de propylène glycol (150 ml par piège). Un chapeau en plexiglas sur trépied a été positionné sur chaque PB en prévention des fortes pluies qui peuvent survenir au cours des campagnes (Figure 36).



Figure 36. — Capteur « pot de Barber » (PB) utilisé pour échantillonner les macro-arthropodes terrestres au sol dans les garrigues (N. Froustey, IMPCF).

- **PIÈGE À INTERCEPTION CROSSTRAP® MINI AVEC COLLECTEUR (PI)** — Ce piège-captateur forestier a été développé par ECONEX et l'Université de Murcia dans le cadre d'un projet de recherche et de développement ([www.e-econex.com/](http://www.e-econex.com/)). Dans notre étude, ce dispositif a été utilisé pour cibler la capture de Coléoptères saproxylophages et autres insectes volants susceptibles d'être insensibles à l'olfaction de la solution sucrée utilisée dans les BA. Pour ce dispositif, les spécimens attirés par le renforcement olfactif du piège entrent obligatoirement en collision avec les panneaux en PVC particulièrement glissants avant de tomber dans le réceptacle rempli d'une solution létale, composé d'une solution de 150 ml d'alcool et de propylène glycol (Figure 37).

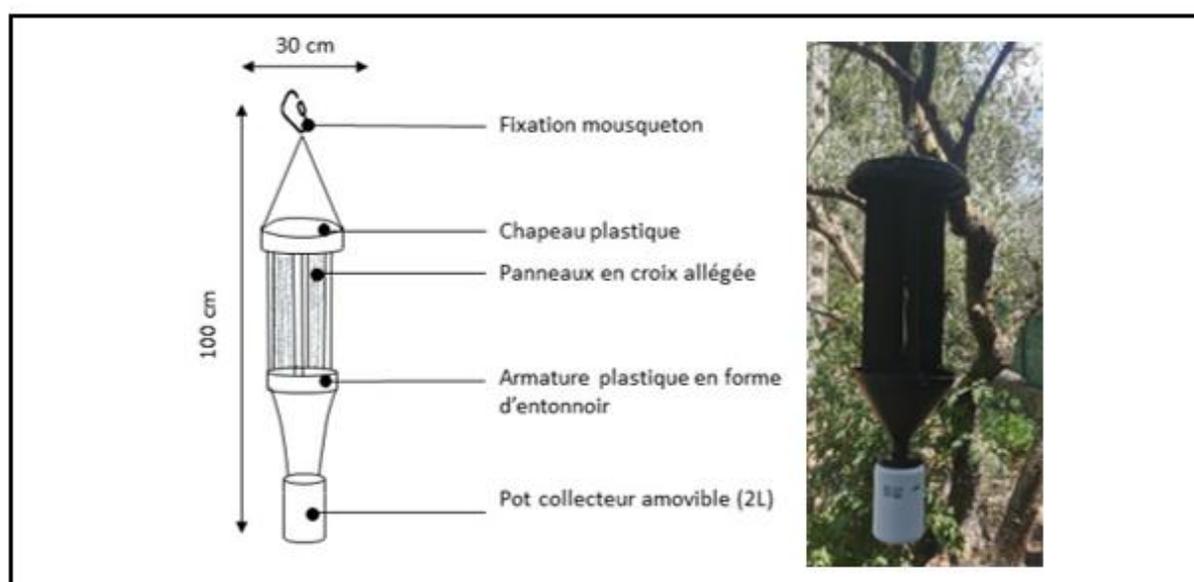


Figure 37. — Capteur « *Piège à interception CROSSTRAP® MINI avec collecteur* » (PI) utilisé pour échantillonner les arthropodes terrestres volants en garrigues françaises. (N. Froustey, IMPCF).

#### 5.4.2.2. Pratique de l'échantillonnage actif

Dans cette étude, l'échantillonnage était pratiqué en capturant des spécimens à l'aide d'un filet fauchoir ( $\varnothing$  45 cm) et d'une nappe de battage en tissu couramment appelée « parapluie japonais ». Les prospections étaient limitées à trente minutes par station échantillonnée (Figure 38). L'enchaînement des collectes a été organisé de la manière suivante : trente minutes consacrées à l'échantillonnage des strates basses ( $\leq$  1m) à l'aide d'un filet fauchoir, trente minutes pour les strates hautes ( $>$  1m) avec le parapluie japonais. Enfin, quinze minutes environ étaient nécessaires pour le conditionnement des prélèvements. La technique

d'échantillonnage au filet fauchoir était pratiquée sur une avancée pédestre à faible allure en fauchant la végétation dans les différentes strates pour déloger les macro-arthropodes terrestres. L'opérateur progressait perche du filet fauchoir vers le bas, en faisant des mouvements de balancement continu de gauche à droite devant lui (Figure 38). Le contenu du filet composé de spécimens vivants et débris de végétaux, était ensuite placé dans un sachet étanche identifié à la date et à la station visitée. Ces prélèvements ont été congelés puis conditionnés en laboratoire dans des pots de prélèvements d'alcool prévu à cet effet.

Deux opérateurs ont été mobilisés pour échantillonner les strates hautes de végétation à l'aide du parapluie japonais (Figure 38). L'un des opérateurs procédait à la sélection aléatoire des placettes de végétation à échantillonner dans la station d'étude (telles que buissons, houppiers des arbustes, etc.). Il utilisait une canne de Provence pour agiter la végétation de manière progressive, permettant ainsi de déloger les macro-arthropodes et de les faire tomber sur un parapluie japonais placé en dessous. Pendant ce temps, le deuxième opérateur se chargeait de recueillir directement les spécimens dans la toile du parapluie à l'aide d'un aspirateur buccal. Les macro-arthropodes capturés étaient ensuite déposés dans des tubes collecteurs contenant de l'éthanol et étiquetés pour garantir une traçabilité précise des prélèvements.

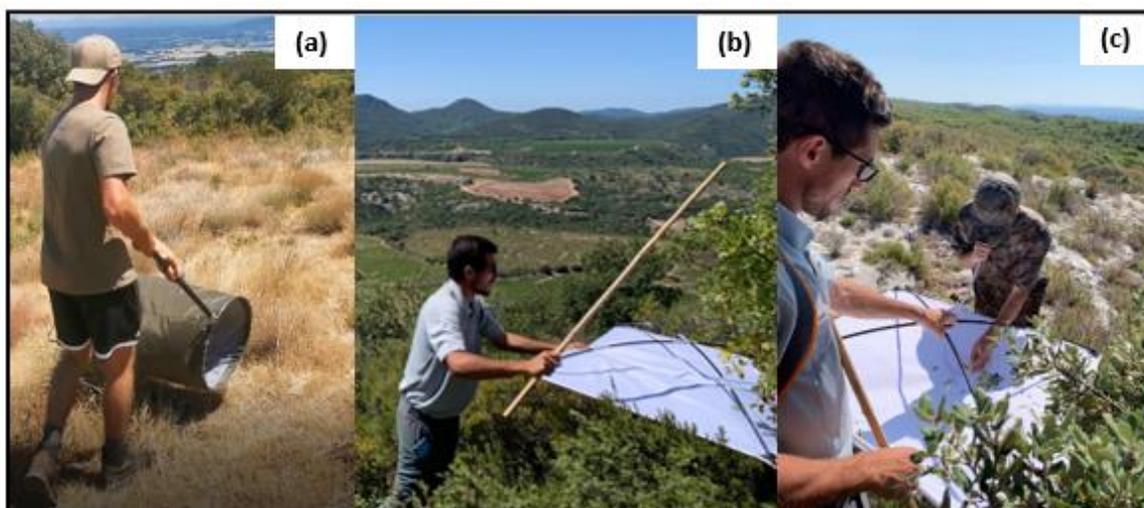


Figure 38 — **Mode opératoire des échantillonnages actifs dans les garrigues.** (a) L'opérateur utilise un filet fauchoir pour déloger les invertébrés dans la végétation basse. (b) Recherche active de macro-arthropodes dans la strate arbustive par battage de la végétation et réception des spécimens dans un parapluie japonais. (c) Collecte active des macro-arthropodes réceptionnés sur la toile du parapluie japonais à l'aide d'un aspirateur à bouche. (E. Balandraud & N. Froustey, IMPCF).

#### 5.4.3. Présentation de la méthode de laboratoire

La procédure opérationnelle simplifiée de laboratoire concerne l'extraction des ADN à partir des échantillons collectés (Figure 39). Ensuite, la région du gène COI de chaque échantillon est amplifiée par *Polymerase Chain Reaction*<sup>16</sup> (PCR). Chaque produit PCR obtenu est donc un mélange d'amplicons représentatif de l'ADN des différents taxons de macroarthropodes présents dans les échantillons biologiques. Pour chaque échantillon, une étiquette moléculaire (tag) est ajoutée aux amorces d'amplification du gène COI afin de pouvoir associer chaque séquence<sup>17</sup> d'ADN obtenue à son échantillon d'origine.

Les spécimens collectés ont été déterminés par séquençage à haut débit (Pompanon *et al.*, 2011). Une région du gène codant la cytochrome oxydase 1 (COI) d'une taille d'environ 310 paires de bases (pb) a été utilisée comme fragment de référence pour cette identification (amorces adaptées des primers BF1 et BF2 de Elbrecht *et al.*, 2017). Les séquences d'ADN de chaque échantillon biologique ont été amplifiées et soumises à une classification taxonomique. Les résolutions d'assignation varient en fonction de la proximité génétique des séquences de référence présentes dans les banques de données génétiques publiques (BOLD, GenBank) ainsi que des bases de données privées du partenaire (Laboratoire ANTAGENE, [www.antagene.com](http://www.antagene.com)), qui proviennent de collections de référence. Cette approche permet d'identifier les taxons dans les échantillons, à résolution variable, en surmontant les obstacles des techniques d'identification classiques par morphométrie.

Avant le séquençage, un mélange équimolaire des produits PCR est réalisé pour permettre le multiplexage des échantillons. Les séquenceurs utilisés dans cette étude ont la capacité d'analyser des amplicons pouvant atteindre environ 400 pb. Les séquences obtenues sont ensuite soumises à des traitements bio-informatiques. Les séquences dont la taille est inférieure à 70% de la taille attendue de 310 pb sont exclues. Les données séquencées sont regroupées en fonction de leur pourcentage de similitude, puis filtrées en fonction de leur qualité afin d'éliminer les artefacts de l'amplification et de garantir des assignations taxonomiques fiables. Chaque groupe de séquences identifié est ensuite comparé aux bases de données génétiques afin de l'assigner taxonomiquement. Lorsque plusieurs taxons possèdent

---

<sup>16</sup> La **polymerase Chain Reaction (PCR)** consiste à copier un fragment ADN en plusieurs millions d'exemplaires.

<sup>17</sup> La **séquence ADN** est une succession de nucléotides portant l'information génétique.

des séquences identiques, le rang taxonomique choisi correspond au plus haut rang commun entre tous ces taxons. Pour chaque séquence génétique, une liste de résultats (listes d'attribution taxonomique) est ainsi obtenue accompagnée d'un indicateur de fiabilité de l'assignation taxonomique appelé pourcentage d'identité pondéré (*best\_identity*) et de l'abondance relative de la séquence dans l'échantillon (proportion de *copies*<sup>18</sup> par taxon dans l'échantillon). Les séquences présentant un pourcentage d'identité pondéré inférieur à 98% ont été rejetées. Cette étape d'extraction et de traitements bio-informatiques ont été menées par les généticiens dans les installations du laboratoire partenaire ANTAGENE.

#### 5.4.4. Pré-traitements et filtrage des données

Le jeu de données brutes est une liste taxonomique, allant de la classe jusqu'à l'espèce. Il inclut l'abondance pondérée (proportion d'échantillons de chaque spécimen) et l'occurrence des spécimens de macro-arthropodes détectés dans l'ensemble des échantillons analysés. Cette table a été enrichie avec des informations relatives à l'origine de chaque échantillon : type de piège, date de collecte, site, zone, identifiant de la station où l'échantillon a été collecté.

À partir des fichiers bruts, nous avons défini un processus de filtrages bio-informatiques décisionnels basé sur des seuils de validité de la donnée, tenant compte du pourcentage d'identité pondéré (*best\_identity*) des séquences d'ADN d'échantillons par rapport à des bases de données de référence (BOLD, GenBank, bases de données privées), mais également du nombre de *copies* amplifiées de la séquence ( $\geq 100$  copies).

**Filtre 1. — SEUIL DE 100 COPIES POUR UN TAXON AU SEIN D'UN ÉCHANTILLON.** Il a été décidé de limiter l'analyse de données aux assignations taxonomiques au **rang de l'espèce**, en excluant les assignations à des niveaux taxonomiques supérieurs. De plus, les données n'ont pas été incluses dans l'analyse si le pourcentage de similitude entre le fragment d'ADN de la séquence cible et la séquence ADN de référence était inférieur à **98 %**.

Ensuite, un filtrage supplémentaire basé des critères de représentativité dans les échantillons a été défini pour chaque espèce en fonction du nombre de *copies* qui lui étaient

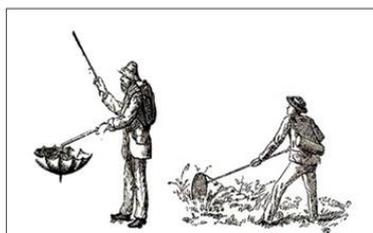
<sup>18</sup> **Copies (reads) ou occurrences cibles**— Elles correspondent au nombre de « contacts » ou de « lectures » du barcode dans l'échantillon.

attribuées. Il est courant d'exclure les singletons et de filtrer les groupes moléculaires en fonction de leur abondance relative par échantillon ou dans l'ensemble des données (Wangensteen et Turon, 2016).

**Filtre 2. — SEUIL DE 1000 COPIES POUR LA TOTALITÉ DES COPIES TOUS TAXONS CONFONDUS AU SEIN D'UN ÉCHANTILLON.** Pour chaque taxon ciblé dans les échantillons, nous avons examiné si *l'abondance des séquences de chaque espèce, c'est-à-dire le nombre total de séquences lues et amplifiées par espèce, était suffisamment représentatif dans chaque échantillon.* Pour cela, nous nous sommes fixé **un seuil minimal à  $N \geq 100$  copies**. Ensuite, pour chaque échantillon, nous avons établi un critère de **seuil minimal fixé à  $N \geq 1000$  copies** en deçà duquel *l'abondance des occurrences cibles n'était pas suffisamment importante pour retenir la donnée.*

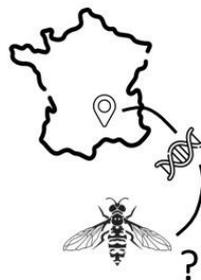
Nous avons vérifié la biogéographie régionale des listes pré-validées d'espèces détectées dans les échantillons par *metabarcoding* à l'aide des bases de données naturalistes officielles existantes (Catalogue of Life, INPN, iNaturalist, Fauna Europea, GBIF, insect.org), les ouvrages et les encyclopédies disponibles (*e.g.* Sardet *et al.*, 2015 ; Belmann, 2017 ; Roberts, 2020 ; Blatrix *et al.*, 2022). Enfin, nous avons sollicité l'expertise de plusieurs parataxonomistes spécialisés, avec des connaissances significatives dans le sud de la France pour valider une partie des données génétiques à dire d'expert.

**Filtre 3. — VALIDATION AU DIRE D'EXPERTS ET AUX DONNÉES DE RÉPARTITION EXISTANTES.**



CONNAISSANCES DE  
PARATAXONOMISTE

O. Courtin, S. Danflous, N. Henon,  
T. Hollingworth, C. Lebas, JP. Morel,  
L. Pelozuelo, E. Sardet.



VALIDATION DES  
DONNÉES  
GÉNÉTIQUES



BASES DE DONNÉES NATIONALES  
ET INTERNATIONALES  
(OPEN-SOURCE)

INPN Inventaire National du Patrimoine Naturel  
Catalogue of Life  
insect.org iNaturalist GBIF Global Biodiversity Information Facility

Côté terrain, les performances d'assemblages des méthodes d'échantillonnage peuvent être mesurées en comparant les listes d'espèces acquises par différentes techniques de collecte. Dans une telle analyse, il est tenu compte des spécificités de chaque piège dans un environnement où la structure de la végétation est un facteur limitant. Les ratios d'exploitabilité et d'efficacité par type de capteurs ont été mesurés. La première des mesures utilisée correspond au nombre d'échantillons de bonne qualité pour le séquençage à haut débit, classés en fonction du nombre de séquences acquises dans les échantillons : très bonne qualité ( $\geq 10\ 000$  *copies*), bonne qualité ( $10\ 000 < X < 5\ 000$  *copies*) et qualité moyenne ( $5\ 000 < X < 1\ 000$  *copies*).

L'autre mesure est la richesse spécifique moyenne par échantillon et par type de piège. Aussi, l'analyse de la proportion d'échantillons permet de fournir une synthèse des assemblages de macro-arthropodes capturés selon le type de piège utilisé. Les retombées opérationnelles de la méthode ont été discutées et des recommandations ont été suggérées pour justifier l'objectivité de l'échantillonnage et la détermination des spécimens de macro-arthropodes. En somme, ce pipeline méthodologique ouvre la voie vers de nouvelles opportunités pour l'inventaire et la surveillance des macro-arthropodes terrestres dans les environnements à accès limité.

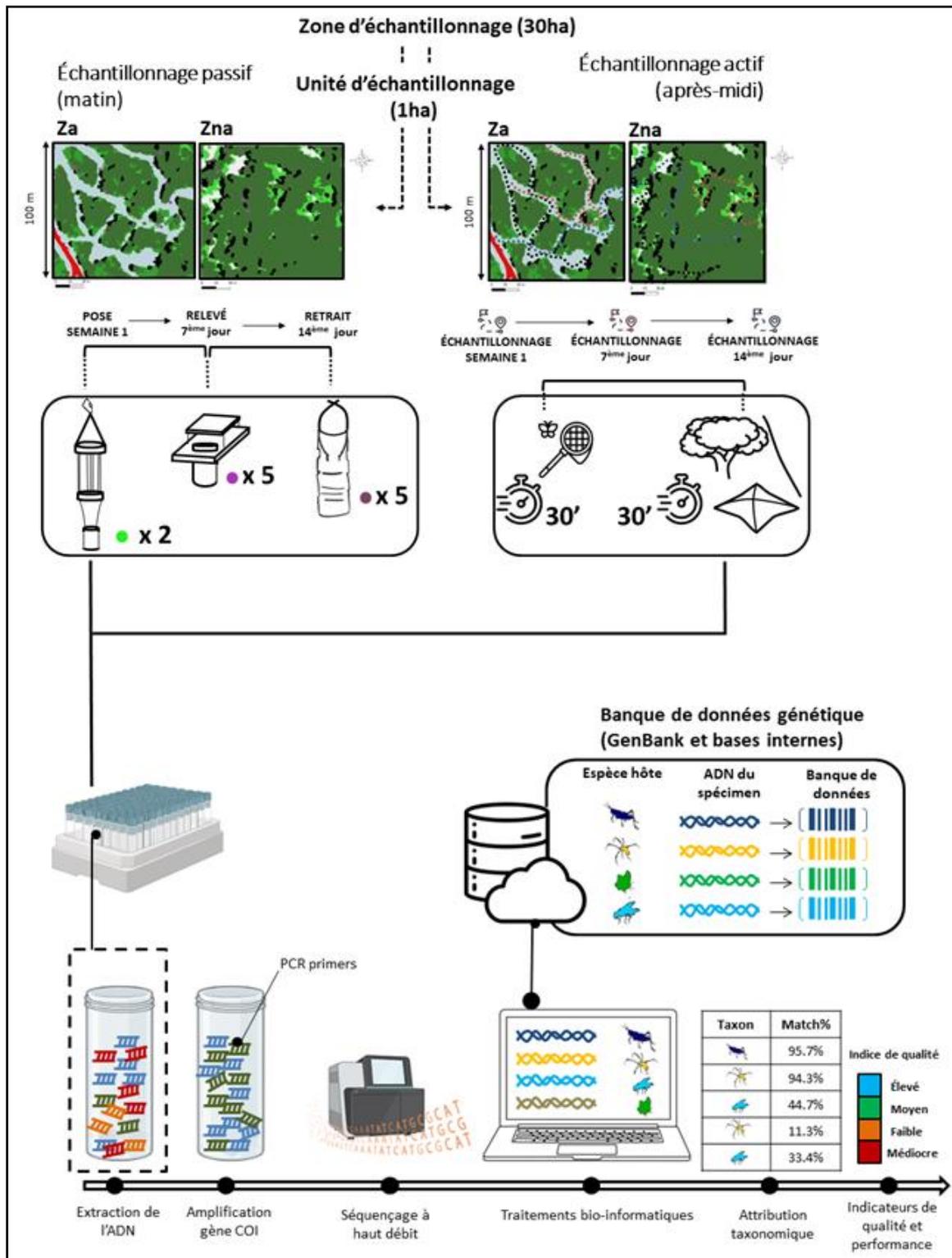


Figure 39. — Principales étapes allant de la collecte des échantillons de terrain à l'analyse moléculaire *metabarcoding*. La procédure méthodologique opérationnelle est présentée Figure. L'ADN des échantillons est extrait, amplifié par PCR et séquencé à l'aide d'une plateforme de séquençage haut débit. Divers traitements bio-informatiques sont successivement réalisés sur les données pour vérifier la qualité des séquençages et des assignations taxonomiques (N. Froustey, IMPCF).

#### 5.4.5. Calculs d'indices du paysage

Nous avons utilisé des produits de télédétection (**Section.B.4**) ainsi que l'outil géospatial « LecoS » (Jung, 2016) pour quantifier les caractéristiques du paysage. Cet outil open-source est capable de calculer diverses mesures de diversité, de fragmentation et d'hétérogénéité du paysage en se basant sur les classes de composition des sols. Ainsi, il se concentre principalement sur la taille et la composition et l'assemblage des unités de végétation qui composent le paysage local. Ces mesures ont permis de caractériser les particularités de l'habitat dans chaque station d'échantillonnage (Tableau 7).

Les indices mesurés peuvent être facilement comparés entre eux dès lors que l'effort de collecte était limité à une surface stationnelle d'un hectare. Le processus de traitement a engendré une série de mesures d'indicateurs pour chaque classe d'occupation des sols (OS). Pour chaque station mesurée, nous avons conservé un indice global moyen par indicateur de mesure, en moyennant chaque valeur d'indice au nombre de classe d'OS pour lesquelles une valeur singulière était calculée par l'outil.

De plus, ces indices englobent des mesures qui tiennent compte des proportions d'occupation des aménagements (%A), des sols nus (%SN), ainsi que des végétations basses herbacées (%SH) dans chaque station. Nous définissons dans ce travail les « aménagements » par les actions réouverture de zones de garrigues et de cultures pour la faune et le petit gibier. Les points d'eau et les points d'agraine n'ont pas été considérés dans les analyses.

Tableau 7. — Indicateurs écologiques du paysage mesurés dans chaque station échantillonnée en garrigues. Les indices ont été calculés avec l'extension LecoS dans Qgis 3.22.6. Légende. Os= occupation des sols.

Indice	Formule	Description	Interprétation
Shannon Diversity Index	$IS = - \sum_{i=1}^m (P_i \cdot \ln P_i)$	<i>IS</i> est égal à 1 moins la somme, pour l'ensemble des classes d'OS, de l'abondance proportionnelle de chaque classe d'OS multipliée par cette proportion. <i>P<sub>i</sub></i> = proportion du paysage occupée par classe d'OS <i>i</i> .	<b><i>IS</i> ≥ 0 sans limite,</b> <i>IS</i> = 0 lorsque le paysage ne contient qu'un seul polygone (c'est-à-dire aucune diversité).
Shannon Equitability Index (LSIM)	$IE = \frac{- \sum_{i=1}^m (P_i \cdot \ln P_i)}{\ln m}$	<i>IE</i> est égal à la superficie totale de la classe d'OS (m <sup>2</sup> ) divisée par la superficie totale du paysage de la station mesurée (m <sup>2</sup> ), multipliée par 100. <i>P<sub>i</sub></i> = proportion du paysage occupée par classe d'OS <i>i</i> ; <i>m</i> = nombre de classes d'OS présentes dans le paysage.	<b>0 ≤ <i>IE</i> ≤ 1</b> <i>IE</i> = 0 lorsque le paysage ne contient qu'une seule classe d'OS (c'est-à-dire aucune diversité) et se rapproche de 0 à mesure que la répartition de la superficie entre les différentes classes d'OS deviennent de plus en plus inégale. <i>IE</i> = 1 lorsque la répartition de la superficie entre les différentes classes d'OS est parfaitement uniforme.
Simpson Diversity Index	$is = 1 - \sum_{i=1}^m P_i^2$	<i>is</i> est égal à 1 moins la somme, pour toutes les classes d'OS, de l'abondance proportionnelle de chaque classe d'OS au carré	<b>0 ≤ <i>is</i> &lt; 1</b> <i>is</i> se rapproche de 1 à mesure que le nombre de classes d'OS augmente et que la répartition proportionnelle de la superficie entre les classes d'OS devient plus équitable. <i>is</i> représente la probabilité que deux pixels sélectionnés au hasard appartiennent à des classes OS différentes.
Mean Patches Number (NPM)	$NPM = n_i$	<i>NPM</i> est égal au nombre moyen de patchs par classe d'OS correspondante.	<b><i>NPM</i> ≥ 1, sans limite.</b> Le nombre de patchs moyens par classe d'OS est une mesure simple de l'étendue de la subdivision ou de la fragmentation de chaque classe d'OS

Indice	Formule	Description	Interprétation
Mean Largest Patch Index (ILMP)	$ILMP = \frac{\max_{j=1}^a (a_{ij})}{A} \cdot (100)$	<p><i>ILMP</i> est égal à la surface (m<sup>2</sup>) du plus grand polygone dans la station mesurée divisée par la surface totale de la station (m<sup>2</sup>), puis multipliée par 100 (pour convertir en pourcentage).</p> <p><i>a<sub>ij</sub></i> = superficie (m<sup>2</sup>) du polygone <i>i</i></p> <p><i>A</i> = superficie totale de la station mesurée (m<sup>2</sup>)</p>	<p><b>0 &lt; ILMP ≤ 100</b></p> <p><i>ILMP</i> se rapproche de 0 lorsque le plus grand patch du type de patch correspondant à la classe d'OS mesurée est de plus en plus petit. <i>ILMP</i> = 100 lorsque l'ensemble du paysage est constitué d'un seul polygone appartenant à la classe d'OS correspondante. L'indice de la plus grande parcelle au niveau de la classe d'OS quantifie le pourcentage de la superficie totale du paysage compris par la plus grande parcelle (polygone). En tant que tel, il s'agit d'une simple mesure de domination.</p>
Mean Like Adjencies (Connectivité)	$C = - \left[ \frac{\sum_{i=1}^m (g_{ij})}{\sum_{i=1}^m \sum_{k=1}^m (g_{ik})} \right] \cdot (100)$	<p><b>C</b> est égal à la somme du nombre de contiguïtés similaires pour chaque classe d'OS, divisée par le nombre total de contiguïtés de cellules dans le paysage ; multiplié par 100 (pour convertir en pourcentage).</p> <p><i>g<sub>ij</sub></i> = nombre de contiguïtés similaires (jointures) entre les pixels du type de patch par classe d'OS <i>i</i>, basé sur la méthode du double comptage;</p> <p><i>g<sub>ik</sub></i> = nombre de contiguïtés (jointures) entre les pixels des types de patch par classe d'OS <i>i</i> et <i>k</i> sur la base de la méthode du double comptage.</p>	<p><b>0 ≤ C ≤ 100</b></p> <p><b>C</b> est égal à 0 lorsque les types de patches sont désagrégés au maximum (c'est-à-dire que chaque cellule est un type de patch différent) et qu'il n'y a pas de contiguïtés similaires. <b>C</b> = 100 lorsque tous les polygones sont regroupés au maximum et que le paysage contient une bordure composée entièrement de la même classe d'OS. Ainsi, un paysage contenant des parcelles plus grandes avec des formes simples contiendra un pourcentage plus élevé de contiguïtés similaires qu'un paysage avec des parcelles plus petites et des formes plus complexes. Cet indice mesure le degré d'agrégation des types de patches par classe d'OS.</p>

Indice	Formule	Description	Interprétation
Mean Effective Meshsize (Fragmentation)	$IF = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}^2}{A} \cdot \left( \frac{1}{10000} \right)$	<p><b>IF</b> est basée sur la probabilité que deux points choisis au hasard dans la station mesurée soient connectés. Il est égal à la somme de la superficie des polygones de la station au carré, additionnée à tous les polygones de la classe d'OS correspondante, divisée par la superficie totale de la station mesurée (m<sup>2</sup>), divisée par 10 000 (à convertir en hectare).</p> <p><math>a_{ij}</math> = superficie (m<sup>2</sup>) de la parcelle <math>ij</math> ;  <math>A</math> = superficie totale de la station mesurée (m<sup>2</sup>)</p>	<p><b>IF</b> fournit une mesure relative de la structure des patches. <b>IF</b> prend en compte la répartition de la taille des polygones de la classe d'OS correspondante ainsi que la superficie totale du paysage composée de cette classe d'OS dans la station mesurée.</p>
Mean Landscape Division (ICP)	$ICP = \left[ 1 - \sum_{j=1}^n \left( \frac{a_{ij}}{A} \right)^2 \right]$	<p><b>ICP</b> est égal à 1 moins la somme de la superficie d'un polygone (m<sup>2</sup>) d'une classe d'OS, divisée par la superficie totale (m<sup>2</sup>) de la station mesurée, la quantité au carré, additionnée pour tous les polygones de chaque classe d'OS correspondante.</p> <p><math>a_{ij}</math> = superficie (m<sup>2</sup>) du polygone <math>ij</math> ;  <math>A</math> = superficie totale de la station (m<sup>2</sup>)</p>	<p><b>0 ≤ ICP &lt; 1</b></p> <p><b>ICP</b> est basée sur la distribution cumulée des zones de polygones et est interprétée comme la probabilité que deux pixels choisis au hasard dans le paysage ne soient pas situés dans le même polygone d'une classe d'OS correspondante.</p>
Mean Patch Cohesion Index (icp)	$icp = \left[ 1 - \frac{\sum_{j=1}^n -P_{ij}^*}{\sum_{j=1}^n P_{ij}^k \sqrt{a_{ij}^*}} \right] + \left[ 1 - \frac{1}{\sqrt{Z}} \right]^{-1} \cdot (100)$	<p><b>icp</b> est égal à 1 moins la somme du périmètre du patch (en termes de nombre de surfaces cellulaires) divisée par la somme du périmètre du patch multipliée par la racine carrée de la surface du patch (en termes de nombre de cellules) pour les patches de la classe d'OS correspondante, divisée par 1 moins 1 sur la racine carrée du nombre total de cellules de la station mesurée, multiplié par 100 pour convertir en pourcentage.</p>	<p><b>0 &lt; icp &lt; 100</b></p> <p>L'<b>icp</b> mesure la connectivité physique du type de patch correspondant. En dessous du seuil de percolation, la cohésion des patches est sensible à l'agrégation de la classe focale. La cohésion des polygones augmente à mesure que la classe d'OS devient plus regroupée ou agrégée dans sa distribution ; par conséquent, plus connecté physiquement. Au-dessus du seuil de percolation, la cohésion des patches ne semble pas sensible à la configuration des patches .</p>

## Contributions scientifiques

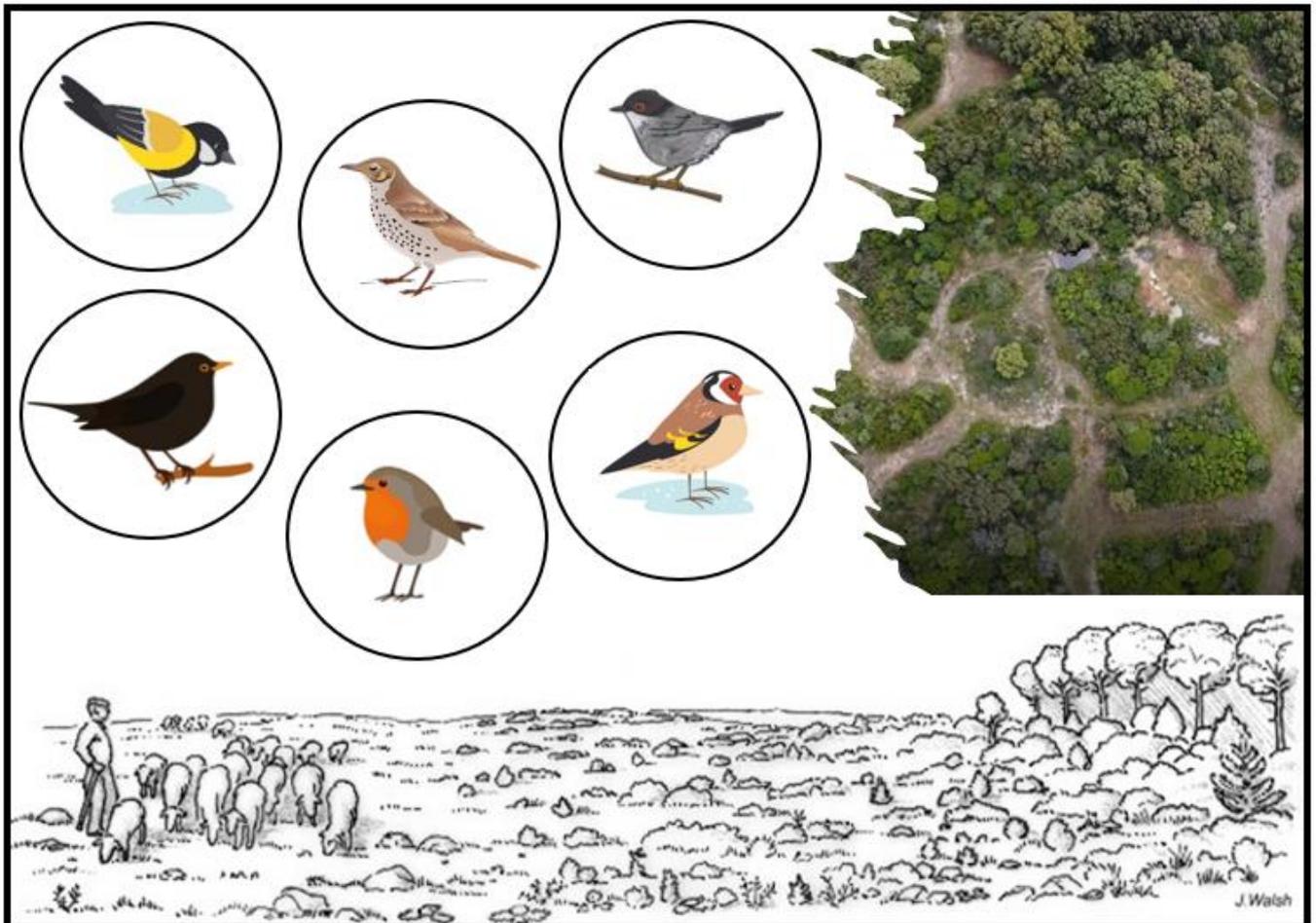
\*

\*

\*

# Chapitre 1. Communautés des oiseaux

## 1.1. Impact of small game species habitat management on bird communities in French Mediterranean scrublands.



Ce chapitre est en cours de révision pour publication dans *Animal Biodiversity and Conservation* ;

Froustey, N., Guyot, M., Crétet, M., Aulagnier, S., Pelozuelo, L., and Ricci, J.C., 2023. Impact of small game species habitat management on bird communities in French Mediterranean scrublands.

## Les actions de gestion de l'habitat réalisées pour le petit gibier profitent-elles aux communautés d'oiseaux méditerranéens ?

### *(a). Objectif de l'étude.*

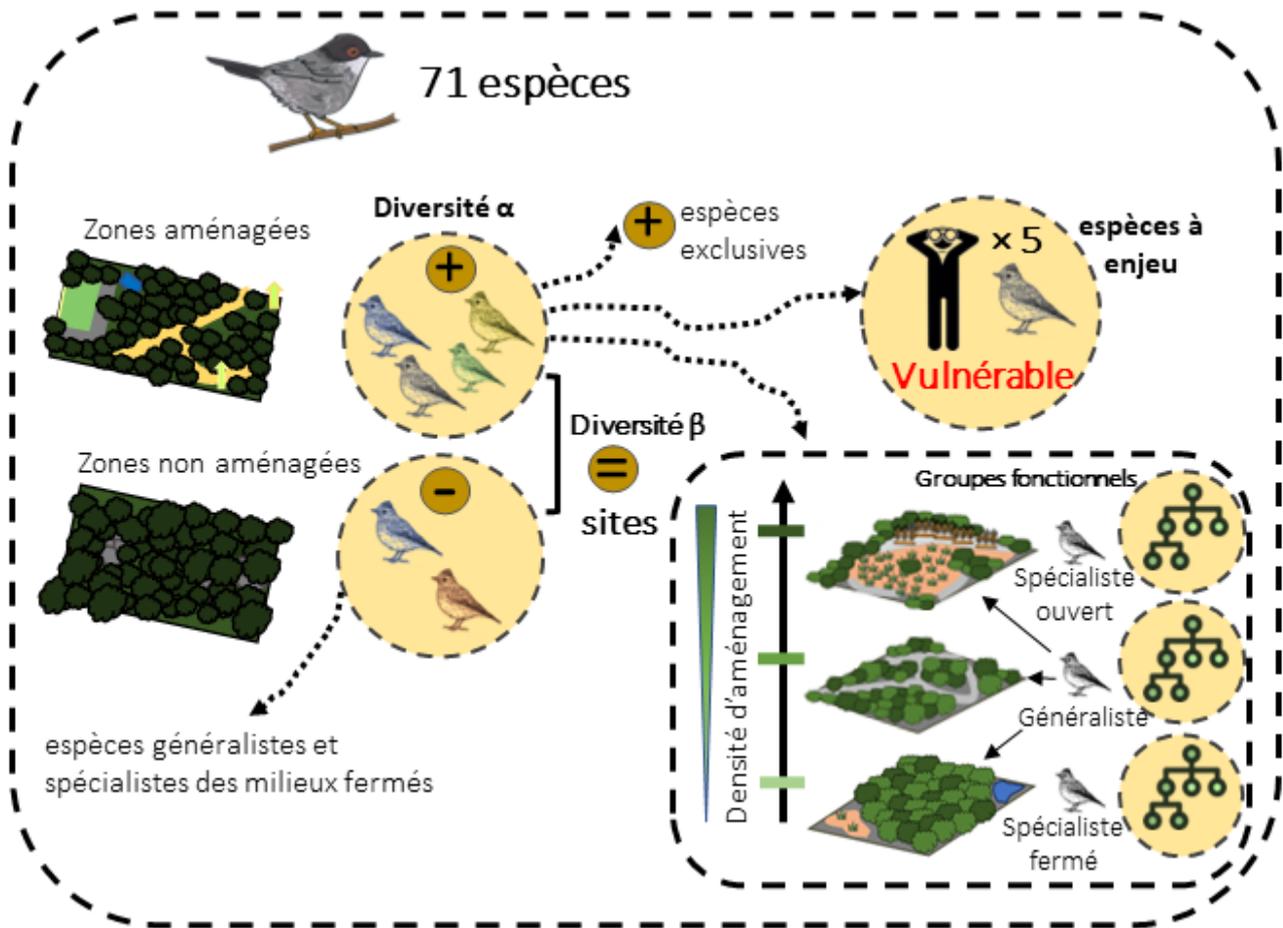
L'objectif de notre étude était d'évaluer l'effet de la gestion de l'habitat de garrigues à la conservation d'espèces d'oiseaux non ciblées. Pour cela, nous avons réalisé des inventaires d'oiseaux sur des points d'écoute par EFP dans les zones de garrigues aménagées par les chasseurs, et nous les avons comparé à des zones de garrigues homogènes non aménagées soumises aux évolutions naturelles de la végétation.

### *(b). Les résultats.*

Globalement, nous avons mis en évidence que les actions de gestion de l'habitat pour le petit gibier induisaient des effets positifs sur la conservation des oiseaux non ciblés. Ils se traduisent par une richesse spécifique plus élevée, incluant un plus grand nombre d'espèces exclusives des milieux ouverts. À l'échelle de la communauté, une majorité des oiseaux méditerranéens détectés dans les garrigues étaient présents dans les deux types de zones, montrant une coexistence d'espèces provenant d'environnements ouverts et fermés. Dans ces habitats gérés, nous avons relevé que le seuil de tolérance à l'aménagement variait d'une espèce à l'autre, probablement en raison de l'échelle de perception et de la nature des éléments perçus par les oiseaux sur la qualité de l'habitat dans le paysage.

### *(c). Discussions & perspectives.*

Dans les garrigues méditerranéennes, l'ouverture des broussailles conforte l'accueil d'une plus grande diversité d'oiseaux, incluant un cortège d'espèces menacées qui dépend souvent des environnements ouverts. La gestion des habitats broussailleux par les chasseurs peut créer des zones de grande valeur pour la conservation des espèces d'oiseaux non ciblées. Les résultats de cette étude pourraient servir de base pour l'élaboration de lignes directrices de restauration visant à préserver les communautés d'oiseaux contre la fermeture des paysages en région méditerranéenne.



Principaux résultats sur les oiseaux

## Impact of small game species habitat management on bird communities in French Mediterranean scrublands.

Froustey N.<sup>1,2,\*</sup>, Guyot M.<sup>1</sup>, Crétet M.<sup>1</sup>, Aulagnier S.<sup>2</sup>, Pelozuelo L.<sup>3</sup> & Ricci J.C.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut Méditerranéen du Patrimoine Cynégétique et Faunistique, Site expérimental Agri-Environnement les Bouillens, F30310 Vergèze, France.

<sup>2</sup>Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, UR 035 INRAE., Université de Toulouse, Castanet-Tolosan cedex, France.

<sup>3</sup>Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle & Environnement, UMR 5245 CNRS - INPT - UPS, Toulouse cedex, France.

### Abstract

In the French Mediterranean region, the progressive drop of traditional activities has resulted in scrubland expansion and landscape encroachment which induces some biodiversity loss. Hunters participate in habitat management mostly by scrubland opening for expanding small game species habitat. The aim of our study was to evaluate the contribution of such management to the conservation of non-targeted bird species. In three 30-hectare managed (MA) and unmanaged (UMA) areas birds were monitored in spring using the progressive frequency sampling method (EFP). Species richness (a proxy of alpha diversity) and beta diversity indexes were estimated for comparing bird communities between MA and UMA neighbouring areas. The presence of priority species and the response of bird species along a gradient of management were also studied. Our results showed that habitat management for small game species was associated with a higher bird species richness including open-habitat specialists. Most of the Mediterranean bird species detected were present in managed areas, with a coexistence of bird species from open and closed environments. Management of scrubland environments by hunters can result in areas of high conservation value for non-targeted bird species. This study could support guidelines for scrubland opening in order to preserve bird diversity.

**Key words.** — avifauna, scrubland opening, species richness, conservation, southern France.

## Resumen

En la región del Mediterráneo francés, la progresiva caída de las actividades tradicionales ha dado lugar a una expansión de los matorrales y a una invasión del paisaje que induce cierta pérdida de biodiversidad. Los cazadores participan en la gestión del hábitat principalmente mediante la apertura de matorrales para ampliar el hábitat de las especies de caza menor. El objetivo de nuestro estudio fue evaluar la contribución de dicho manejo a la conservación de especies de aves no objetivo. En tres áreas manejadas (MA) y no manejadas (UMA) de 30 hectáreas, las aves fueron monitoreadas en primavera mediante el método de muestreo de frecuencia progresiva (EFP). Se estimaron los índices de riqueza de especies (un indicador de la diversidad alfa) y de diversidad beta para comparar las comunidades de aves entre áreas vecinas. También se estudió la presencia de especies prioritarias para la conservación y la respuesta de las especies de aves a lo largo de un gradiente de MA. Nuestros resultados mostraron que la gestión del hábitat para especies de caza menor se asoció con una mayor riqueza de especies de aves, incluidos los especialistas en hábitats abiertos. La mayoría de las especies de aves mediterráneas detectadas estaban presentes en zonas gestionadas, con coexistencia de especies de aves de ambientes abiertos y cerrados. El manejo de los ambientes de matorrales por parte de los cazadores puede resultar en áreas de alto valor de conservación para especies de aves no objetivo. Este estudio podría respaldar pautas para la apertura de matorrales con el fin de preservar la diversidad de aves.

**Palabras clave.** — avifauna, apertura de matorrales, riqueza de especies, conservación, sur de Francia.

## Introduction

Contemporary Mediterranean land ecosystems are the heritage of a wide variety of land uses, particularly in southern France (Brotons *et al.*, 2006). These ecosystems constitute a “biodiversity hotspot” whose preservation is a major conservation challenge (Myers *et al.*, 2000). However, the strong expansion of scrubland following the progressive drop of traditional agricultural practices, has changed these landscapes in the last decades (Blondel and Médail, 2009; Sirami *et al.*, 2010).

Scrubland expansion is widely recognized as a major driver of biodiversity loss in Mediterranean landscapes (Preiss *et al.*, 1997; Sirami *et al.*, 2008; Vimal *et al.*, 2017; Brotons *et al.*, 2018). It is one of the causes for the decline of some emblematic bird species such as the ortolan bunting (*Emberiza hortulana*), (Fonderflick *et al.*, 2010) , some insects such as many *Orthoptera* (Russo, 2007), and also small game species (Delibes-Mateos *et al.*, 2009; 2012), *e.g.* the red-legged partridge (*Alectoris rufa*), the Iberian hare (*Lepus granatensis*), and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) (Delibes-Mateos *et al.*, 2008; Ferreira *et al.*, 2014; Casas and Garcia, 2022). Drastic land use changes from the 1950s to the 1990s affected the

distribution and abundance of these species in the Mediterranean area of the Iberian Peninsula (Vargas *et al.*, 2007; Delibes-Mateos *et al.*, 2009; 2012). Birds are well known as relevant indicators of ecological changes within landscapes (Blondel, 1965; Russo, 2007; Aebischer *et al.*, 2016). More precisely, the scrubland expansion is highly detrimental to the numerous Mediterranean bird species which favour open garrigues and rocky habitats, and particularly to priority species for conservation which rely on open habitats and/or depend on human activities (Vimal *et al.*, 2017) such as the southern grey shrike (*Lanius meridionalis*) and the woodchat shrike (*L. senator*) (Sfougaris *et al.*, 2014; Moreno-Rueda *et al.*, 2016). Their presence is the result of long steady rural uses despite strong variations in intensity and extent. Owing to the significant changes of Mediterranean landscapes, many species associated to agricultural ecosystems are now declining, including the vulnerable European goldfinch (*Carduelis carduelis*) and European serin (*Serinus serinus*) (UICN France *et al.*, 2016). The significant loss of open landscape species is partly compensated by the expansion of forest species benefiting from the maturation of

scrublands (Lindenmayer *et al.*, 2000; Laiolo *et al.*, 2004; Sirami *et al.*, 2007; Brotons *et al.*, 2018).

Hunters are concerned by these changes and share interest for biodiversity along with conservationists (Alphandéry and Fortier, 2007; Casas *et al.*, 2009; Ballon *et al.*, 2012; Caro *et al.*, 2014; Crétois *et al.*, 2020; Gortázar and Fernandez-de-Simon, 2022). In France, hunters play essential political, economic (Schultz *et al.*, 2003), social (Stedman and Heberlein 2001) and ecological (Loveridge *et al.*, 2007, Ginelli, 2009, Gallo and Pejchar, 2016) roles in rural areas. In order to favour the maintenance or the increase of small game species populations they release individuals of partridges and hares, and they manage suitable habitats for the target species (Mustin *et al.*, 2011). In the Mediterranean region they restore small open areas in scrublands, they fund the plantation of crops for wildlife, they dig out water bodies, and sometimes they provide additional food seasonally (Borralho *et al.*, 1996 ; Ponce-Boutin *et al.*, 2004 ; Casas *et al.*, 2022). These habitat management practices often benefit to non-target species (Sotherton *et al.*, 2017; Mustin *et al.*, 2018). However such practices are usually restricted to small experimental areas where ecological impacts on

non-target species are rarely considered (Arroyo et Beja, 2002). Thus, the effect of scrubland opening by hunters on non-game wildlife in the French Mediterranean region has so far received little attention, despite its possible conservation value (Martinez-Padilla *et al.*, 2002). The aim of our study was to evaluate the impact of such habitat management on bird assemblages in three scrublands of southern France by comparing pairs of neighbouring managed (MA) and unmanaged (UMA) areas. We hypothesized that habitat management for small game species should benefit non-targeted bird species through (1) a higher richness and beta diversity, (2) an increased number of priority species for conservation and (3) a differential occurrence of open habitat species.

## Materials and methods

### *Study sites*

Three sites from the French Mediterranean region, were sampled according to their landscape structure dominated by scrubland (Fig.1). These sites belong to the Mediterranean climatic characteristics of this region, namely hot and dry summers (average summer temperature: 24.0-25.5 °C; average summer rainfall: 12-25 mm), mild and wet

winters (average winter temperature: 6.5-8.0°C; average winter rainfall: 38-50 mm; 15-25 days of frost).

**Bourg-Saint-Andéol (BSA)** (N 44°22'24", E 4°38'39", Ardèche, Auvergne-Rhône-Alpes) is located in the vicinity of the Ardèche canyon and the Rhône valley. This area is covered by a succession of vegetation from the meso-Mediterranean to lower supra-Mediterranean levels, including holm oak (*Quercus ilex*), downy oak (*Quercus pubescens*) and boxwood coppice (*Buxus sempervirens*).

**Lançon-Provence (LP)** (N 43°35'36", E 5°07'43", Bouches du Rhône, Provence-Alpes-Côte-d'Azur) is located near to the brackish water lagoon named "Etang de Berre", on the Fare mountain range near the Durance valley. The xeric landscape is made up of scrubland with kermes oaks (*Quercus coccifera*) and rosemary trees (*Salvia rosmarinus*), Ibero Mediterranean limestone cliffs and rocky escarpments.

**Montpeyroux (MP)** (N 43°41'46", E 3°30'25", Hérault, Occitanie) is located on the foothills of the Cevennes under the Mont Saint-Baudille at the extreme south-west of the southern slope of the Seranne Mountain. It includes vast limestone hills,

covered by scrubland with holm oak and xeric species of bushes. LP and MP are part of the Natura 2000 network.

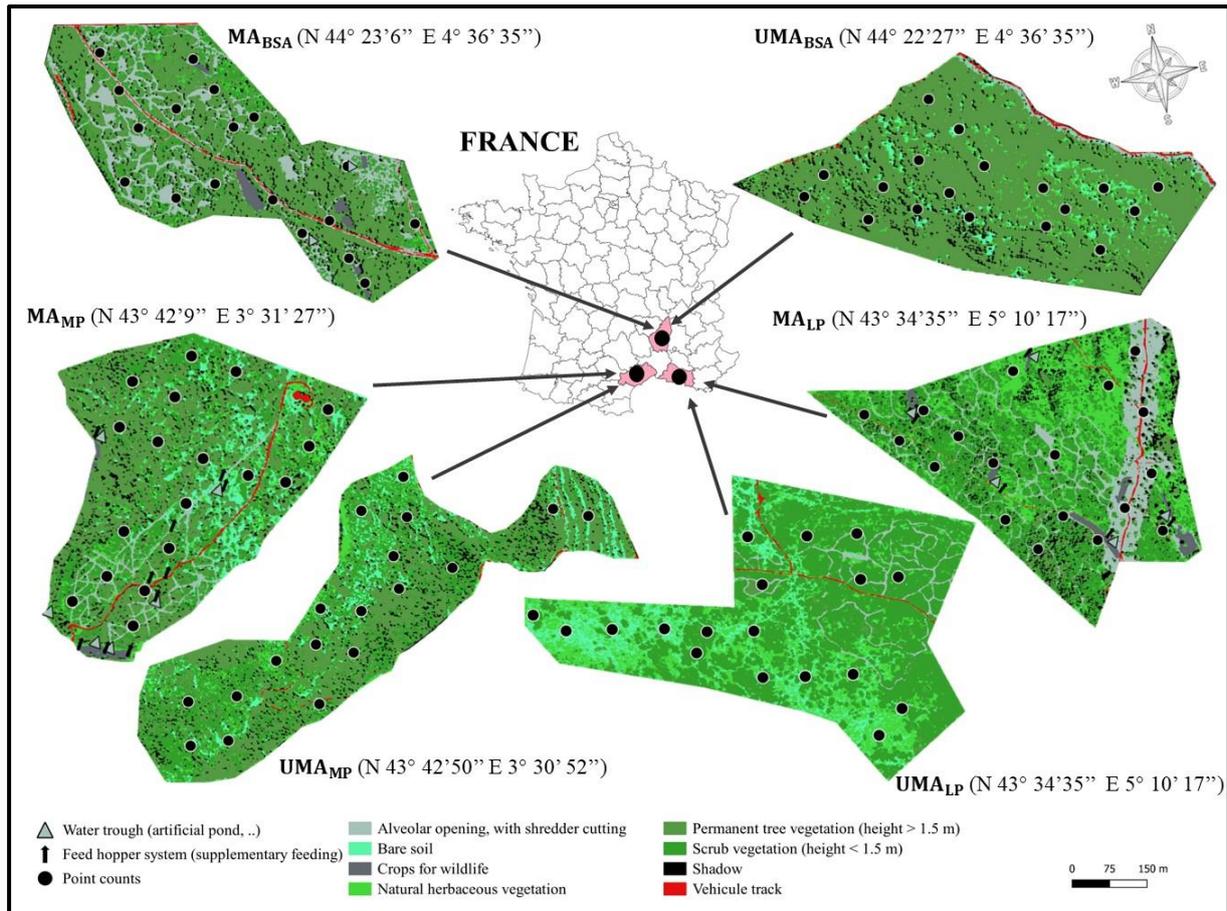
### **Habitat management types**

Each studied site included an area which has been managed for small game species. Three main types of habitat management were identified (Fig. 2).

**Scrubland opening** — Corridors and open spaces of few acres named alveolar openings are created within the scrubland using mechanical shredding. These openings are regularly held in autumn or winter, and some can evolve to dry grasslands after years.

**Crops for wildlife** — Small and closed natural areas of scrubland are converted or rehabilitated into game crops. Each plot is sown with subterranean clover (*Trifolium subterraneum*), white lupin (*Lupinus albus*), or orchard grass (*Dactylis glomerata*), and cultivated without chemical inputs.

**Food and water supplementation** — Food hopper systems are built from recycled materials and set on openings, corridors or along crops. Each local hunting society maintains them on a daily basis (Table S1 in Supporting Information). Ponds or permanent water bodies are created for mitigating summer drought.



**Fig. 1.** — Location and landscape structure of the three study sites, Bourg-Saint-Andéol (BSA), Lançon-Provence (LP) and Montpeyroux (MP), in southern France, including managed (MA) and unmanaged (UMA) areas for small game species, and the 108 count points. Source: IGN, production IMPCF 2022.

Vegetation maps of each studied area were produced using remote sensing technology. A total of eight variables were derived from remote sensing data to describe composition, vertical vegetation structure and heights opening alveolar, road or forest trail, crops, bare soil, low scrubs (< 1.50 m), high scrubs (> 1.50 m), trees, and herb layer in each MA or UMA. All steps were performed with QGIS 3.22.6 and the Orfeo

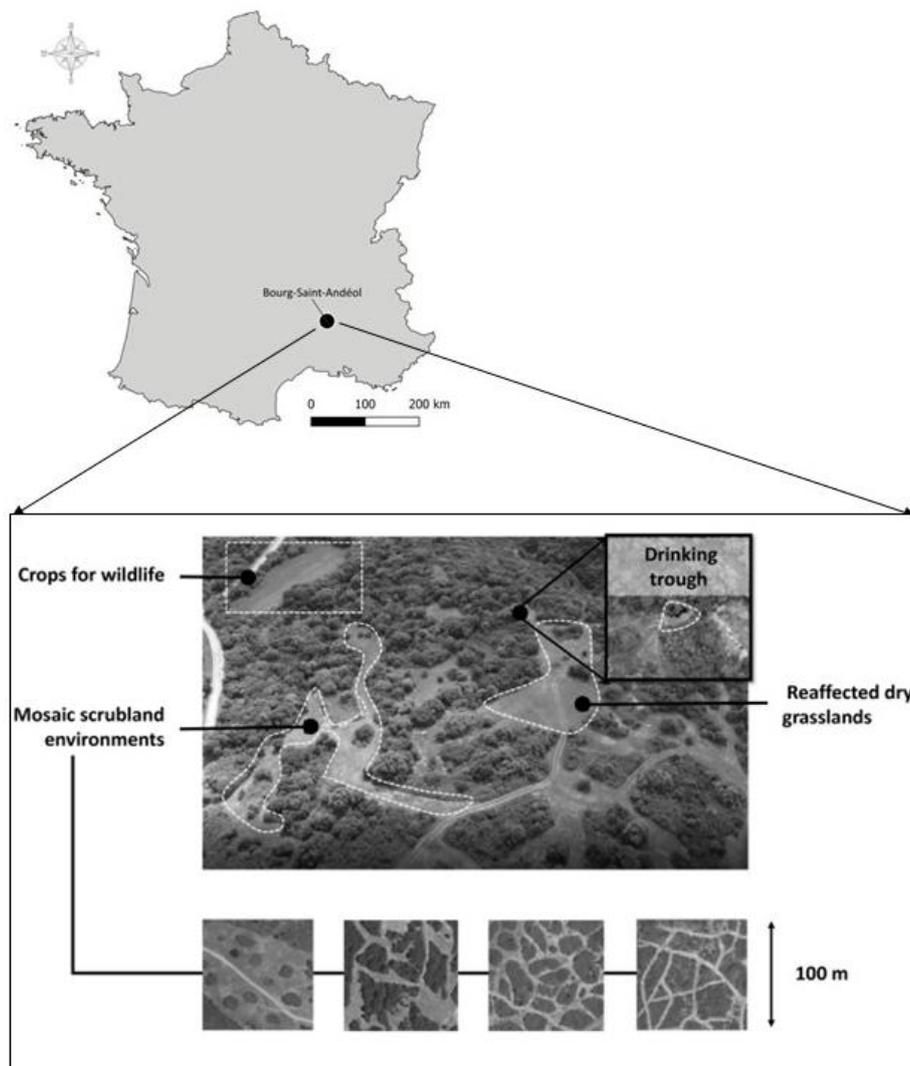
ToolBox application (OTB 8.0.1) (Grizonnet et al., 2017).

### *Description of bird assemblages*

Bird assemblages were described using a fixed-radius count point method, the progressive frequency sampling (EFP) defined by Blondel (1975) for studying the composition and structure of bird communities in various landscape with minimal sampling effort (Archaux, 2004). Such method was further developed by

several authors concerning the radius, the time and duration of the count points, and the distance between two neighbouring points (Hutto, 1986; Ralph *et al.*, 1995). This qualitative sampling method allows to study the composition and structure of bird communities in various landscapes. Within each of the 30 ha MAs and UMAs spaced 1 to 1.5 km apart at each site according to Balent and Courtiade (1992), we settled 18

fixed point-counts spaced 300 m apart to avoid overlap and ensure the independence of records. At each site and each day, the same number of point counts was sampled in MA and UMA. Bird species seen or heard, in flight or landed were recorded within a 100-m radius surrounding the observer during 20-minutes according to Petit *et al.*, (1995) and Sirami *et al.*, (2007). One pair of Mediterranean bird experts conducted the



**Fig. 2.** — Drone shot illustrating an habitat managed for small game species in Bourg-Saint-Andéol (N 44°22'24", E 4°38'39"). Each type of amenity is presented.

field surveys simultaneously for a better recording of data. They visited each MA and UMA alternatively from 6:00 to 11:00 am between April 27 and June 3 in 2021 and 2022. Due to weather conditions, they sampled 42 point-counts per area at BSA, 48 point-counts per area at LP, and 57 point-counts per area at MP.

### ***Species richness***

Indices to estimate biodiversity are numerous but species richness is widely used in ecology (Scott *et al.*, 1987; Purvis and Hector, 2000; Gotelli and Colwell, 2001; Magurran, 2021). We identified species richness as the number of species detected at a point count. We compared species richness between MA and UMA at each site with a Wilcoxon test as data were not normally distributed. We plotted the cumulative number of bird's species as a function of the cumulative number of point count samples surveyed on MAs and UMAs. An exhaustivity index of the species richness was calculated for each MA and UMA of each study site with the Monod formula, adapted from the Michaelis-Menten formula (Lauga and Joachim, 1987).

### ***Beta diversity***

Beta diversity measures the difference in species composition between two sites (Koleff *et al.*, 2003; Baselga, 2010). The Sørensen index (Sørensen, 1948) was used to compare species assemblages between MA and UMA of each site, and check if the recorded differences were due to additional species, or if areas were occupied by different communities (Table 1). The values of the index vary from 0 (no similarity) to 1 (total similarity). Then, the Sørensen's dissimilarity index (1-sor) was used for assessing whether nestedness or spatial turnover was the main factor accountable for beta diversity (highest value) (Sørensen, 1948; Whittaker, 1960). Nestedness is significant when the assemblage of one site appears to be a sub-set of the other one. Spatial turnover is significant when most species are replaced by others between sites.

### ***Priority species***

We defined priority species according to their conservation and legal status (Cheylan, 1995; Fonderflick, 2007). These included species listed as vulnerable (VU) or endangered (EN) in the French IUCN red list (IUCN France *et al.*, 2016) and species listed in Annex I of the European Union Birds Directive (European Commission, 2009) (Table S2 in Supporting Information).

Index name	Formula
(a) Sørensen index	$\beta_{sOr} = \frac{2 \cdot A}{2 \cdot A + X_{MA} + X_{UMA}}$
(b) Sørensen's dissimilarity - Nestedness index	$\beta_{nes} = \frac{X_{MA} + X_{UMA}}{2 \cdot A + X_{MA} + X_{UMA}} - \frac{\min(X_{MA}, X_{UMA})}{A + \min(X_{MA}, X_{UMA})}$
(c) Sørensen's dissimilarity - Spatial turnover	$\beta_{sim} = \frac{\min(X_{MA}, X_{UMA})}{A + \min(X_{MA}, X_{UMA})}$

**Table 2.** — Beta diversity indexes used to compare bird assemblages between managed and unmanaged areas of the three study sites in southern France. A: Number of species recorded in both managed (MA) and unmanaged (UMA) areas. T: Total number of species recorded in the area.  $X_{MA}$ : Number of species recorded only in the managed area.  $X_{UMA}$ : Number of species recorded only in the unmanaged area.

Species contacted in flight and nocturnal birds were excluded from subsequent analyses because they cannot be considered as direct users of the sampled area. Then, we compared the prevalence (number of count points with record) of priority species between MAs and UMAs using chi-square-tests.

### Effect of managed surface on bird ecological profile

It would be inadequate to evaluate the potential impact of MAs solely on the basis of species richness (Fusco *et al.*, 2021). It was then important to consider the specific

responses of the species according to their habitat preference listed in the *Inventaire National du Patrimoine Naturel* website (<https://inpn.mnhn.fr>). A species is considered generalist if it lives in several types of habitat, and specialist if it occurs in only one type of habitat.

So, we studied the occurrence of the 68 species recorded at the 147 point counts in MAs along a management gradient ranging from 0 to 49% of the surface. An occurrence frequency was calculated as the ratio between the number of point counts a species was present and the total number of point counts. Then, following Sirami (2006), a buffer zone of 100 m was considered around each point count using the remote sensing. Land use within each buffer was quantified in terms of managed surface and natural surface, before discretizing the managed surface into five classes that included the same amount of bird species data (0-4%, 4-13%, 13-18%, 18-27%, 27-49%).

### Results

A total of 3320 bird records was collected at the three sites over the two years of sampling. According to the study limitations, 2322 records were kept summarizing the occurrence of 71 bird species.

The 998 records excluded from the analyses were: i) 958 records of flying birds, ii) 40 records of landed raptors and nocturnal bird species.

### ***Species richness and beta diversity***

Species richness was 68 in MAs and 55 in UMAs, a difference which is highly significant (Wilcoxon test,  $w = 15470$ ,  $p < 0.001$ ). Furthermore, species richness estimates were lower in UMAs even if the 95% confidence intervals overlapped (Fig. 3a).

At the site level, species richness was 48 in BSA, 55 in LP and 55 in MP, (Fig. 3b). It was significantly higher in MA than UMA at the three sites: BSA (Wilcoxon test,  $w = 1306.5$ ,  $p < 0.001$ , LP ( $w = 1671.5$ ,  $p < 0.001$ ), MP ( $w = 2681.5$ ,  $p < 0.001$ ). According to accumulation curves and exhaustivity indices, around 90% of the estimated number of species were recorded in each area type of the three study sites (Fig. S1 in Supporting Information).

Sørensen indices showed that beta diversity was quite similar in the three study sites (Table 2), indicating a high assemblage overlap and low turnover rate between MAs and UMAs. However, the greater number of records in MAs was associated with a greater number of exclusive species (16 vs 3 in UMAs of the three sites).

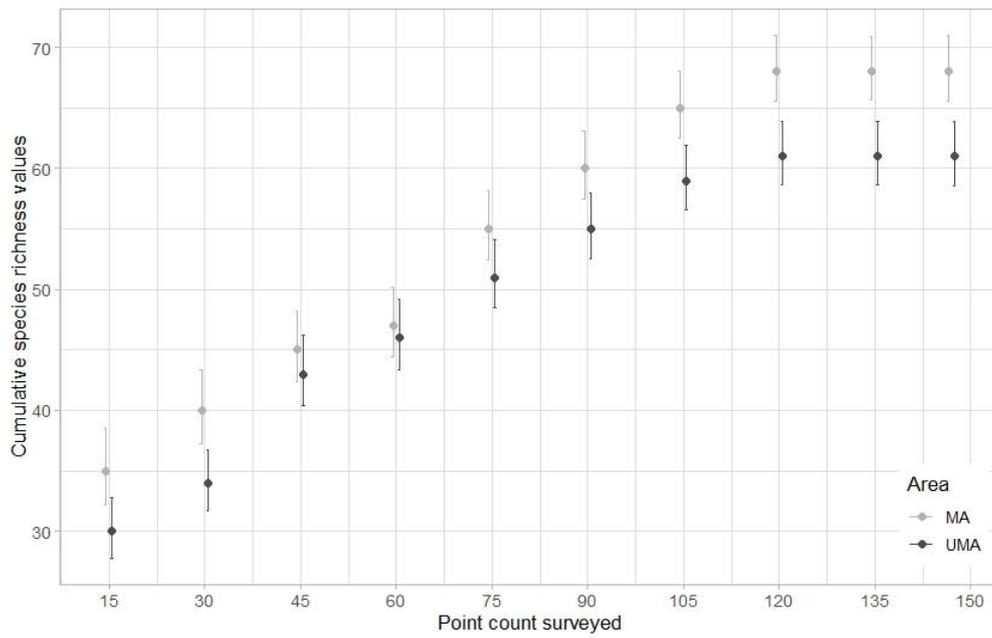
Study sites	BSA		LP		MP	
	MA	UMA	MA	UMA	MA	UMA
Count points sampled	42	42	48	48	57	57
Observations	398	334	365	275	550	400
Species	46	37	53	41	52	43
Exclusive species	11	2	14	2	12	3
Sørensen index	0.843		0.83		0.842	
Sørensen dissimilarity index	0.157		0.17		0.158	
Nestedness	0.103		0.121		0.11	
Spatial turnover	0.054		0.049		0.048	

**Table 2.** — Beta diversity indexes comparing bird communities recorded during count points between managed (MA) and unmanaged areas (UMA) for each study site in southern France (BSA: Bourg-Saint-Andéol, LP: Lançon-Provence, MP: Montpeyroux).

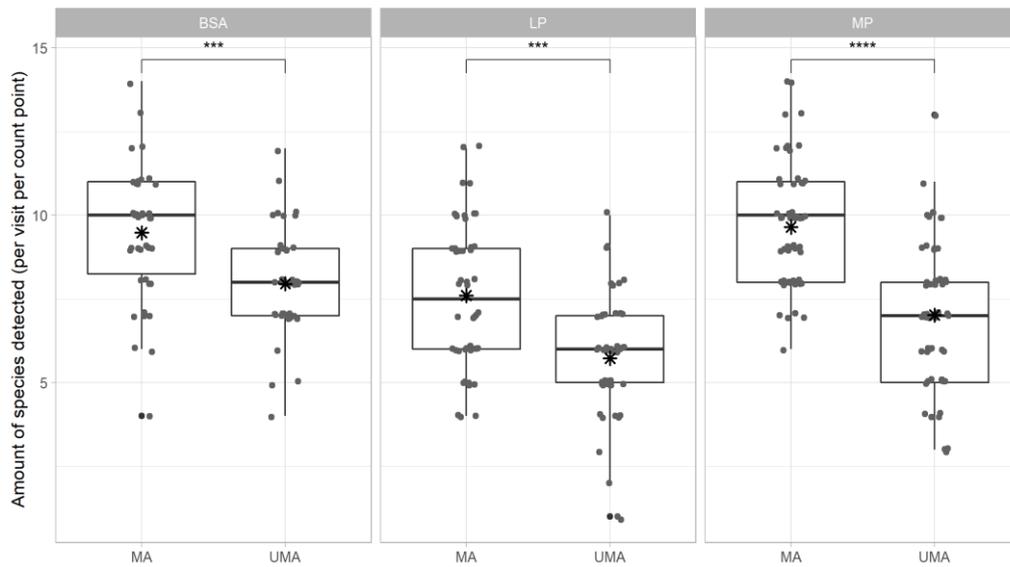
### ***Priority species***

Among the 71 bird species, 17 were considered as priority species, either because of their French IUCN status (4 as “endangered”, 9 as “vulnerable”) or because they are listed in Annex I of the European Birds Directive (Table 3). These included mainly the European turtle-dove (*Streptopelia turtur*), the Dartford warbler (*Sylvia undata*) and the European serin. Priority species were more prevalent in MA (Fig. 4) and the difference was significant at BSA ( $\chi^2 = 6.39$ ,  $p < 0.05$ ), LP ( $\chi^2 = 5.04$ ,  $p < 0.05$ ) and MP ( $\chi^2 = 10.6$ ,  $p < 0.01$ ). On average, an observer had a 14.2 % chance of contacting a priority species when conducting a survey in a MAs, whereas the chance was 10.6% in an UMAs.

(a)



(b)



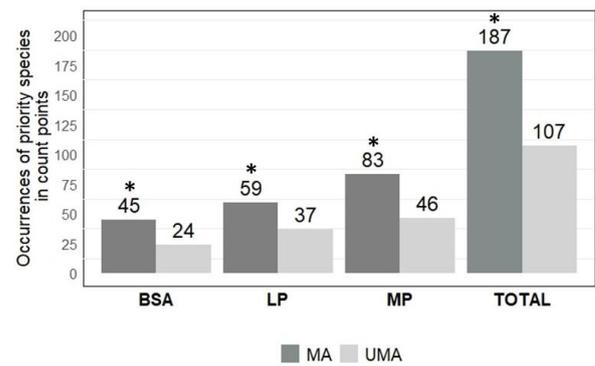
**Fig. 3.** — (a) Accumulation curves of bird species richness (y-axis) with 95% confidence intervals estimated on 147 point counts (x-axis) in MAs and UMAs. (b) Bird species richness in managed (MA) and unmanaged (UMA) areas of the three study sites in southern France. BSA: Bourg-Saint-Andéol, LP: Lançon-Provence, MP: Montpeyroux. Each point corresponds to the number of species detected at a point count during a visit. Stars correspond to mean values. In each site, species richness was significantly higher in MA than in UMA (Wilcoxon tests,  $p < 0.05$ ).

**Ecological profiles of bird species**

Sixty-eight species were ordered according to the average managed surface in the 100 m buffer zone of MA count points where they were detected (Fig.5). Three main ecological profiles were identified. Most species were present whatever the managed surface and can be considered generalist (45 species). These were priority species such as the European turtle-dove and the European greenfinch (*Chloris chloris*), or common species such as the Eurasian magpie (*Pica pica*) and the common chaffinch (*Fringilla coelebs*). The frequency of close habitat specialists (7 species), such as the endangered spectacled warbler (*Sylvia conspicillata*) and the Dartford warbler, decreased with the managed surface of the scrubland in the buffer. On the opposite, the open habitat specialists (16 species), such as the red-legged partridge (*Alectoris rufa*) and the common pheasant (*Phasianus colchicus*), benefited from larger scrubland openings.

**Discussion**

The aim of this study was to evaluate the outcome of small game habitat managed by hunters on non-targeted bird species in three French Mediterranean scrubland sites.



**Fig. 4.** — Occurrences of priority species in count points surveyed in managed (MA) and unmanaged (UMA) areas of the three study sites in southern France. BSA: Bourg-Saint-Andéol, LP: Lançon-Provence, MP: Montpeyroux. Stars indicate significant differences (chisq squared tests,  $p < 0.05$ ).

**Table 3.** — Occurrence of the 71 bird species recorded during count points in both managed (MA) and unmanaged (UMA) area of the three study sites in southern France (BSA: Bourg-Saint-Andéol – 2 x 42 point counts, LP: Lançon-Provence – 2 x 48 point counts and MP: Montpeyroux – 2 x 57 point counts). Species are listed according to their IUCN conservation status in France: Endangered (EN), Vulnerable (VU), Near Threatened (NT), Least Concern (LC) (IUCN France et al., 2016). Species whose IUCN status is followed by (\*) are listed in Annex I of the European Bird Directive (European Commission, 2009). Species flagged with (\*\*) are not scrubland specialists.

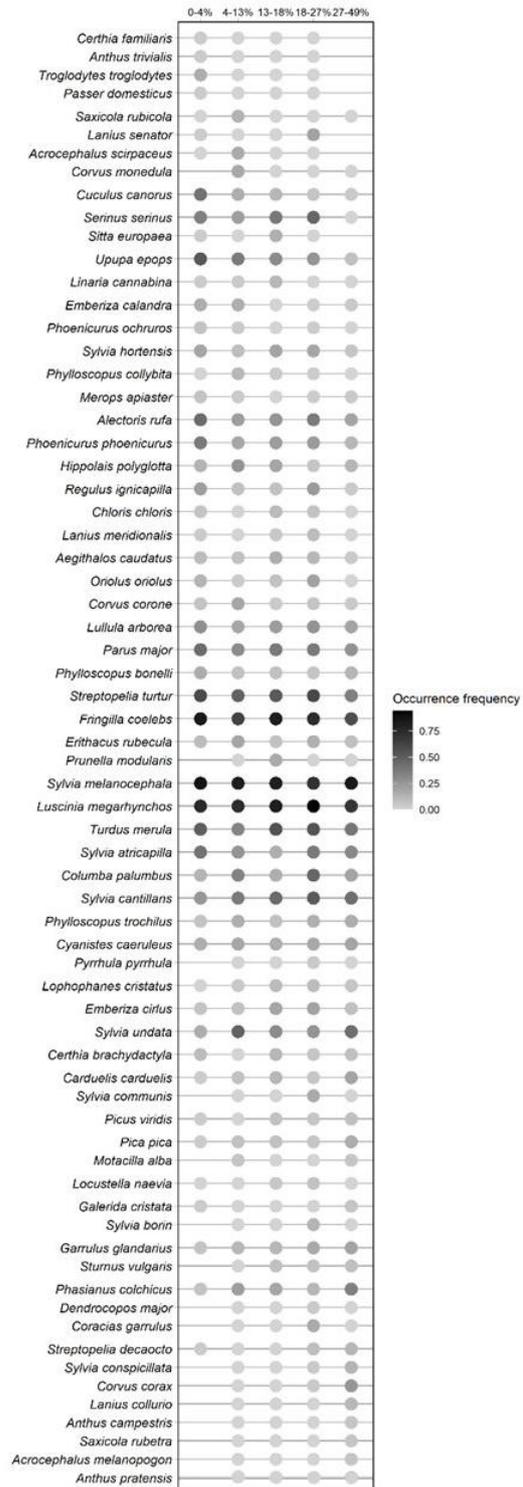
## Impact of habitat management on bird communities

Species	Valence	IUCN Status France	Number of occurrences					
			BSA		LP		MP	
			MA	UMA	MA	UMA	MA	UMA
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	Specialist (**)	EN	0	0	1	0	0	0
<i>Lanius meridionalis</i>	Generalist	EN	0	0	1	2	2	2
<i>Sylvia conspicillata</i>	Specialist	EN	2	0	0	0	0	0
<i>Sylvia undata</i>	Specialist	EN	8	3	28	24	10	16
<i>Anthus pratensis</i>	Specialist	VU	0	0	1	0	0	1
<i>Carduelis carduelis</i>	Generalist	VU	3	0	6	1	4	1
<i>Chloris chloris</i>	Generalist	VU	3	1	0	0	3	2
<i>Lanius senator</i>	Generalist	VU	0	0	0	0	2	0
<i>Linaria cannabina</i>	Generalist	VU	1	0	1	0	3	3
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Specialist (**)	VU	1	0	0	0	0	0
<i>Saxicola rubetra</i>	Specialist (**)	VU	0	0	1	0	0	0
<i>Serinus serinus</i>	Generalist	VU	0	0	3	1	26	6
<i>Streptopelia turtur</i>	Generalist	VU	27	20	13	4	36	15
<i>Coracias garrulus</i>	Generalist	NT (*)	0	0	1	1	0	0
<i>Lanius collurio</i>	Generalist	NT (*)	0	0	2	0	0	0
<i>Locustella naevia</i>	Generalist	NT	2	0	0	0	1	1
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Generalist	NT	9	2	5	2	3	5
<i>Saxicola rubicola</i>	Generalist	NT	0	0	2	2	1	0
<i>Sylvia borin</i>	Generalist	NT	3	3	0	0	0	0
<i>Sylvia melanocephala</i>	Generalist	NT	26	25	45	40	48	53
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Specialist (*)	LC	0	0	0	0	1	0
<i>Aegithalos caudatus</i>	Generalist (*)	LC	5	6	3	0	6	2
<i>Alectoris rufa</i>	Generalist	LC	10	3	13	14	22	6
<i>Anthus campestris</i>	Generalist	LC (*)	0	0	1	4	0	0
<i>Anthus trivialis</i>	Generalist	LC	0	0	0	0	1	0
<i>Caprimulgus europaeus</i>	Generalist	LC (*)	0	0	0	0	0	1
<i>Certhia brachydactyla</i>	Generalist	LC	3	4	2	0	5	2
<i>Certhia familiaris</i>	Specialist	LC	0	0	0	0	1	0
<i>Columba palumbus</i>	Generalist	LC	19	15	6	3	13	11
<i>Corvus corax</i>	Generalist	LC	3	0	0	0	0	0
<i>Corvus corone</i>	Generalist	LC	3	0	4	2	4	1
<i>Corvus monedula</i>	Generalist	LC	0	0	3	2	0	0
<i>Cuculus canorus</i>	Generalist	LC	1	3	4	1	18	11
<i>Cyanistes caeruleus</i>	Generalist	LC	9	16	8	3	8	6
<i>Dendrocopos major</i>	Specialist (**)	LC	1	0	0	0	0	0
<i>Emberiza calandra</i>	Specialist (**)	LC	2	0	3	2	6	0
<i>Emberiza cia</i>	Specialist (**)	LC	0	0	0	1	0	0
<i>Emberiza cirius</i>	Generalist	LC	4	2	6	3	8	2
<i>Erithacus rubecula</i>	Generalist	LC	9	28	4	2	4	5
<i>Fringilla coelebs</i>	Generalist	LC	33	27	26	15	48	48
<i>Galerida cristata</i>	Generalist	LC	0	0	1	0	1	0
<i>Garrulus glandarius</i>	Generalist	LC	12	14	4	7	3	9
<i>Hippolais polyglotta</i>	Generalist	LC	3	0	6	5	12	8
<i>Lophophanes cristatus</i>	Generalist	LC	0	0	4	0	1	0
<i>Lulula arborea</i>	Generalist	LC	7	6	10	12	17	3
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Generalist	LC	38	21	34	27	45	43
<i>Merops apiaster</i>	Generalist	LC	1	1	2	1	2	0
<i>Motacilla alba</i>	Generalist	LC	0	0	2	0	0	0
<i>Oriolus oriolus</i>	Generalist	LC	5	0	2	1	7	2
<i>Parus major</i>	Generalist	LC	19	20	12	9	21	14
<i>Passer domesticus</i>	Generalist	LC	0	0	0	0	1	0
<i>Phasianus colchicus</i>	Generalist	LC	2	2	21	21	3	3
<i>Phoenicurus ochruros</i>	Specialist (**)	LC	1	1	1	5	2	1
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Specialist (**)	LC	12	2	7	4	15	11
<i>Phylloscopus bonelli</i>	Generalist	LC	6	3	3	0	5	3
<i>Phylloscopus collybita</i>	Specialist	LC	1	2	1	1	3	2
<i>Pica pica</i>	Generalist	LC	1	3	8	13	2	3
<i>Picus viridis</i>	Generalist	LC	3	8	3	1	1	0
<i>Prunella modularis</i>	Specialist	LC	1	1	0	0	0	0
<i>Regulus ignicapilla</i>	Generalist	LC	8	2	2	0	10	3
<i>Sitta europaea</i>	Generalist	LC	0	0	0	0	3	0
<i>Streptopelia decaocto</i>	Generalist	LC	5	5	1	4	1	1
<i>Sturnus vulgaris</i>	Generalist	LC	4	1	1	0	0	0
<i>Sylvia atricapilla</i>	Specialist	LC	21	25	7	4	17	15
<i>Sylvia cantillans</i>	Specialist	LC	22	19	20	14	17	13
<i>Sylvia communis</i>	Specialist	LC	0	0	1	0	0	1
<i>Sylvia hortensis</i>	Generalist	LC	0	1	3	2	12	18
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Specialist	LC	0	1	0	0	5	3
<i>Turdus merula</i>	Generalist	LC	35	34	6	8	28	36
<i>Turdus philomelos</i>	Generalist	LC	0	0	0	1	0	0
<i>Upupa epops</i>	Generalist	LC	4	4	10	6	32	8
Number of point counts			42	42	48	48	57	57

With an overall occurrence of 71 species, the exhaustiveness of species richness close to 90% for each area type indicates that we recorded representative samplings of the bird assemblages. Observability within the study sites was not an obstacle to detect the species in both MAs and UMAs because 97% of our records were obtained by acoustic detection. The progressive frequency sampling (Blondel 1975) was previously used in numerous studies in the Mediterranean region (*e.g.* Blondel *et al.*, 1978; Martin, 1983; Fonderflick *et al.*, 2001). However, the relative abundance of each species was not estimated at each point count, which can constitute a weakness for our study in addition to the quite different management achieved in the three sites (Table S1). This would require another recording method such as the index of point abundance (Blondel *et al.*, 1970).

**Effect of habitat management on bird richness and beta diversity**

Our results support the first hypothesis, habitats managed by hunters for small game species are more attractive than unmanaged ones for non-targeted bird species, with both a higher species richness and a greater number of exclusive species.



**Fig.5.** — Frequency of occurrence of the 68 bird species recorded in the 147 point counts classified in five equal frequency classes of managed surface in the three study sites in southern France. Species are ranked in ascending order according to the average of managed surface within a 100-m buffer around the count points where they were detected.

There is an obvious relationship between the diversity of bird species and the structural diversity of the sampled areas. Indeed, it has long been recognized that the structure of vegetation is the main ecological factor that conditions the variability and differentiation of bird communities in the Mediterranean region (Prodon and Lebreton, 1981). Nevertheless, our data lack an evaluation of the bird species abundance for evaluating more accurately the influence of vegetation structure (Fonderflick, 2007). A further study should compare the number of breeding pairs between MAs and UMAs as it was suggested above.

Within each study site, it was not possible to identify the relative impact of each specific management practice on the non-targeted bird species at both local and landscape scales. We only considered scrubland opening for defining MAs, and punctual amenities such as feeders and trough were neglected. Indeed, no information was available about the area impacted by such amenities so they could not be integrated into the managed surface of the point count buffers. However, providing food and water to game species could also benefit non-targeted species

(Gaudioso-Lacasa *et al.*, 2010; Arroyo *et al.*, 2013; Armenteros *et al.*, 2021), and even predators by increasing the amount of preys (Beja *et al.*, 2009).

### ***Benefit of habitat management on priority species***

The second hypothesis was also supported as we found positive effect of MAs on some priority species for conservation, a result that is consistent with their dependence on habitat heterogeneity at the landscape scale (Preiss *et al.*, 1997; Suárez-Seoane *et al.*, 2002). This is the case for threatened species inhabiting agroecosystems such as the European goldfinch, the European serin, the European turtle dove and the European greenfinch which were more frequently recorded in MAs than in UMAs. Surprisingly, the endangered southern grey shrike, which also inhabits agroecosystems and steppes, did not benefit from the habitat opening, like the open habitat specialist meadow pipit (*Anthus pratensis*). On the other hand, the habitat management did not affect the occurrence of scrubland specialists such as the spectacled warbler or the Dartford warbler. So, in the Mediterranean landscape, the role of habitat heterogeneity through MAs, could be a key factor for conserving a number of threatened species.

### ***Occurrence of open habitat specialists***

Some of the bird species recorded in MAs do not belong to traditional Mediterranean bird communities of scrublands. This is due to a secondary colonization by species of open and anthropophilic environments, including some priority species for conservation. This result is consistent with previous works carried out in the French Mediterranean region where most species with an unfavourable conservation status are linked to open and semi-open habitats (Fonderflick, 2007; Vimal *et al.*, 2017; Brotons *et al.*, 2018). At a larger scale, in Europe most priority species for conservation actually need a mixture of woodland, scrubland and rocky habitat within their foraging area (Tucker and Evans, 1997). Nevertheless, most species exclusive of MAs are anthropophilic, with variable ecological amplitudes, and they occurred in managed habitats, either as substitute or complement of their preferred habitat. Described in a more general context, bird species sensitivity to environmental changes was shown to be linked to a sensory pattern whose main proxies are the scale of perception and the nature of the perceived elements (Sirami, 2006). In our study, scrubland management has structured an

agro-forestry bird assemblage in MAs. However, the ecological profile of most species living in the three scrublands identified them as generalists, that are well known to be favoured by landscape opening (Dunning *et al.*, 1992; Brotons *et al.*, 2006; Caplat and Fonderflick, 2009). Finally, scrubland habitat management for small game species can fulfil biological requirements of many non-targeted bird species, and can be considered, to a certain extent, necessary for maintaining habitat heterogeneity after agricultural abandonment.

### ***Profit and loss of habitat management***

Our results agree with findings in Spain (Caro *et al.*, 2014) and elsewhere in Europe (Preiss *et al.*, 1997; Stoate and Szczur, 2001; Arroyo and Beja, 2002; Stoate *et al.*, 2003; Sage *et al.*, 2005; Parish and Sotherton, 2008; Santana *et al.*, 2017), where low-intensity management actions for small game had positive effects on non-targeted bird species. Several authors identify management practices that closely mimic ecological processes as an added value for small game species — small agricultural plots, mosaic landscape or fire and mechanical shredding of scrubland cover — and have positive effects on bird communities adapted to natural

disturbance regimes (Smith *et al.*, 2001; Moreira *et al.*, 2001; Tapper, 2005; Arroyo *et al.*, 2013; Aebischer *et al.*, 2016; Newey *et al.*, 2016). However, these studies have been conducted in farmlands and differ from our framework of analyses and make comparisons with our study difficult. Moreover, the effects of one type of management on non-targeted bird species are often paradoxical, inducing both positive and negative effects (Gallo, and Pejchar, 2016; Mustin *et al.*, 2018).

Although it may be important in fire prevention (Legrand *et al.*, 1994), the impact of mechanical shredding on Mediterranean vegetation and wildlife is not fully identified yet. The treatment periods could have a negative impact on the breeding success of ground-nesting birds, and on the flowering cycle of plants and subsequently on the abundance of invertebrates. Moreover, food and water supplementation can easily become ecological traps for some species, due to the increased risk of predation, or pathogen transmission (Pennycott *et al.*, 1998; Arroyo et Beja, 2002; Beja *et al.*, 2009).

## Conclusion

To our knowledge, our study is one of the first to explicitly address the positive

effects of scrubland management on non-targeted bird species. Opening scrublands appear to be important for some bird species of high conservation priority, and can also prevent spread of fires, common in the region, that induce a turnover of bird species, in favour of open space species too (Prodon, 1988). In the present study, identifying an optimal threshold of management to support non-targeted bird species was not clearly identified. Carrying out a study on a larger set of MAs for long period of time could provide more precisely the responses of non-targeted bird species to each management practice. Moreover, estimating the relative abundance of bird species in MAs based on breeding pair census would further support the role of MAs for the conservation of non-targeted bird species.

## Acknowledgements

This research program was conducted by the Institut Méditerranéen du Patrimoine Cynégétique et Faunistique. The authors thank all financial contributors, especially Hunters Federal Union at the national (FNC), regional (FRC-PACA), and department levels: FDC 04-05-06-13-83-84 in Provence Alpes Côte d'Azur, FDC 2A-2B in Corsica, FDC 11-34-48-66-12 and 81 in Occitania, FDC 43-07-26 in Auvergne-Rhône-Alpes, and Regional Council Sud Provence Alpes Côte d'Azur.

We thank all Master degree students E. Balandraud, F. Moreau, M. Cretet and ornithologists, especially P. Dahler and Q. Gaule who collected data in the field. We thank the two anonymous reviewers and the associate editor for their comments that contributed to the improvement of this manuscript.

## References

- Aebischer, NJ, Bailey, CM, Gibbons, DW, Morris, AJ, Peach, WJ, and Stoate, C, 2016. Twenty years of local farmland bird conservation: the effects of management on avian abundance at two UK demonstration sites. *Bird Study*, 63(1): 10-30. Doi:/00063657.2015.1090391
- Alphandéry, P, and Fortier, A, 2007. A new approach to wildlife management in France: regional guidelines as tools for the conservation of biodiversity. *Sociologia Ruralis*, 47(1): 42-62. Doi: /j.1467-9523.2007.00426.x.
- Archaux, F, 2004. Breeding upwards when climate is becoming warmer: no bird response in the French Alps. *Ibis*, 146(1), 138-144. Doi: /j.1474-919X.2004.00246.x
- Armenteros, JA, Caro, J, Sanchez-Garcia, C, Arroyo, B, Perez, JA, Gaudioso, VR, and Tizado, EJ, 2021. Do non-target species visit feeders and water troughs targeting small game? A study from farmland Spain using camera-trapping. *Integrative Zoology*, 16(2): 226-239. Doi: /1749-4877.1249
- Arroyo, B, Delibes-Mateos, M, Caro, J, Estrada, A, Mougeot, F, Diaz-Fernández, S, Casas, F, and Viñuela, J, 2013. Efecto de la gestión para las especies de caza menor sobre la fauna no cinegética. *Ecosistemas*, 22(2): 27-32.
- Balant, G, and Courtiade, B, 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology*, 6: 195-211.
- Ballon, P, Ginelli, L, and Vollet, D, 2012. Les services rendus par la chasse en France : regards croisés en écologie, économie et sociologie. *Revue forestière française*, 64(3): 305-318.
- Baselga, A, 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1): 134-143.
- Beja, P, Gordinho, L, Reino, L, Loureiro, F, Santos-Reis, M, and Borralho, R, 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *European Journal of Wildlife Research*, 55: 227- 238.
- Blondel, J, 1965. Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne : description du milieu, de la méthode de travail et expose des premiers résultats obtenus à la période de reproduction. *Revue d'Écologie, (Terre et Vie)*, 19(4): 311-341.
- Blondel, J, 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux, éléments d'un diagnostic écologique. I. la méthode des échantillonnages fréquents progressifs (EFP). *Revue d'Écologie, (Terre et Vie)*, 29(4): 533-589.
- Blondel, J, and Médail, F, 2009. The physical geography of the Mediterranean. Biodiversity and conservation. In Woodward, JC (Eds.). *The physical geography of the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford: 615-650.
- Blondel, J, David, P, Lepart, J, and Romane, F, 1978. L'avifaune du mont Ventoux essai de synthèse biogéographique et écologique. *Revue d'Écologie, (Terre et Vie)*, Suppl. 1: 111-145.

- Blondel, J, Ferry, C, and Frochot, B, 1970. La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoute". *Alauda*, 38(1): 55-71.
- Borrvalho, R, Rito, A, Rego, F, Simoes, H, and Pinto, PV, 1998. Summer distribution of red-legged partridges *Alectoris rufa* in relation to water availability on Mediterranean farmland. *Ibis*, 140(4), 620-625.
- Brotos, L, Herrando S, and Martin JL, 2006. Bird assemblages in forest fragments within Mediterranean mosaics created by wildfires. *Landscape Ecology*, 19(6): 663-675.
- Brotos, L, Herrando, S, Sirami, C, Kati, V, and Díaz, M, 2018. Mediterranean forest bird communities and the role of landscape heterogeneity in space and time. In Mikusinski, G, Roberge, JM, and Fuller, RJ, (Eds.). *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge University Press, Cambridge: 318-349.
- Caplat, P, and Fonderflick, J, 2009. Area mediated shifts in bird community composition: a study on a fragmented Mediterranean grassland. *Biodiversity and Conservation*, 18(11): 2979-2995.
- Caro, J, Delibes-Mateos, M, Estrada, A, Borrvalho, R, Gordinho, L, Reino, L, Beja, P, and Arroyo, B, 2014. Effects of hunting management on Mediterranean farmland birds. *Bird Conservation International*, 25(2): 166-181.
- Casas, F, and Garcia, JT, 2022. *The future of the red-legged partridge: science, hunting and conservation (Vol. 6)*. Springer Nature, Ciudad Real.
- Casas, F, Mougeot, F, Viñuela, J, and Bretagnolle, V, 2009. Effects of hunting on the behaviour and spatial distribution of farmland birds: importance of hunting-free refuges in agricultural areas. *Animal Conservation*, 12(4): 346-354.
- Casas, F, Duarte, J, Gonçalves, D, Meriggi, A, Morales, MB, Ponce, F, Reino, L, Traba, J, and Vargas, JM, 2022. Habitat use and selection: is habitat management the key to restore red-legged partridge populations? In: Casas, F, and Garcia, JT, (Eds.). *The future of the red-legged partridge, Wildlife research monographs*, Cham: Springer: 45-67.
- Cheylan, M, 1995. Les Reptiles du Paléarctique occidental : diversité et conservation. Doctoral dissertation, Paris, EPHE.
- Crétois, B, Linnell, JD, Grainger, M, Nilsen, EB, and Rød, JK, 2020. Hunters as citizen scientists: contributions to biodiversity monitoring in Europe. *Global Ecology and Conservation*, 23: e01077.
- Delibes-Mateos, M, Farfan, MA, Olivero, J, and Vargas, JM, 2012. Impact of land-use changes on red-legged partridge conservation in the Iberian Peninsula. *Environmental Conservation*, 39(4): 337-346.
- Delibes-Mateos, M, Farfán, MA, Olivero, JA, Márquez, L, and Vargas, JM, 2009. Long-term changes in game species over a long period of transformation in the Iberian Mediterranean landscape. *Environmental Management*, 43(6): 1256-1268.
- Delibes-Mateos, M, Ferreras, P, and Villafuerte, R, 2008. Key role of European rabbits in the conservation of the Western Mediterranean basin hotspot. *Conservation Biology*, 22(5): 1106-1117.
- Dunning, JB, Danielson, JB, and Pulliam, HR, 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes, *Oikos*, 65(1): 169-175.
- European Commission, 2009. Directive 2009/147/EC of the European Parliament and of the Council of 30 November 2009 on the conservation of wild birds. *Official Journal of the European Union*, 20: 7-25.

- Ferreira, C, Touza, J, Rouco, C, Díaz-Ruíz, F., Fernández de Simón, J, Ríos Saldaña, C, Ferreras, P, Villafuerte, R, and Delibes-Mateos, M, 2014. Habitat management as a generalized tool to boost European rabbit *Oryctolagus cuniculus* populations in the Iberian Peninsula: a cost-effectiveness analysis. *Mammal Review*, 44(1): 30-43.
- Fonderflick, J, 2007. Conséquences de la fermeture et de la fragmentation des milieux ouverts sur l'avifaune nicheuse des Causses. Diplôme EPHE, Montpellier, 212 p.
- Fonderflick, J, Thevenot, M, and Destre, R, 2001. Le peuplement d'oiseaux du Causse Méjean (Lozère, France): état actuel, évolution historique et perspectives d'avenir. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, 56(2) : 173-192.
- Fonderflick, J, Caplat, P, Lovaty, F, Thévenot, M, and Prodon, R, 2010. Avifauna trends following changes in a Mediterranean upland pastoral system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137(3-4): 337-347.
- Fusco, J, Walker, E, Papaix, J, Debolini, M, Bondeau, A, and Barnagaud, JY, 2021. Land use changes threaten bird taxonomic and functional diversity across the Mediterranean Basin: a spatial analysis to prioritize monitoring for conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 612356.
- Gallo, T, and Pejchar, L, 2016. Improving habitat for game animals has mixed consequences for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 197: 47-52.
- Gaudioso Lacasa, VR, Sánchez García-Abad, C, Prieto Martín, R, Bartolomé Rodríguez, DJ, Pérez Garrido, JA, and Alonso de La Varga, ME, 2010. Small game water troughs in a Spanish agrarian pseudo steppe: visits and water site choice by wild fauna. *European Journal of Wildlife Research*, 56: 591-599.
- Ginelli, L, 2009. Chasse-gestion, chasse écologique, chasse durable. Enjeux autour de l'écologisation d'une pratique en crise. In *Chasse, Territoires et Développement durable. Outils d'analyse, enjeux et perspectives. Économie rurale*, 327-328(1-2):38-51.
- Gonzalo-Turpin, H, Sirami, C, Brotons, L, Gonzalo, L, and Martin, JL, 2008. Teasing out biological effects and sampling artifacts when using occupancy rate in monitoring programs. *Journal of Field Ornithology*, 79(2): 159-169.
- Gortázar, C, and Fernandez-de-Simon, J, 2022. One tool in the box: the role of hunters in mitigating the damages associated to abundant wildlife. *European Journal of Wildlife Research*, 68(3): 8-14.
- Gotelli, NJ, and Colwell, RK, 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4): 379-391.
- Grizonnet, M, Michel, J, Poughon, V, Inglada, J, Savinaud, M, and Cresson, R, 2017. Orfeo ToolBox: open source processing of remote sensing images. *Open Geospatial Data, Software and Standards*, 2(1): 1-8.
- Hutto, RL, Pletschet, SM, and Hendricks, P, 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *The Auk*, 103(3): 593-602.
- Koleff, P, Gaston, KJ, and Lennon, JJ, 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3): 367-382.
- Laiolo, P, Dondero, F, Ciliento, E, and Rolando, A, 2004. Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of applied Ecology*, 41(2): 294-304.
- Lauga, J, and Joachim, J, 1987. Sampling bird communities by the E.F.P. method: mathematical study of the cumulative curve. *Acta Oecologica*, 8(2): 117-124.

- Legrand, C, Etienne, M, and Rigolot, E, 1994. Une méthode d'aide au choix des combinaisons techniques pour l'entretien des coupures de combustible. *Forêt méditerranéenne*, 15(4), 397-408.
- Lindenmayer, DB, Margules, CR, and Botkin, DB, 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14(4): 941-950.
- Loveridge, A.J., Reynolds, J.C, and Milner-Gulland, EJ, 2007. Does sport hunting benefit conservation? In Macdonald, DW, and Service, K (Eds.). *Key topics in conservation biology*. Oxford University Press, Oxford: 224-241.
- Magurran, AE, 2021. Measuring biological diversity. *Current Biology*, 31(19): R1174-R1177.
- Martin, JL, 1983. The diagnose of density changes in island bird communities by the mean of point counts (progressive frequential sampling, E. F. P.). *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, 4(2): 167-179.
- Martínez-Padilla, J, Viñuela, J, and Villafuerte, R, 2002. Socio-economic aspects of gamebird hunting, hunting bags, and assessment of the status of gamebird populations in REGHAB countries. Part 1: Socio-economic and cultural aspects of gamebird hunting. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, Ciudad Real.
- Moreira, F, Ferreira, PG, Rego, FC, and Bunting, S, 2001. Landscape changes and breeding bird assemblages in northwestern Portugal: the role of fire. *Landscape Ecology*, 16: 175-187.
- Moreno-Rueda, G, Abril-Colón, I, López-Orta, A, Álvarez-Benito, I, Castillo-Gómez, C, Comas, M,, and Rivas, JM, 2016. Breeding ecology of the southern shrike (*Lanius meridionalis*) in an agrosystem of south-eastern Spain: the surprisingly excellent breeding success in a declining population. *Animal Biodiversity and Conservation*, 39(1): 89-98.
- Mustin, K., Newey, S., Irvine, J., Arroyo, B., and Redpath, S., 2011. Biodiversity impacts of game bird hunting and associated management practices in Europe and North America. RSPB report, 72 p.
- Mustin, K, Arroyo, B, Beja, P, Newey, S, Irvine, RJ, Kestler, J, and Redpath, SM, 2018. Consequences of game bird management for non-game species in Europe. *Journal of applied Ecology*, 55(5): 2285-2295.
- Myers, N, Mittermeier, RA, Mittermeier, CG, Da Fonseca, GA, and Kent, J, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.
- Newey, S, Mustin, K, Bryce, R, Fielding, D, Redpath, S, Bunnefeld, N, Bronwen, D, and Irvine, RJ, 2016. Impact of management on avian communities in the Scottish Highlands. *PLoS ONE*, 11: e0155473.
- Parish, DM, and Sotherton, NW, 2008. Landscape-dependent use of a seed-rich habitat by farmland passerines: relative importance of game cover crops in a grassland versus an arable region of Scotland. *Bird Study*, 55(1): 118-123.
- Pennycott, TW, Ross, HM, McLaren, IM, Park, A, Hopkins, GF, and Foster, G, 1998. Causes of death of wild birds of the family Fringillidae in Britain. *The Veterinary Record*, 143(6), 155-158.
- Petit, DR, Petit, LJ, Saab, VA, and Martin, TE, 1995. Fixed-radius point counts in forests: factors influencing effectiveness and efficiency. In: Ralph, CJ, Sauer, JR, and Droege, S, (Eds.). *Monitoring bird populations by point counts*. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-149: 49-56.
- Ponce-Boutin, F, Mathon, JF, Le Brun, T, Moutarde, C, Corda, E, and Kmiec, L, 2004. Aménagements des milieux et perdrix rouge en collines méditerranéennes françaises. *Faune Sauvage*, 262, 42-46.

- Preiss, E, Martin, JL, and Debussche, M, 1997. Rural depopulation and recent landscape changes in a Mediterranean region: consequences to the breeding avifauna, *Landscape Ecology*, 12(1): 51-61. Doi: /BF02698207.
- Prodon, R, and Lebreton, JD, 1981. Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees, 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37(1): 21-38.
- Purvis, A, and Hector, A, 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783): 212-219.
- Ralph, CJ, Droege, S, and Sauer, JR, 1995. Managing and monitoring birds using point counts: standards and applications. In: Ralph, CJ, Sauer, JR, and Droege, S, (Eds.). *Monitoring bird populations by point counts*. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-149: 161-168.
- Russo, D, 2007. Effects of land abandonment on animal species in Europe: conservation and management implications. Integrated assessment of vulnerable ecosystems under global change in the European Union. Project report. *European Commission, Community Research, Sustainable development, global change and ecosystems*, Portici.
- Sage, RB, Parish, DM, Woodburn, MI, and Thompson, PG, 2005. Songbirds using crops planted on farmland as cover for game birds. *European Journal of Wildlife Research*, 51: 248-253.
- Santana, J, Reino, L, Stoate, C, Moreira, F, Ribeiro, PF, Santos, JL, Rotenberry JT, and Beja, P, 2017. Combined effects of landscape composition and heterogeneity on farmland avian diversity. *Ecology and Evolution*, 7(4): 1212-1223.
- Schulz, JH, Millspaugh, JJ, Zekor, DT, and Washburn, BE, 2003. Enhancing sport-hunting opportunities for urbanites. *Wildlife Society Bulletin*, 31(2): 565-573.
- Scott, JM, Csuti, B, Jacobi, JD, and Estes, JE, 1987. Species richness. *BioScience*, 37(11): 782-788.
- Sfougaris, AI, Plexida, SG, and Solomou, AD. 2014. Assessing the effects of environmental factors on the presence and density of three shrike species in a continental and a coastal area of central Greece. *North-Western Journal of Zoology*, 10(1): 101-109.
- Sirami, C, 2006. Abandon des terres et avifaune : dynamiques spatiales et temporelles d'un paysage méditerranéen, Doctoral dissertation, Montpellier, École nationale supérieure agronomique, 290 p.
- Sirami, C, Brotons, L, and Martin, JL, 2007. Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions*, 13(1): 42-52.
- Sirami, C, Brotons, L, Burfield, I, Fonderflick, J, and Martin, JL, 2008. Is land abandonment having an impact on biodiversity? A meta-analytical approach to bird distribution changes in the north-western Mediterranean, *Biological Conservation*, 141(2): 450-459.
- Sirami, C, Nespoulous, A, Cheylan, JP, Marty, P, Hvenegaard, GT, Geniez, P, Martin, JL. 2010. Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: impacts on multiple taxa. *Paysage et Urbanisme*, 96(4): 214-223.
- Smith, AA, Redpath, SM, Campbell, ST, and Thirgood, SJ, 2001. Meadow pipits, red grouse and the habitat characteristics of managed grouse moors. *Journal of applied Ecology*, 38(2): 390-400.
- Sørensen, TA, 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on

Danish commons. *Biologiske Skrifter, Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*, 5(4): 1-34.

Stedman, RC, and Heberlein, TA, 2001. Hunting and rural socialization: contingent effects of the rural setting on hunting participation. *Rural Sociology*, 66(4): 599-617.

Stoate, C, and Szczur, J, 2001. Could game management have a role in the conservation of farmland passerines? A case study from a Leicestershire farm. *Bird Study*, 48(3): 279-292.

Stoate, C, Szczur, J, and Aebischer, NJ, 2003. Winter use of wild bird cover crops by passerines on farmland in northeast England. *Bird Study*, 50(1): 15-21.

Suárez-Seoane, S, Osborne, PE, and Baudry, J, 2002. Responses of birds of different biogeographic origins and habitat requirements to agricultural land abandonment in northern Spain. *Biological Conservation*, 105(3): 333-344.

Tapper SC, 2005. *Nature's gain: how gamebird management has influenced wildlife conservation*. The Game Conservancy Trust, Fording-bridge, Hampshire.

Tucker, GM, and Evans, MI, 1997. *Habitats for birds in Europe: a conservation strategy for the wider environment*. BirdLife International (Birdlife Conservation Series n°6), Cambridge.

UICN France, MNHN, LPO, SEOF, and ONCFS, 2016. *La Liste rouge des espèces menacées en France : Oiseaux de France métropolitaine*. Available at <https://bit.ly/2zg7skP>.

Vargas, JM, Farfan, MA, Guerrero, JC, Barbosa, AM, and Real, R, 2007. Geographical and environmental correlates of big and small game in Andalusia (southern Spain). *Wildlife Research*, 34(6): 498-506.

Vimal, R, Fonderflick, J, Thompson, JD, Pluvinet, P, Debussche, M, Cheylan, M, Geniez, P, Mathevet, R, and Lepart, J, 2017. Integrating habitat diversity into species conservation in the Mediterranean mosaic landscape. *Basic and applied Ecology*, 22: 36-43.

Whittaker, RH, 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3): 279-338.

Supplementary information

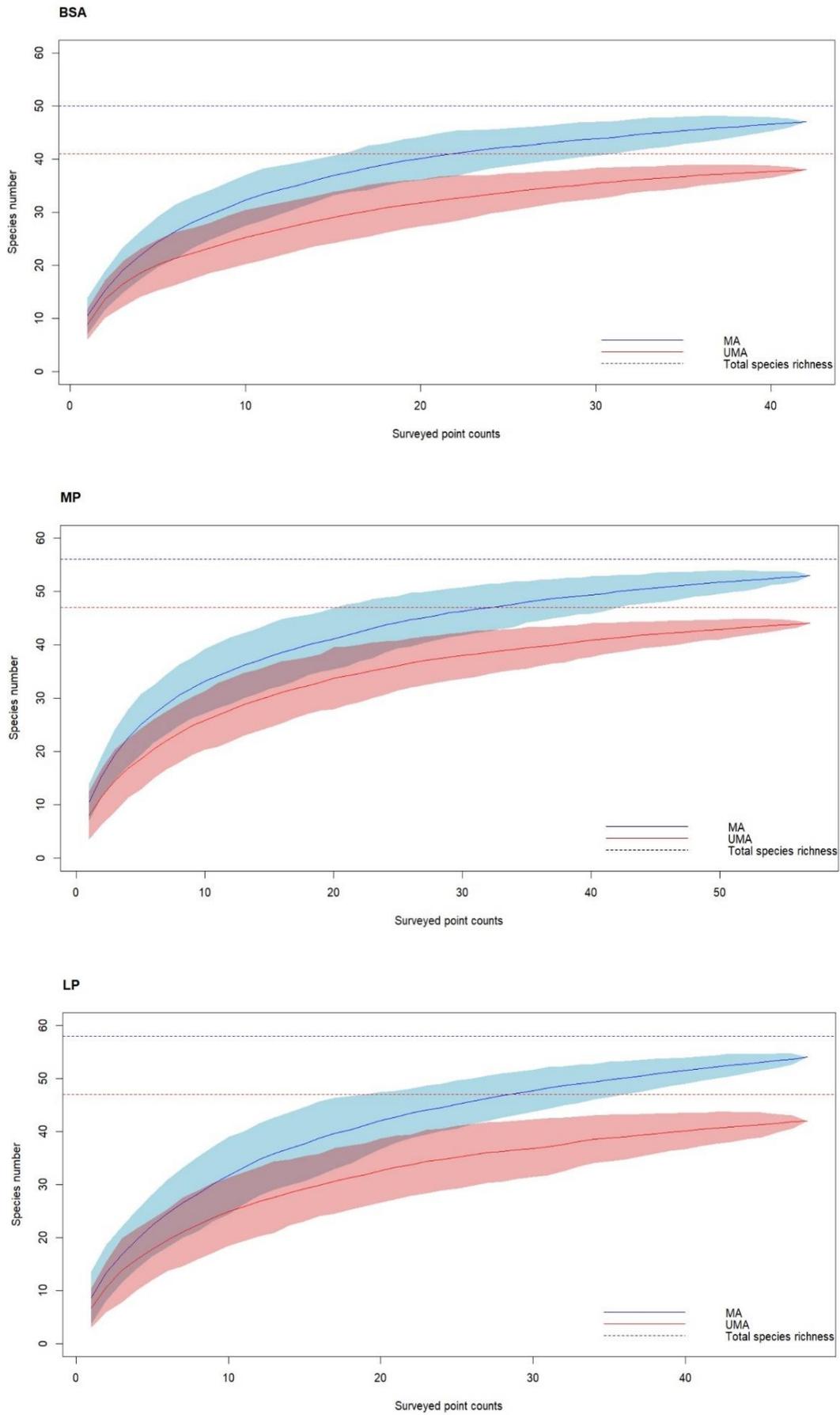
**Table S1.** — Types and period of habitat managements made by hunters in the three study sites in southern France (BSA: Bourg-Saint-Andéol, LP: Lançon-Provence, MP: Montpeyroux).

SITE	BSA	LP	MP	
Openings of mosaic scrubland environments.	<i>Lines (km)</i>	8	12	2
	<i>Period of existence</i>	15 years	8 years	3 years
	<i>Maintenance frequency</i>	15 ans	3 à 4 ans	3 à 4 ans
	<i>Logistic tools</i>	mechanical gyro-cutting + pastoralism	mechanical gyro-cutting	mechanical gyro-cutting
Artisanal feed hopper system	<i>Unit</i>	0	5	10
	<i>Period of existence</i>	-	> 20 years	20 years
	<i>Filling frequency (outside of hunting season)</i>	-	twice to thrice per week	> once per month
Drinking trough	<i>Unit</i>	2	5	6
	<i>Period of existence</i>	> 15 years	> 20 years	> 20 years
	<i>Maintenance frequency</i>		summer period: drought event	
Crop cultivating for wildlife	<i>Unit</i>	5	6	1
	<i>Area (acre)</i>	0.65	0.75	0.25
	<i>Crop rotation</i>	<i>Onobrychis sativa, Medicago sativa, Triticum aestivum, Lolium perenne.</i>	<i>Medicago sativa, Triticum aestivum.</i>	<i>Onobrychis sativa, Medicago sativa, Triticum aestivum, Hordeum vulgare hexastichum, × Triticosecale.</i>
	<i>Opening alveolar</i>	20%	16%	4%
Land cover (in percent of managed area - 30 ha).	<i>Road, forest trail</i>	2%	1%	1%
	<i>Crops</i>	2%	2%	1%
	<i>Bare soil</i>	0%	0%	9%
	<i>Low scrubland (&lt;1.5m)</i>	2%	25%	10%
	<i>Herb layer</i>	18%	40%	20%
	<i>High scrubland, tree (&gt;1.5m)</i>	56%	16%	55%

**Table S2.**— List of the 17 bird species considered as priority species. Their conservation status and their habitat are provided by IUCN (2016). Species are ordered according to their conservation status in France: Endangered species (EN), Vulnerable species (VU), Near Threatened species (NT), Least Concern species (LC).

Species	IUCN French Status	Listed in Annex I of the European Birds Directive	Habitat
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	EN	No	Wetlands
<i>Lanius meridionalis</i>	EN	No	Scrubland, maquis, vine yards
<i>Sylvia conspicillata</i>	EN	No	Mediterranean shrub vegetation
<i>Sylvia undata</i>	EN	No	Mediterranean shrub vegetation
<i>Anthus pratensis</i>	VU	No	Wet grasslands
<i>Carduelis carduelis</i>	VU	No	Heterogenous rural environments
<i>Chloris chloris</i>	VU	No	Heterogenous rural environments
<i>Lanius senator</i>	VU	No	Scrubland, maquis, orchards, dry grasslands
<i>Linaria cannabina</i>	VU	No	Mosaic of agricultural habitat, scrubland, maquis, vineyards
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	VU	No	Temperate forests, groves, parks and gardens
<i>Saxicola rubetra</i>	VU	No	Wet grasslands
<i>Serinus serinus</i>	VU	No	Heterogenous rural environments
<i>Streptopelia turtur</i>	VU	No	Heterogenous rural environments
<i>Coracias garrulus</i>	NT	Yes	Heterogenous rural environments
<i>Lanius collurio</i>	NT	Yes	Semi-open environments with meadows and bushy pastures
<i>Anthus campestris</i>	LC	Yes	Dry grasslands
<i>Caprimulgus europaeus</i>	LC	Yes	Temperate shrubby vegetation

(a)



**(b)**

<i>Area</i>	Bourg-Saint-Andéol		Lançon- Provence		Montpeyroux	
	<i>MA</i>	<i>UMA</i>	<i>MA</i>	<i>UMA</i>	<i>MA</i>	<i>UMA</i>
Recorded species richness	46	37	53	41	52	43
Estimated species richness	50	41	58	47	56	47
Exhaustiveness (%)	91	90	91	88	93	91

**Fig. S1.** — **(a)** Species accumulation curve for bird species detected at point counts in each managed (MA) and unmanaged (UMA) area investigated in the three study sites of southern France (BSA: Bourg-Saint-Andéol, LP: Lançon-Provence, MP: Montpeyroux) estimated using the R package “vegan”. **(b)** Exhaustiveness indicator for EFP inventories in each area of the three study sites of southern France. According to Lauga et Joachim, (1987).



## 1.2. La gestion des habitats de garrigues pour les espèces de petit gibier : une approche expérimentale en faveur de la biodiversité aviaire méditerranéenne ?

Froustey<sup>1,2,3\*</sup>, N., Guyot<sup>1</sup>, M., Crétet<sup>1</sup>, M., Aulagnier<sup>2</sup>, S., Pelozuelo<sup>3</sup>, L., and Ricci<sup>1</sup>, J.C.

<sup>1</sup>Institut Méditerranéen du Patrimoine Cynégétique et Faunistique (IMPCF), Site expérimental Agri-Environnement les Bouillens, F30310 Vergèze, France.

<sup>2</sup>Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (CEFS), UR 035 INRAE, Université de Toulouse, Castanet-Tolosan cedex, France.

<sup>3</sup>Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle & Environnement, UMR 5245 CNRS-INPT-UPS, Toulouse cedex, France.

**Résumé.** — Nous avons démontré que la gestion des habitats de garrigues pour favoriser les espèces de petit gibier a aussi un impact positif sur les espèces d'oiseaux à haute valeur de conservation. Dans cette étude, des modèles mixtes linéaires généralisés (GLMMs) ont été utilisés pour étudier l'effet de « l'aménagement » des milieux à partir des données d'observations des oiseaux obtenues par échantillonnage fréquentiel progressif (EFP), en tenant compte des critères de conservation de l'UICN en France. Nous avons montré que les enquêtes dans les zones aménagées présentaient une fréquence d'observation cinq fois plus élevée d'espèces vulnérables, ce qui en fait des zones à haut enjeux de conservation pour les oiseaux non ciblés. Ces résultats peuvent soutenir les recommandations de gestion des habitats pour la conservation de la biodiversité aviaire, en particulier dans les espaces de garrigues en cours de fermeture généralisée.

**Mots-clés.** — restauration des milieux, avifaune, UICN, conservation, sud de la France.

*Ce travail a été présenté sous un format poster au Symposium du Réseau Écologie Interactions Durables (REID), sur le thème "Environnement & Symbiose", qui s'est tenu à Poitiers, France (Annexe 1). Précédemment, nous avons démontré une richesse spécifique d'oiseaux plus importante dans les zones de garrigues aménagées que celles qui ne le sont pas. Les indicateurs de diversité  $\beta$  ont également indiqué un fort recouvrement des communautés sur ces espaces. Aussi, nous avons perçu que la sélectivité de l'habitat aménagée par les oiseaux différait d'une espèce à l'autre le long d'un gradient de densité d'aménagements (Chapitre 1, Article 1).*

## Matériels et méthodes

*Dans cette section méthodologique, je présenterai seulement les méthodes statistiques de modélisation utilisées sur le jeu de données. La méthode d'échantillonnage, les sites investigués, ainsi que la procédure opérationnelle de terrain sont présentés dans la section B Terrain d'étude et méthodes (Chapitre I.5.1).*

### 1. Les données

Le jeu de données provient des campagnes de terrain par EFP (Blondel, 1975). Il comprend exclusivement des observations d'espèces d'oiseaux détectés à vue ou au chant, en vol ou posé, dans des zones de garrigues aménagées et des zones non aménagées (N=2322). Cette méthode d'échantillonnage restreint les observations à une liste d'espèces par point d'écoute visité (N=71).

### 2. Analyses de données

Dans cette étude, nous avons mesuré l'effet de la gestion de l'habitat de broussailles sur les fréquences d'apparition des espèces d'oiseaux dans les garrigues. Des GLMMs candidats avec une structure d'erreur binomiale ont été construits avec R (R.4.2.3) en utilisant le package *glmmTMB* (v-1.7.7) (Bolker, 2023). Les conditions de validité de chaque modèle ont été évaluées en effectuant une inspection visuelle de la distribution des données et des résidus, ainsi qu'en analysant la dispersion des données avec la fonction *overdisp\_fun*. La structure d'erreur binomiale est bien adaptée au traitement de données binaires issues d'enquêtes de comptage.

L'évaluation des modèles candidats a été réalisée avec la librairie *AICcmodavg* et la fonction *aictab*. Les modèles étaient classés en fonction des valeurs mesurées du critère d'information d'Akaike corrigé (AICc), et des poids d'Akaike (AICcWt). Le modèle le plus parcimonieux a été examiné en détail avec une ANOVA associé au test du  $\chi^2$  de Wald. Dans les modèles candidats, les covariables « espèce », « point d'écoute » et « site » ont été incluses en tant qu'effets aléatoires pour saisir leurs contributions potentielles à la variabilité observée dans les résidus du modèle. Cette prise en compte des effets aléatoires permet une compréhension globale de leur impact sur la variable de réponse, améliorant ainsi la robustesse globale des prédictions du modèle. Pour faciliter l'interprétation du phénomène écologique, nous avons partitionné le jeu de données en quatre sous-ensembles en fonction des classes de conservation de l'UICN. Les coefficients des modèles ajustés pour chaque classe de statut de conservation (LC, NT, VU et EN) sont évalués et interprétés individuellement. Les coefficients ont ensuite été converti en odds-ratio (OR) pour quantifier l'effet de la gestion de l'habitat de broussailles sur les espèces dans chaque catégorie de statut de conservation UICN. Les sorties graphiques ont été produites à partir des librairies *ggplot2*, *gtsummary* et *ggstats*.

### 3. Résultats

Dans cette étude, le modèle retenu (AICcWt =1), a prédit la présence d'espèces d'oiseaux dans les garrigues, avec une interaction entre les « zones » (aménagées, non aménagées) et les « statuts UICN » en France (effet zones \* UICN :  $\chi^2 = 190.59$ , p-value < 0.001). Les zones aménagées et les zones non aménagées, ainsi que le niveau de conservation UICN France (LC, NT, VU et EN) ont donc été inclus comme variables explicatives pour chaque oiseau observé (Tableau 8).

**Tableau 8.** — Performances des modèles candidats pour expliquer la variation des observations d’oiseaux, en fonction du statut UICN France, des sites, des points d’écoute et des espèces. Y : fréquence occurrence des oiseaux. offset inclus le nombre de passage par site (logit).

Modèles GLMMs	k	AICc	AICcWt
variables à effets fixes (X)			
<b>Y ~ zone*UICN + offset</b>	<b>8</b>	<b>28 854.85</b>	<b>1</b>
Y ~ zone + UICN	5	28 916.60	0
Y ~ zone	4	29 051.04	0
Y ~ UICN	2	29 092.70	0
variables à effets aléatoires			
<b>Y ~ X + (site/PE) + espèces</b>	<b>5</b>	<b>15 707.32</b>	<b>1</b>
Y ~ X + (site/PE)	3	16 232.46	0
Y ~ X + espèces	4	28 492.93	0

Les résultats démontrent que les zones aménagées sont associées à une augmentation significative de la présence observée des espèces d’oiseaux avec une plus forte valeur relevée pour les oiseaux classés espèces vulnérables (VU), (Figure 40, Tableau S1).

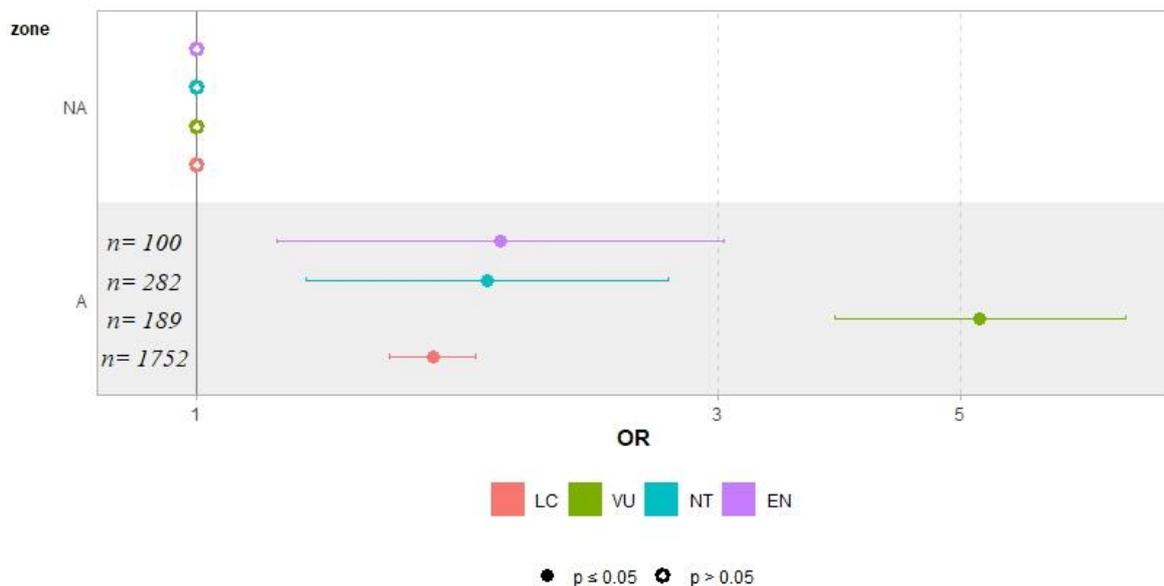


Figure 40.— Comparaisons des odds-ratio (OR) issus des modèles GLMMs retenus par classe de conservation UICN. Les données d’observations d’espèces par classe UICN préoccupation mineure (LC), vulnérable (VU), quasi-menacée (NT) et en danger (EN) est présentée.

#### 4. Discussion de synthèse

Au niveau du paysage, il est bien établi que les espèces d'oiseaux réagissent à la dynamique de la végétation en ajustant leur distribution spatiale (Dunning *et al.*, 1992). Cette adaptation permet aux oiseaux de répondre aux variations temporelles de la disponibilité en habitats favorables, ce qui influence leur présence et leur abondance dans les différents milieux (Sirami, 2006). Dans cette étude, nous pensons que les patrons de distribution spatiale des espèces à fort enjeu de conservation sont contrôlés par un processus de sélection spatio-temporel à l'échelle locale (Turner *et al.*, 2001). Il est probable que les espaces aménagés de faibles dimensions, dans un contexte de fermeture généralisée des habitats de garrigues, souscrivent à une forme d'habitats de substitution et de complémentation pour les oiseaux dans le paysage (Brotons *et al.*, 2018). Ils peuvent en ce sens devenir des unités fonctionnelles « ressource » pour l'avifaune dans le paysage (**Chapitre 1, Article 1**) et répondre aussi aux besoins des espèces en mauvais état de conservation. De ce fait, il semble que les paysages mixtes de garrigues offrent des avantages aux oiseaux généralistes et aux espèces fréquentant les écotones, c'est-à-dire aux zones de transitions entre deux habitats distincts (Díaz *et al.*, 1998 ; Sirami, 2006 ; Fonderflick, 2007).

Dans l'environnement, les oiseaux n'adoptent pas les mêmes stratégies d'occupation spatiale car leur perception sensorielle de l'habitat dans le paysage diffère d'une espèce à l'autre (**Chapitre 1, Article 1**). Par exemple, il est possible que la colonisation locale des zones aménagées par les espèces d'oiseaux soit influencée par la vitesse à laquelle ces dernières perçoivent les changements environnementaux liés aux actions d'aménagements des milieux. Par exemple, les travaux de Sirami (2006) ont mis en évidence que les oiseaux des milieux ouverts présentaient une plus grande sensibilité et réactivité aux changements de la structure de la végétation dans l'habitat, ce qui pourrait influencer leur réponse sur un gradient chronologique face aux transformations du paysage. De ce fait, la sensibilité sélective d'une espèce est déterminée autant par son niveau de dépendance vis-à-vis des caractéristiques physiques des zones aménagées dans le paysage que d'une spécialisation pour une ressource spécifique (Fonderflick, 2007).

Dans cette étude nous avons montré que les actions de gestion de l'habitat du petit gibier dans les garrigues profitaient aux oiseaux non ciblés, à la fois en termes de richesse spécifique

(Chapitre 1, article 1), avec des fréquences d'apparition plus élevée pour les oiseaux en mauvais état de conservation. Ainsi, l'ouverture de la broussaille façonnée par la gestion de l'habitat, peut favoriser une communauté d'espèces d'oiseaux à haute valeur de conservation. Les espèces vulnérables, qui sont souvent adaptées aux gradients d'habitats ouverts à semi-ouverts, sont celles qui bénéficient le plus de ces pratiques de gestion des milieux dans les garrigues méditerranéennes. Ces espèces ont des profils écologiques variés mais convergent toutes vers l'usage d'habitats diversifiés, avec des gradients de végétation allant de la strate herbacée, pour la recherche de nourriture, aux strates ligneuses hautes pour le couvert, nécessaire à la reproduction et à limiter les risques de prédation (Díaz *et al.*, 2013)

En conclusion, cette étude met en évidence l'importance de restaurer de petits espaces ouverts pour soutenir la réouverture des paysages. La reconquête des espèces d'oiseaux des milieux ouverts, menacées par la fermeture progressive et généralisée du paysage dans les régions méditerranéennes constituent un enjeu prioritaire pour la conservation des oiseaux (Prodon et Lebreton 1981, Blondel et Farré, 1988, Suárez-Seoane *et al.*, 2002, Laiolo *et al.*, 2004).

## 5. Références

Blondel, J., 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux, éléments d'un diagnostic écologique I. la méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (EFP). *Revue d'Écologie, (Terre et Vie)*, 29(4), 533-589.

Blondel, J., and Farré, H., 1988. The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia*, 75(1), 83-93.

Bolker, B., 2023. Getting started with the *glmmTMB* package. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Edited by CRAN R Development Team.

Brotons, L., Herrando, S., Sirami, C., Kati, V., and Díaz, M., 2018. Mediterranean forest bird communities and the role of landscape

heterogeneity in space and time. *Ecology and Conservation of Forest Birds*, 9(1), 320-349.

Díaz, M., Carbonell, R., Santos, T., and Telleria, J.L., 1998. Breeding bird communities in pine plantations of the Spanish plateaux: biogeography, landscape and vegetation effects. *Journal of Applied Ecology*, 35(4), 562-574.

Díaz, M., Tietje, W.D., and Barrett, R.H., 2013. Effects of management on biological diversity and endangered species. In: *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes: Dehesas of Spain and Ranchlands of California*. Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J.L. Starrs, P.F., Standiford, R.B., and Montero, G., (Eds.). Dordrecht, Springer, 213-243.

Dunning, J.B., Danielson, B.J., and Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65(1), 169-175.

Fonderflick, J., 2007. Conséquences de la fermeture et de la fragmentation des milieux ouverts sur l'avifaune nicheuse des Causses. Diplôme EPHE, Montpellier, 212 p.

Laiolo, P., Dondero, F., Ciliento, E., and Rolando, A., 2004. Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of Applied Ecology*, 41(2), 294-304.

Prodon, R., and Lebreton, J.D., 1981. Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern

Pyrenees, 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37(1), 21-38.

Turner, M.G., Gardner, R.H., and O'Neill, R.V., 2001. Landscape ecology in theory and practice: *Pattern and Process Springer-Verlag*, New York, 482 p.

Sirami, C., 2006. Abandon des terres et avifaune : dynamiques spatiales et temporelles d'un paysage méditerranéen, Doctoral dissertation, Montpellier, École nationale supérieure agronomique, 290 p.

Suárez-Seoane, S., Osborne, P.E., and Baudry, J., 2002. Responses of birds of different biogeographic origins and habitat requirements to agricultural land abandonment in northern Spain. *Biological Conservation*, 105(3), 333-344.

## 6. Matériel supplémentaire

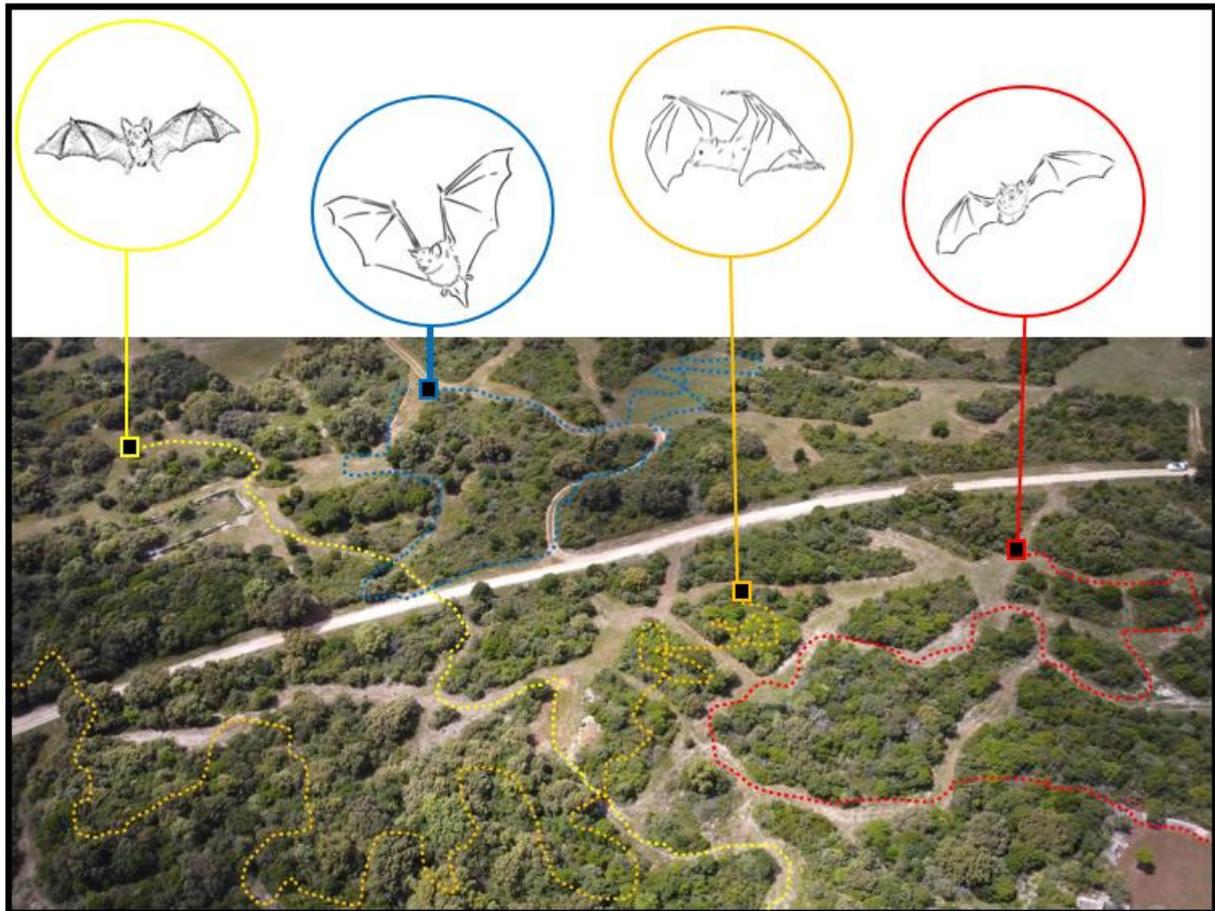
Tableau S1. — **Analyses statistiques de l'effet de la zone aménagée sur les groupes d'espèces d'oiseaux appartenant à chaque classe de conservation UICN France.** Résultats des modèles linéaires mixtes généralisés (GLMMs). d.f = nombre de degré de liberté, coeff = coefficients du modèle, OR = odds-ratio. Une correction de Holm est appliquée sur les p.values de chaque modèle.

Modèle	<i>Effets de la zone sur les espèces d'oiseaux par classe UICN</i>					
Statut UICN	d.f	$\chi^2$	p. value	coeff	OR	p. value ajustée
Préoccupation mineure (LC)	1	115,29	<0,001	0,49	1,64	<0.001**
En danger (EN)	1	7,15	0,007	0,64	1,89	<0.001**
Vulnérable (VU)	1	111,94	<0,001	1,64	5,20	<0.001**
Quasi-menacée (NT)	1	9,93	0,001	0,61	1,84	<0.001**



## Chapitre 2. Communautés des chauves-souris

Effects of habitat management for small game species on bat activity in three French Mediterranean scrublands.



Ce chapitre a été soumis en 2023 à la revue *Acta Chiropterologica*.

Froustey, N., Haquart, A., Guyot, M., and Aulagnier, S., 2023. Effects of habitat management for small game species on bat activity in three French Mediterranean scrublands.

## Quels impacts des pratiques de gestion de l'habitat du petit gibier sur les chauves-souris méditerranéennes et leurs activités au fil des saisons ? Focus sur l'habitat de garrigues.

### *(a). Objectif de l'étude.*

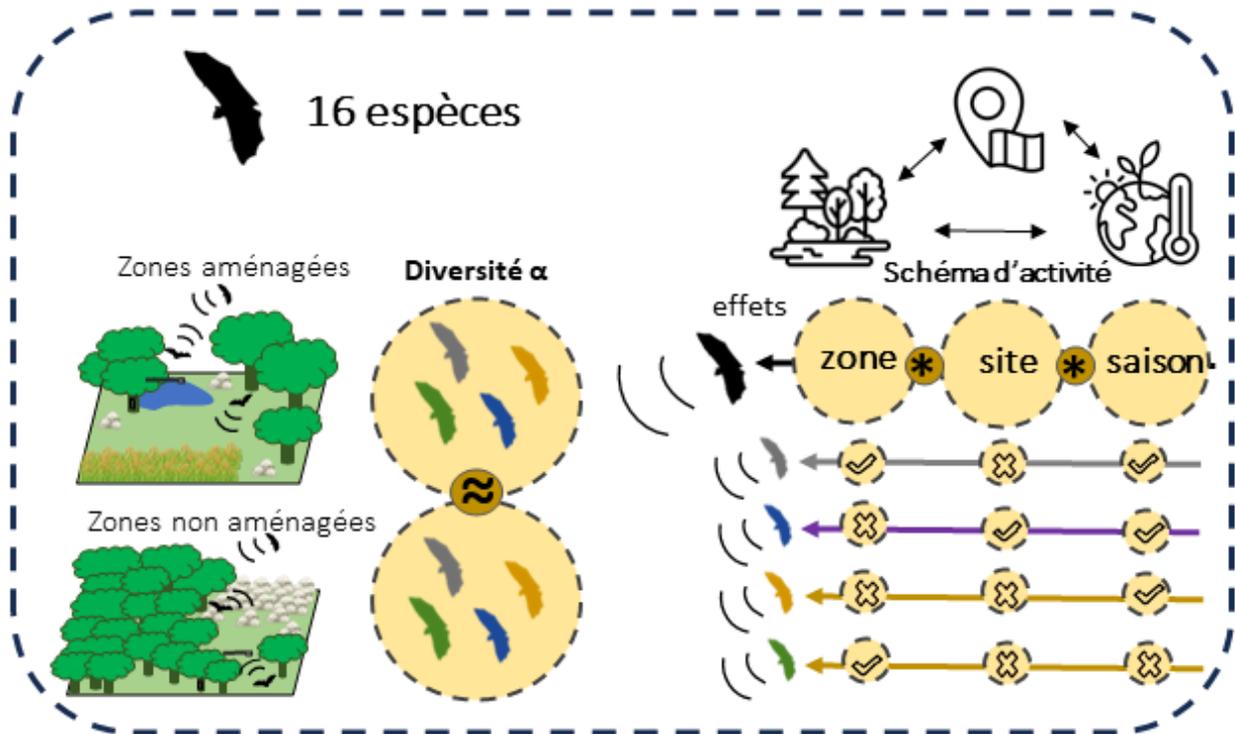
Cette étude visait à évaluer les effets induits par la réouverture des milieux sur les assemblages d'espèces de chauves-souris et les activités saisonnières dans les garrigues méditerranéennes du sud de la France. Pendant deux années, trois garrigues aménagées (MAs) et non aménagées (UMAs) ont été surveillées par enregistrement acoustique, à l'aide de batloggers Elekon A+, du printemps à l'automne et durant tout le cycle biologique des Chiroptères. En France, toutes les chauves-souris sont insectivores. Nous avons formulé l'hypothèse (i) d'une plus grande diversité d'espèces de chauves-souris et (ii) d'une fréquentation plus importante de ces espèces dans les MAs par rapport aux UMAs. Cette hypothèse repose sur l'idée que les caractéristiques de la végétation des MAs peuvent attirer une plus grande variété d'invertébrés, qui constituent la principale source de nourriture des chauves-souris.

### *(b). Les résultats.*

Au total, 16 espèces de chauves-souris ont été détectées et la richesse spécifique était approximativement la même entre les MAs et les UMAs. Le modèle GLMM retenu a montré une interaction complexe zone \* site \* saison sur les schémas globaux d'activité des chauves-souris mais cette activité variait d'une espèce à l'autre.

### *(c). Discussions & perspectives.*

En plus de la forte activité saisonnière observée chez la plupart des espèces, en particulier pendant l'été, nous avons trouvé des preuves d'un changement dans les rythmes d'activité le long d'un gradient saisonnier longitudinal, suggérant une adaptation des espèces aux variations thermiques saisonnières et à la disponibilité des proies au cours du temps. Finalement, le niveau d'activité différait considérablement d'une espèce à l'autre dans les sites et les saisons, suggérant que l'effet "gestion" n'est pas le seul paramètre écologique impliqué dans le conditionnement des modes d'occupation préférés des chauves-souris.



Principaux résultats sur les chauves-souris

## Effects of habitat management for small game species on bat activity in three French Mediterranean scrublands.

Froustey N.<sup>1,4,\*</sup>, Haquart, A<sup>2,3</sup>, Guyot M.<sup>1</sup> & Aulagnier S.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Institut Méditerranéen du Patrimoine Cynégétique et Faunistique, Site expérimental Agri-Environnement les Bouillens, F30310 Vergèze, France.

<sup>2</sup> Société HAQUART, Chiroptères et Bioacoustiques, F83340, Le Thoronet, France.

<sup>3</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation, Paris, France.

<sup>4</sup> Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, UR 035 I.N.R.A.E., Université de Toulouse, Castanet-Tolosan cedex, France.

\*corresponding author

### Abstract.

This study examines the impact of habitat management on the seasonal and spatial activities of bat species in the Mediterranean scrublands of southern France. Three study sites, representing managed and unmanaged scrublands habitats, were sampled by acoustic recording to assess their ecological potential for bat conservation. GLMMs were used to identify the key factors driving variation in activity patterns in the vicinity of these areas. A total of 16 bat species were recorded, and no significant differences in taxonomic composition were found between managed and unmanaged areas. Bats have an opportunistic tendency to explore different habitats over longer distances. In addition to the strong seasonal dynamics observed in most species, particularly during the summer, we found evidence of a shift in activity rhythms along a longitudinal seasonal gradient, suggesting species adaptation to seasonal thermal variations and prey availability. In this study, the impact of managed areas on activity patterns depends on the functional traits of each species. Level of activity differed considerably from one species to another, suggesting that the "management" effect is not the only ecological parameter involved in conditioning bats' preferred occupancy patterns. This study highlights the extent to which the stochastic spatial-temporal hazards affect the individual activity of bats to landscape structures.

**Keywords:** acoustic, species richness, season, habitat, conservation, France.

## Introduction

The order *Chiroptera* is a functional and diversified group of nocturnal flying mammal species occupying various trophic levels. Bats provide many ecosystem services, including reducing crop damage by regulating pest insects (Kunz *et al.*, 2011; McCracken *et al.*, 2012). In the temperate areas they are mainly insectivorous (Hutson, Mickleburgh and Racey, 2001) and rely on the diversity and abundance of insects, which express the quality of their environment (Hallmann *et al.*, 2017; Seibold *et al.*, 2019; Wilson and Fox, 2021). They can be useful bioindicators because they are sensitive to the effects of anthropogenic pressures and mitigation actions on biodiversity (Jones *et al.*, 2009; Van der Meij *et al.*, 2015; O'Shea *et al.*, 2016; Voigt and Kingston, 2016; Russo *et al.*, 2021). Bats are threatened by several environmental changes including logging, non-timber crops, livestock farming and ranching, wood plantation and fire (Voigt and Kingston 2016). Another major threat is the fragmentation of landscapes by human infrastructures such as wind turbines, alteration of movement corridors, disappearance and degradation of hunting areas (Hutson *et al.*, 2001; Russo and Jones, 2003; Millon *et al.*, 2015; Claireau *et al.*, 2019; Froidevaux *et al.*, 2021).

On the opposite, some forest management and ecological agricultural practices benefit of bat activity and species assemblages (Guldin *et al.*, 2007; Bender *et al.*, 2015, Puig-Montserrat *et al.*, 2015). In Europe, some bat populations have often benefited from forest management when it increases the vertical structure of the vegetation (Obrist *et al.*, 2011), improves the landscape ecological continuity (Walsh and Harris, 1996), and/or create some openings, including water ponds (Lisón and Calvo, 2011). But sometimes, forest practices have a mixed impact on bat activity and species richness (Russo, *et al.*, 2010; 2016). In most cases, bat activity is greater in natural areas than in farmlands, and conservation of patches of natural or semi-natural habitat is important in intensive agricultural landscapes (Olimpi and Philpott, 2018).

Traditional landscapes of the Mediterranean basin are of great ecological value as they maintain a high level of biological diversity in one of the world's biodiversity hotspots (Myers *et al.*, 2000). However, this area, mostly in its northern side, is highly concerned by a progressive decrease of agricultural activity concealing the half-open Mediterranean landscapes of the past (Blondel and Aronson, 1999; Brotons *et al.*, 2018).

This closure process can be a major threat to the survival of some bat species, by dramatically reducing their feeding areas and erase ecological corridors from the landscape (Safi and Kerth, 2004; Rainho, 2007). Even some of the most common species are currently experiencing population declines in the Mediterranean area according to the IUCN (Temple and Cuttelod, 2009).

In southern France, there are 31 migratory and sedentary bat species according to Arthur and Lemaire (2015). These include 16 of the 19 priority species for conservation listed in the National Action Plan 2016-2025 (Tapiero, 2017). These species are also listed in the regional action plans including the Mediterranean area (Bareille, Boléat and Carré, 2018; Dentz, Buono and Cosson, 2018) due to the regression of populations induced by the loss of habitats and the degradation of Mediterranean ecosystems. One of the main changes is the strong expansion of scrubland following the progressive drop of traditional agricultural practices that shaped the landscapes (Sirami *et al.*, 2010). Scrubland expansion is recognized as a major driver of biodiversity loss in Mediterranean landscapes (Sirami *et al.*, 2008; Vimal *et al.*, 2017), including small game species (Delibes-Mateos *et al.*, 2008; Ferreira *et al.*, 2014). In order to favour the

maintenance of these species, hunters achieve various management devices that increase their habitat suitability (Arroyo and Beja, 2002) and the whole biodiversity (Crétois *et al.*, 2020). The effect of scrubland opening by hunters on other animal species has so far received little attention in the French Mediterranean region, despite possible conservation value (Martínez-Padilla, Viñuela and Villafuerte, 2002). So, the impact of such management on bat assemblage and species activity has not been studied yet. This was the topic of our study which is part of a broader project aiming to evaluate the ecological effects of habitat management for small game species on various animal groups. We hypothesized (i) a higher bat species richness and (ii) a higher level of activity in managed areas (MA) when compared to unmanaged areas (UMA) of scrublands, according to the idea that MA are attractive for a larger number and variety of insects than are UMA. For testing these hypotheses, we recorded seasonal overnight bat echolocation calls in three 30-hectare scrublands of southern France.

## Material and methods

### *Study sites*

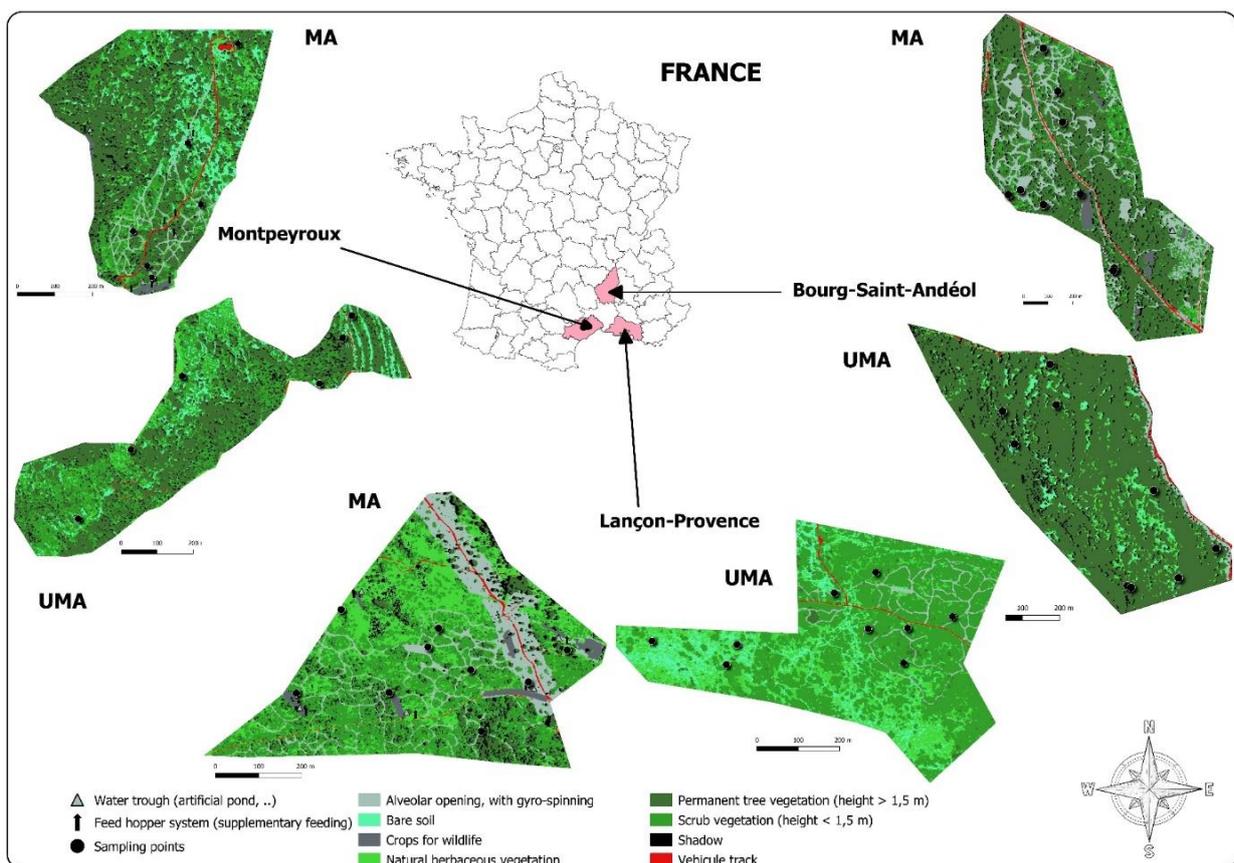
The three study sites belong to the large ecological region (GRECO) “Mediterranean” (IFN, 2013), and thus share the climatic characteristics of this region, namely hot and

dry summers (mean seasonal  $\approx 22^{\circ}\text{C}$ ), mild and wet winters (mean seasonal precipitation  $\pm 800\text{mm}$ ). These three sites are mainly covered by scrublands (Fig.1).

**Bourg-Saint-Andéol** (N  $44^{\circ}22'24''$ , E  $4^{\circ}38'39''$ ) is located in the vicinity of the Ardèche canyon and the Rhône valley. This area is covered by a succession of meso-Mediterranean holm oak (*Quercus ilex*) series to supra-Mediterranean vegetation (*Quercus pubescens* series, *Buxus*

*sempervirens* coppice, matorrals, ...). The MA is an impressive mesh of large linear openings in the scrubland. There are also old ruins (dry stone walls, small stone shelters named capitelles) resulting from a long pastoral activity. Hunters maintain open spaces by gyro-cutting and maintain water in artificial water ponds.

**Lançon-Provence** (N  $43^{\circ}35'36''$ , E  $5^{\circ}07'43''$ ) is located near to the brackish water lagoon named "Etang de Berre", on the Fare mountain range near the Durance valley.



**Fig.1.** Location of 46 fixed bat sampling points in three managed (MA) and unmanaged (UMA) scrublands of southern France: Bourg-Saint-Andéol (BSA; Ardèche,  $N_{BSA}=16$ ), Lançon-Provence (LP; Bouches-du-Rhône,  $N_{LP}=18$ ), and Montpeyroux (MP; Hérault,  $N_{LP}=12$ ).  $MA_{BSA}$  (N  $44^{\circ} 23' 6''$  E  $4^{\circ} 36' 35''$ ),  $UMA_{BSA}$  (N  $44^{\circ} 22' 27''$  E  $4^{\circ} 36' 35''$ ),  $MA_{LP}$  (N  $43^{\circ} 34' 35''$  E  $5^{\circ} 10' 17''$ ),  $UMA_{LP}$  (N  $43^{\circ} 34' 35''$  E  $5^{\circ} 10' 17''$ ),  $MA_{MP}$  (N  $43^{\circ} 42' 9''$  E  $3^{\circ} 31' 27''$ ),  $UMA_{MP}$  (N  $43^{\circ} 42' 50''$  E  $3^{\circ} 30' 52''$ ). Source: IGN, production IMPCF 2023.

The xeric landscape is made up of low scrubland (< 1.5 m) with kermes oaks (*Quercus coccifera*) and rosemary trees (*Salvia rosmarinus*), Ibero-Mediterranean limestone cliffs and rocky escarpments. The study site is highly vulnerable to fire and access is restricted during the summer. Several management practices (water ponds, artisanal feed hopper, crops for wildlife, opening of scrubland by gyro-cutting) are regularly achieved by hunters in the MA.

**Montpeyroux** (N 43°41'46", E3°30'25") is located on the foothills of the Cevennes, under the Mont Saint-Baudille at the extreme south-west of the southern slope of the Seranne. It includes vast limestone hills, covered by scrublands of *Quercus ilex* and various xeric species of bushes. The MA is partly opened by gyro-cutting and includes a few water holes and artisanal feed hoppers. The UMA is partly very closed with dense vegetation of *Quercus coccifera* and *Quercus ilex* trees, and partly made up of a series of loose rocky plots and *lapiaz* with a scattered vegetation.

### Data collection

Bat activity was recorded simultaneously at fixed points of each area (MA / UMA) of the three study sites during each season (spring,

summer, autumn) in 2021 and 2022 (Table 1) using two automatic echolocation call detectors (BATLOGGER A+, Elekon, Switzerland). This method avoids the operator's presence in the field during the night and relies exclusively on the recording performance of the devices (Adams *et al.*, 2012). Fixed points were sampled randomly on two consecutive full nights, twice per season at each study site when weather conditions were favourable, i.e. no rain and wind under 30 km/h. The method was repeated in 2021 and 2022. Each recording device consisted of a microphone (Elekon LG black ultrasonic microphone) that captures the high/low frequency sonar recorded calls emitted by bats when they are hunting or transient. Bat detectors were scheduled to turn on 30 minutes before sunset and turn off 30 minutes after sunrise. To limit interference with the vegetation, the microphone was set up a few centimetres from the vegetation and the canopy at the end of a stick, perpendicular to the axis of a trunk, usually about 2,5 m above the ground, as close as possible to an opening. The recordings were analysed using the licenses of Sonochiro® professional V5 ([www.biotope.fr/fr/innovation/sonochoiro](http://www.biotope.fr/fr/innovation/sonochoiro)) and Kaleidoscope® professional ([www.wildlifeacoustics.com](http://www.wildlifeacoustics.com)) sound analysis software.

Following Haquart (2013) SonoChiro® classification process was preferred as it assigns with some probability each recorded sequence to a bat species or group of species. Kaleidoscope® professional software was used as an independent manual checking of the original species groups assigned by SonoChiro®, using the reference sound resources of Barataud and Tupinier, (2020), the shape and several parameters of calls (Haquart, 2015).

### Data analyses

We kept only the recording sequences assigned at the species level, poor quality or doubtful records were discarded from the analyses. In order to evaluate the exhaustiveness of the recorded assemblages in each site rarefaction accumulation curves were calculated using the *specaccum* function (method = "random") in the *vegan* package.

The sampling exhaustiveness is measured as the ratio between the maximum measured species richness and the maximum estimated species richness (Gotelli and Colwell, 2001). Difference of seasonal species richness between MA and UMA of the three sites was assessed using  $\chi^2$  tests.

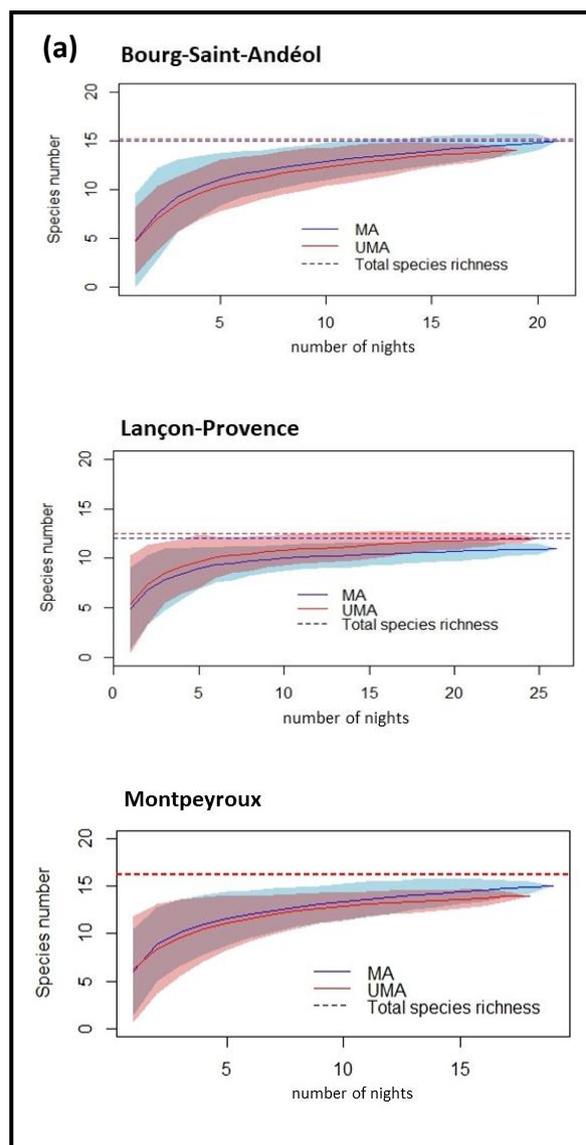
Bat activity was measured using the acoustic activity index (AI) which is calculated by summing the number of one-minute time block for which the species was detected as being present (Miller, 2001). Dividing AI by the length of the night provides an hourly activity index (AIh) that allows comparisons among sites and seasons, and between MA and UMA. Such calculation was performed for measuring the whole bat activity and each bat species activity for species recorded more than 100 minutes during the whole field campaigns.

To assess the sources of variation of bat activity, we built general linear mixed models (GLMM) using AIh as response variable and

**Table 1.** — Seasonal sampling and recording time of bat activity in three scrublands of southern France.

Site	Seasonal sampling (nights)						Recording time (hours)					
	Spring		Summer		Autumn		Spring		Summer		Autumn	
	First	Last	First	Last	First	Last	First	Last	First	Last	First	Last
Bourg-Saint-Andéol	24.03	25.03	15.06	15.07	19.10	20.10	20:23	05:09	21:45	05:16	18:59	07:31
Lançon-Provence	03.05	30.05	23.06	05.08	27.10	28.10	20:31	05:23	21:16	05:49	17:34	07:21
Montpeyroux	11.05	06.06	01.07	03.07	07.10	10.11	21:11	05:59	21:48	05:31	17:44	06:53

site, area and season as dependent variables. Fitted zero-truncated negative binomial GLMMs were performed with R (R-4.2.3) using the package *glmmTMB* (v-1.1.7) (Bolker, 2023). The suggested error structure model is adapted to count data, where the response variable does not contain a zero value and when there is evidence of overdispersion (Zuur *et al.*, 2006). The parameters of the model's distribution are estimated by the maximum likelihood. Candidate models were ranked according to the corrected Akaike information criterion (AICc), Akaike weights (AICcWt), and the 'best' model (i.e. with the lowest AICc and higher AICcWt) examined in detail with a type ANOVA associated with a  $\chi^2$  Wald test. In candidate models, we also included as random effects covariables year and hour of seasonal night surveyed.



**(b)**

Area	Bourg-Saint-Andéol		Lançon-Provence		Montpeyroux	
	MA	UMA	MA	UMA	MA	UMA
Recorded species richness	14	13	10	11	14	13
Calculated species richness	15	15	12	12	16	16
Exhaustiveness (%)	91	88	92	89	77	81

**Fig. 2.** — Bat species richness in three scrublands of southern France. **(a)** Species accumulation curves of bat species in managed (MA) and unmanaged (UMA) areas using the R package “vegan”. Bourg-Saint-Andéol (21 sampling nights), Lançon-Provence (26 sampling nights), and Montpeyroux (19 sampling nights). **(b)** Species inventory exhaustiveness indicator, based on Lauga and Joachim (1987), for each area of the three study sites.

The size of the effects is translated by the coefficients of the selected GLMM by the ratio of logarithms of group means of tested covariates and their associated 95 % confidence intervals. They were summarized in a table with *GGally*, *gtsummary* and *ggstats* packages (Daniel *et al.*, 2021; Larmarange, 2023). Ratio of logarithms were used quantify and to compare the effects incorporated in the selected model on variation bat activity.

## Results

Bat activity was recorded during 4342 minutes in the three sites and the two years of sampling (Table 2). A total of 16 species were identified. The eight most active species were: *Pipistrellus kuhlii*, *P. pipistrellus*, *P. nathusii*, *Hypsugo savii*, *P. pygmaeus*, *Miniopterus schreibersii*, *Rhinolophus hipposideros*, and *Tadarida teniotis*. These species were recorded at all three sites in both MA and UMA. The eight less active species were: *Nyctalus leisleri*, *Plecotus austriacus*, *Eptesicus serotinus*, *R. ferrumequinum*, *Myotis emarginatus*, *M. daubentonii*, *M. bechsteinii*, and *M. capaccinii*, the three last ones being recorded at one site only. We recorded a representative sampling of the bat assemblages in each area (MA and UMA)

of each study site (Fig. 2). The exhaustiveness of bat species richness in both MA and UMA was around 90% at BSA and LP, and 80% at MP. Even if the species richness was lower at LP and almost in spring at BSA (Table 2), no difference among sites, areas and seasons was significant according to  $\chi^2$  tests.

### *Bat activity*

The key factors contributing most significantly to changes in bat activity were a three-way interaction area \* season \* site (Table 3, Table S1, truncated negative binomial GLMM, AICwt =1,  $\chi^2 = 15.25$ ,  $p < 0.004$ ). The model highlights distinct patterns of bat activity between MA and UMA in the three study sites, with seasonal variations (Table S1). The highest activity is recorded in summer at all sites (Table 4). However, the seasonal patterns of bat activity differ from site to site, with a strong summer activity at BSA. Bats are more active in the MA at BSA, in spring only at LP, and in the UMA of MP.

At the species level the fitted GLMMs selected the site \* season interaction and area effects for five of the most active species, *P. kuhlii*, *P. pipistrellus*, *H. savii*, *P. nathusii* and *P. pygmaeus* (Table S2). *Pipistrellus kuhlii* was the most active at LP and at MP in spring and summer; it was very

**Table 2.** —Bat activity per species in three managed (MA) and unmanaged (UMA) areas of scrublands in southern France. **(a)** Activity index (number of positive minutes) of recording activity per site, area and season. Alh: number of positive minutes per night hour. **(b)** Species richness per site, area and season. Seasons: Spr - Spring, Sum - Summer, Aut - Autumn; The French IUCN conservation status is given for each species: LC - Least Concern, NT - Near Threatened, VU - Vulnerable; Species : Pipkuh - *Pipistrellus kuhlii*, Pippip - *Pipistrellus pipistrellus*, Pipnat - *Pipistrellus nathusii*, Hyspav - *Hypsugo savii*, Pippyg - *Pipistrellus pygmaeus*, Minsch - *Miniopterus schreibersii*, Rhihip - *Rhinolophus hipposideros*, Tadten - *Tadarida teniotis*, Nyclei - *Nyctalus leisleri*, Pleaus - *Plecotus austriacus*, Eptser - *Eptesicus serotinus*, Rhifer - *Rhinolophus ferrumequinum*, Myoema - *Myotis emarginatus*, Myodau - *Myotis daubentonii*, Myobec - *Myotis bechsteinii*, Myocap – *Myotis capaccinii*.

(a) Bat species	Bourg-Saint-Andéol						Lançon-Provence						Montpeyroux						TOTAL AI
	MA			UMA			MA			UMA			MA			UMA			
	Spr	Sum	Aut	Spr	Sum	Aut	Spr	Sum	Aut	Spr	Sum	Aut	Spr	Sum	Aut	Spr	Sum	Aut	
Pipkuh (LC)	3	102	4	3	110	5	141	126	122	67	157	137	33	67	2	196	31	9	1315
Pippip (NT)	18	145	83	0	109	17	19	4	18	1	8	42	119	24	157	90	73	214	1141
Pipnat (NT)	0	115	5	0	41	3	16	41	29	5	31	181	39	7	7	112	15	17	664
Hyspav (LC)	0	126	2	3	56	5	3	21	5	4	19	26	40	9	2	13	14	6	354
Pippyg (LC)	4	18	4	0	18	7	2	6	56	1	22	34	8	5	47	7	17	27	283
Minsch (VU)	0	4	25	0	2	7	5	2	89	1	1	18	0	7	20	1	5	7	194
Rhihip (LC)	0	15	9	0	0	4	0	0	0	0	0	0	76	9	4	18	9	9	153
Tadten (NT)	0	20	17	0	0	10	0	14	3	0	17	9	11	0	5	5	0	9	120
Nyclei (NT)	0	4	7	0	1	2	0	5	4	4	11	4	4	2	4	0	0	5	57
Pleaus (LC)	0	0	6	1	1	5	0	0	2	0	0	3	0	0	2	6	0	4	30
Eptser (NT)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	3	0	0	2	0	11
Rhifer (LC)	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0	8
Myoema (LC)	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	5
Myodau (LC)	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Myobec (NT)	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Myocap (NT)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<b>Seasonal AI</b>	25	554	163	7	341	66	186	220	329	83	268	455	334	135	251	450	167	308	
<b>Alh</b>	12.5	50.4	20.4	3.5	31.0	8.3	20.7	36.7	29.9	9.2	44.7	41.4	33.4	45.0	41.8	45.0	55.7	51.3	
<b>AI / area type</b>	742			414			735			806			720			925			

(b)

Species richness	Bourg-Saint-Andéol						Lançon-Provence						Montpeyroux					
Sites	14						11						14					
Spring	5						7						13					
Summer	14						10						11					
Autumn	11						10						11					
Areas	14		13		11		10		11		10		14		13		11	
All Seasons	3	12	11	3	11	11	6	9	10	7	10	10	11	11	11	10	9	11

**Table 3.** — Statistics from the model averaging procedure based on General Linear Mixed Models, describing the seasonal bat activity patterns in managed and unmanaged areas of three scrublands in southern France. Alh: night hourly activity index per bat species; offset included number of nights surveyed (logit). Model ranking is based on differences in the corrected Akaike's Information Criterion ( $\Delta\text{AICc}$ ) and Akaike weights ( $\text{AICcWt}$ ), K refers to the number of parameters. Candidate model in bold is selected for analysis

Models	k	AICc	$\Delta\text{AICc}$	$\text{AICcWt}$
<i>fixed covariables(X)</i>				
<b>Alh ~ area * season * site + offset</b>	<b>19</b>	<b>4311.42</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
Alh ~ area + site * season + offset	11	4326.58	15.15	0
Alh ~ area + season * site + offset	11	4326.58	15.15	0
Alh ~ area * site + season + offset	9	4370.46	59.04	0
Alh ~ area + season + site + offset	7	4374.83	63.40	0
Alh ~ area * season + site + offset	9	4376.02	64.60	0
Alh ~ season + offset	4	4382.17	70.75	0
Alh ~ area + season + offset	5	4383.77	72.35	0
Alh ~ area * season + offset	7	4385.28	73.85	0
Alh ~ 1	2	4390.21	78.78	0
<i>mixed covariables</i>				
<b>Alh ~ X + (Year/hour)</b>	<b>21</b>	<b>4298.27</b>	<b>0</b>	<b>0.96</b>
Alh ~ X + hour + Year	21	4300.33	7.06	0.03
Alh ~ X + hour	20	4307.05	8.78	0.01
Alh ~ X + Year	20	4310.22	11.95	0

active in summer only at BSA and poorly active at MP in autumn (Table 4). *Pipistrellus pipistrellus* was the most active at BSA, mainly in summer, and in autumn at MP. *Pipistrellus nathusii* was mostly recorded in summer at BSA and LP, in spring at MP. *Hypsugo savii* was mainly active in summer at the three sites. *Pipistrellus pygmaeus* was detected at all sites but mainly active at LP and MP during summer and autumn. The four pipistrelle bats were slightly more

active in UMA, whereas *H. savii* was slightly more active in MA (Fig. 3). According to the selection of the variables site and area, *M. schreibersii* was less active at BSA than at the two other sites and was more active at in MA than in UMA. The models failed to summarize the activity pattern of the two last active most species, *R. hipposideros*, and *T. teniotis*, possibly due to the numerous lacks of season and/or site recordings in both MA and UMA.

**Table 4.** — Seasonal hourly activity indices (Aih) per night for the main eight bat species in three managed (MA) and unmanaged (UMA) areas of scrublands in southern France. (0) indicates an absent species, Acronyms of bat species are given in Table 2.

BAT SPECIES	Total bats activity	Pipkuh	Pippip	Pipnat	Hypsav	Pippyg	Minsch	Rhihip	Tadten
<b>Bourg-Saint-Andéol</b>									
<i>spring</i>	<b>3.10</b>	<b>0.60</b>	<b>1.80</b>	<b>(0)</b>	<b>0.30</b>	<b>0.40</b>	<b>(0)</b>	<b>(0)</b>	<b>(0)</b>
MA	2.50	0.30	1.8	(0)	(0)	0.40	(0)	(0)	(0)
UMA	0.60	0.30	(0)	(0)	0.30	(0)	(0)	(0)	(0)
<i>summer</i>	<b>14.13</b>	<b>3.37</b>	<b>4.16</b>	<b>2.48</b>	<b>2.89</b>	<b>0.57</b>	<b>0.10</b>	<b>0.24</b>	<b>0.32</b>
MA	8.79	1.62	2.43	1.83	2.00	0.29	0.06	0.24	0.32
UMA	5.34	1.75	1.73	0.65	0.89	0.29	0.03	(0)	(0)
<i>autumn</i>	<b>2.30</b>	<b>0.10</b>	<b>1.11</b>	<b>0.09</b>	<b>0.08</b>	<b>0.12</b>	<b>0.36</b>	<b>0.14</b>	<b>0.30</b>
MA	1.65	0.04	0.92	0.06	0.02	0.04	0.28	0.10	0.19
UMA	0.65	0.06	0.19	0.03	0.06	0.08	0.08	0.04	0.11
<b>Lançon-Provence</b>									
<i>spring</i>	<b>4.74</b>	<b>3.73</b>	<b>0.34</b>	<b>0.39</b>	<b>0.13</b>	<b>0.05</b>	<b>0.10</b>	<b>(0)</b>	<b>(0)</b>
MA	3.12	2.37	0.32	0.27	0.05	0.03	0.08	(0)	(0)
UMA	1.62	1.36	0.02	0.12	0.08	0.02	0.02	(0)	(0)
<i>summer</i>	<b>13.08</b>	<b>7.89</b>	<b>0.33</b>	<b>2.00</b>	<b>1.11</b>	<b>0.81</b>	<b>0.08</b>	<b>(0)</b>	<b>0.86</b>
MA	5.56	3.50	0.11	1.14	0.58	0.17	0.06	(0)	0.39
UMA	7.14	4.39	0.22	0.86	0.53	0.64	0.03	(0)	0.47
<i>autumn</i>	<b>6.10</b>	<b>2.08</b>	<b>0.46</b>	<b>1.58</b>	<b>0.23</b>	<b>0.76</b>	<b>0.90</b>	<b>(0)</b>	<b>0.09</b>
MA	2.81	1.07	0.15	0.24	0.04	0.51	0.77	(0)	0.03
UMA	3.30	1.01	0.31	1.34	0.19	0.25	0.13	(0)	0.07
<b>Montpeyroux</b>									
<i>spring</i>	<b>10.46</b>	<b>3.23</b>	<b>2.79</b>	<b>2.12</b>	<b>0.69</b>	<b>0.20</b>	<b>0.01</b>	<b>1.22</b>	<b>0.21</b>
MA	4.08	0.41	1.49	0.49	0.50	0.10	(0)	0.95	0.14
UMA	6.38	2.81	1.30	1.63	0.19	0.10	0.01	0.27	0.07
<i>summer</i>	<b>16.22</b>	<b>5.44</b>	<b>5.39</b>	<b>1.22</b>	<b>1.28</b>	<b>1.22</b>	<b>0.67</b>	<b>1.00</b>	<b>(0)</b>
MA	7.11	3.72	1.33	0.39	0.50	0.28	0.39	0.50	(0)
UMA	9.11	1.72	4.06	0.83	0.78	0.94	0.28	0.50	(0)
<i>autumn</i>	<b>9.04</b>	<b>0.20</b>	<b>6.18</b>	<b>0.40</b>	<b>0.13</b>	<b>1.23</b>	<b>0.45</b>	<b>0.22</b>	<b>0.23</b>
MA	4.08	0.05	2.62	0.12	0.03	0.78	0.33	0.07	0.08
UMA	4.97	0.15	3.57	0.28	0.10	0.45	0.12	0.15	0.15

## Discussion

### *Sampling conditions and efforts*

Bats were recorded in the three scrublands of southern France from spring to autumn, namely along their most active period in the Mediterranean region. Thus, the extent of the minimum survey effort required to robustly estimate bat richness was respected, taking care to account for the diverse factors of variation that are identified in the published literature (Fischer *et al.*, 2009): such that the prey resources availability (Murray, Britzke and Robbins, 2001; Fischer *et al.*, 2009), the meteorology (Erickson and West, 2002), the seasonality (Russ, Briffa and Montgomery, 2003), the habitat (Vaughan, Jones and Harris, 1997, Russo and Jones, 2003), the detection materials (Ahlén and Baagøe, 1999). In our study, the use of ultrasonic recording devices was a suitable alternative to compensate for the presence of an operator in the field and thus limit the costs of operations (Brigham *et al.*, 2004). The same type of equipment was used for each survey, and the microphones were tested before each field session. Windy and rainy evenings were avoided to limit the risk of recording saturation or underestimation of bat activity due to bad weather. Finally, we can rule out problems of spatial and temporal variance in

the study, since the devices were installed at the same time, in the same site, in the same type of habitat and for the same duration. This equipment has allowed for reliable assessment of species assemblage and quantification of bat activity in MA and UMA. The exhaustiveness of bat assemblage was approximately reached after 20 sampling nights distributed along the seasons, which is comparable with previous surveys in the same area and more widely in France (Haquart, 2013; Dubos *et al.*, 2021). However, more than 45 nights could be required to detect the rarest species, often those of greatest conservation concern (Skalak, Sherwin and Brigham, 2012). This seems to be the case in our study, as we failed to record at least three priority species of the French action plan (Tapiero, 2017) living in the area: *Rhinolophus euryale*, *Nyctalus noctula* and *Myotis blythii* (Groupe Chiroptères Rhône-Alpes, 2014; LPO *et al.*, 2016). The absence of the tree-dwelling noctule bat is not surprising in the sampled scrublands even if this species, which emits loud echolocation calls, forages mostly in the open space (Lindecke *et al.* 2023). For the two cave-dwelling bats, the lack of recording could be linked to the unfavourable foraging habitat coupled to low intensity echolocation calls, our results

illustrating the low detection of bats of genera *Rhinolophus* and *Myotis*.

### **Bat richness**

A total of 16 bat species were detected during the field surveys, including mainly open space and edge foragers: *T. teniotis*, *M. schreibersii*, *E. serotinus*, *N. leisleri*, *H. savii*, *P. kuhlii*, *P. nathusii*, *P. pipistrellus*, and on a lesser extent *P. pygmaeus* (Dietz *et al.* 2007). Those species were also the most often recorded in the three sites and along the three seasons in both MA and UMA. Two species are over water foragers, *M. daubentonii* and *M. capaccinii*, whereas *R. ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *P. austriacus*, *M. bechsteinii* and *M. emarginatus* are known to forage close to the vegetation (Dietz *et al.*, 2007). These species were also the least recorded presumably due their low intensity echolocation calls (Barataud and Tupinier, 2020). As a consequence, the effect of the habitat opening for small game species could not be tested on this guild, except on *R. hipposideros* which was quite active at two sites.

Apart from the priority species already mentioned, this list lacks some species which are not easily detectable (Barclay, 1999; Jaberg and Guisan, 2001; Adams *et al.*, 2012; Dubos *et al.*, 2021). For example, the

widespread *Myotis crypticus*, as its sibling *M. nattereri*, is an aerial/trawling forager that tends to forage in cluttered habitats, gleaning arthropods from the vegetation or the ground (Razgour *et al.*, 2023). The scrubland habitat is not suitable for the ground foraging *Myotis myotis* and for *Barbastella barbastellus* which mainly roosts in dense forests and forages often in the canopy, provided trees are sufficiently spaced out (Russo, Salinas-Ramos and Ancillotto, 2023). The forest-dwelling *Nyctalus lasiopterus*, which can forage more than 50 km from its roost (Beucher, Darnis and Parmin, 2022), could reach at least two sites, without being detected if flying at high altitude. Finally, the study area stands at the margin of the range for *Myotis alcaethoe*, *M. mystacinus* and *Plecotus auritus*.

Although a large number of recordings identify common and easily spotted bat species, these occupy several ecological niches, foraging at different altitudes, but mostly at the edge of trees and bush vegetation (Vaughan *et al.*, 1997; Azam, 2016). Among the open space and edge foragers, the least recorded species were *N. leisleri*, possibly because it is only active for a short time at the beginning and end of the night (Rydell, Entwistle and Racey, 1996; Ruczyński *et al.*, 2017; Gottwald *et al.*, 2023),

and *E. serotinus*, probably due to its habitat requirement of open landscapes including a high density of linear habitats (Martinoli, Mazzamuto and Spada, 2023). Among sites, the main difference is the lower bat richness at LP which is only significant by the absence of *R. hipposideros*, possibly due to the lack of roost, even if this bat shelters in a great number of different roost types (Schofield, Reiter and Dool, 2023).

### **Bat activity**

Miller's index (2001) was an effective measure of overnight bat activity among seasons by avoiding difficulties of variable recording time, making comparisons among sites and areas achievable (Hayes, 1997; Haquart, 2013). Higher activity was recorded in the MA of BSA whenever the season, in spring only at LP, whereas activity was higher in the UMA of MP. Several authors identify strong relationships between bat activity, habitat composition and structure in forest ecosystems (Adams *et al.*, 2009; Smith and Gehrt, 2010; Titchenell, Williams and Gehrt, 2011; Charbonnier *et al.*, 2016; Carr, Weatherall and Jones, 2020), or prey abundance (Müller *et al.*, 2012; Froidevaux *et al.*, 2021). Numerous bats require a mixed structurally heterogeneous landscape in which suitable sites for roosting,

feeding and drinking can be found (Lookingbill *et al.*, 2010; Mendes *et al.*, 2014; Law, Park and Lacki, 2016; Starik *et al.*, 2018; Tortosa *et al.*, 2023). For example, thinning management, that increased the amount of light in the canopy, was positively perceived by bats for daytime roost selection (Carr *et al.*, 2020). In open landscapes, such as agroecosystems, woody elements, riparian vegetation and water provide a multitude of benefits to bats (Froidevaux *et al.*, 2022). In a Mediterranean agricultural landscape Mendes *et al.*, (2017) found that a higher number of patches per unit of area (patch density) favour the activity of species that forage in open habitats. Accordingly, in our study the MA features differed from one site to another, with a higher surface and number of scrubland openings at BSA inducing a recorded higher activity than in the UMA.

However, bat activity and habitat selection are species-specific and closely linked to foraging strategies (Altringham, 2011). In this regard, management practices for small game species had mixed effects on bat activity. Whereas *H. savii*, *M. schreibersii*, *R. hipposideros* and *T. teniotis* were more active in MA, the four *Pipistrellus* species did not and were more active in UMA. Except *R. hipposideros* and *T. teniotis* that were rarely

recorded, these bat species are mid-range echolocators according to Schnitzler and Kalko (2001) or edge foragers according to Mendes *et al.*, (2017). However, *H. savii* and *M. schreibersii* flying higher above the ground, faster and more directly than *Pipistrellus* species that remain closer to the vegetation (Dietz *et al.*, 2007) could benefit from openings of the MA for foraging. Verifying this possible link with resource abundance and hunting facilities should be further investigated.

Our results also showed that seasonal patterns of bat activity varied among species and sites making difficult to generalize them at the community level. Foraging in the scrublands is likely linked to the flight

capacities of each species including wing load and navigation senses. Some authors believe that the plasticity of echolocation signals is an adaptive biological trait that allows each species to make an opportunistic choice of foraging sites in the landscape (Kalko and Schnitzler, 1993; Russo and Jones, 2003). More generally, seasonality greatly influenced bat species activity among sites. The spring activity of *P. nathusii* at MP, whereas this species was absent at BSA, could be related to its migratory behaviour and the location of the study site on a migratory route from Mediterranean hibernating roosts to the north-eastern breeding roosts (Hutterer *et al.*, 2005).

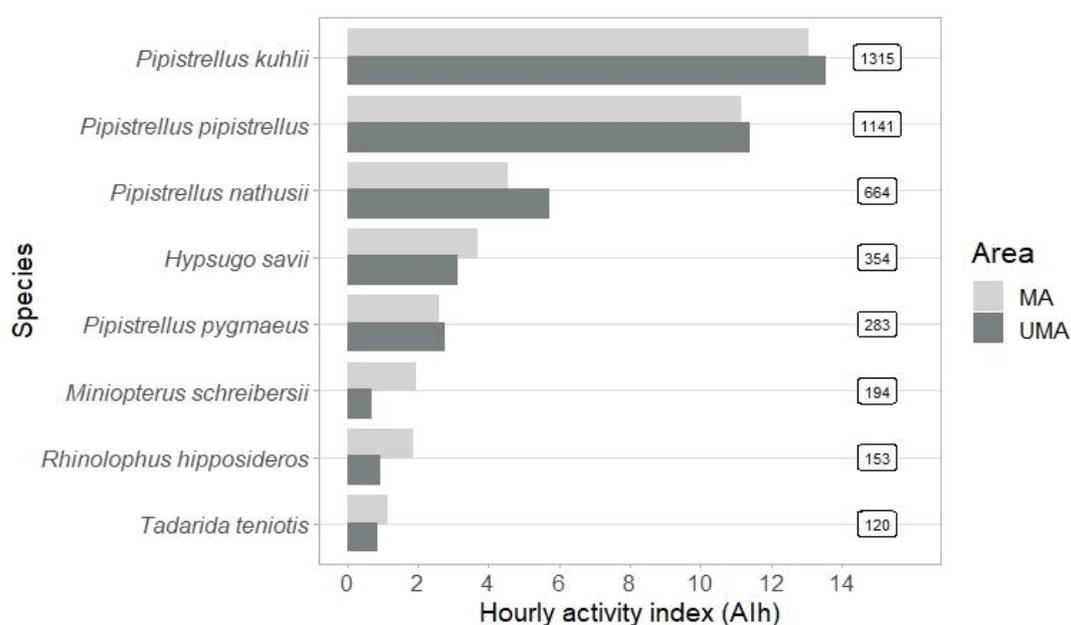


Fig. 3. — Hourly activity indices (AIh, number of positive minutes per night hour) recorded for the eight main bat species in managed (MA) and unmanaged (UMA) areas of three scrublands in southern France.

*Pipistrellus kuhlii* and *H. savii* were more active in summer at the three sites, but the first one was also active in spring at LP and MP. By the way, the four *Pipistrellus* species and *H. savii* were mainly active in summer at BSA, which is the northernmost study site where the availability of prey could peak during a shorter period of time. Resource availability could peak in autumn at MP for *P. pipistrellus* and *P. pygmaeus*, an hypothesis that should be tested later. It was shown that seasonal rhythms reflect a synchronization between foraging preferences and the optimization of prey resources to meet the specific energetic needs of bat species at the landscape scale (Erkert 1982; Mendes *et al.*, 2014). Each bat species is continually adjusting its foraging strategy in response to fluctuating nutritional requirements linked to seasonal variability and associated abiotic parameters (Charbonnier *et al.*, 2016). Consequently, the seasonal activity rhythms, sometimes associated with longitudinal spatial movements, can be interpreted as an active search for resources to meet the nutritional or sexual requirements necessary for the survival of each species (Bender *et al.*, 2021; Swift, Racey and Avery, 1985; Kusch and Idelberger, 2005).

## Conclusion

Our field study in three scrublands of southern France, the first one in such habitats, did not support the hypotheses of a higher richness and activity of bats in areas managed for small game species. The small surface of these areas could be a major obstacle for revealing tiny differences between MA and UMA, together with the limited sampling that was conducted and the elusive behaviour of bats foraging in cluttered habitats, despite the positive results of exhaustiveness. Spatial and temporal variations including seasonal cycle and meteorological conditions, and life-history traits of bat species also affect their spatial behaviour and activity level. Also, the composition and structure of the vegetation of wooded areas at the landscape scale are recognized as factors of spatial segregation of bats, between those that can explore dense and homogeneous vegetation, from those that avoid them, except in a situation of substantial energy gain (Charbonnier, 2014). Beyond a closer sampling during the biological cycle of bats, further investigations should focus on the influence of vegetation within the sampled sites and also in their surroundings where acoustic surveys should be performed for comparison.

Finally, we believe that recommendations to improve bat richness and activity in scrublands and contribute to the conservation of threatened species should be based on management at a large scale, including promoting landscape heterogeneity, diversity and connectivity. Moreover, long-term monitoring should be encouraged to evaluate the impact of the re-opening of abandoned agricultural landscapes on bat communities, and more widely on the whole biodiversity.

### Acknowledgement

This study was supported by PhD program by Hunters Federal Union at the National (FNC) and Institut Méditerranéen du Patrimoine Cynégétique et Faunistique (IMPCF). We thank A. Haquart for assistance on bats' bioacoustics analysis in the laboratory.

### Author contributions

Conceptualization and methodology: N.F. and S.A., data collecting: N.F., data analyses: N.F., M.G., A.H. and S.A, drafting and editing: N.F. and S.A. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

### References

- Adams, M.D., Law, B.S., and French, K.O., 2009. Vegetation structure influences the vertical stratification of open-and edge-space aerial-foraging bats in harvested forests. *Forest Ecology and Management*, 258(9), 2090-2100.
- Adams, A.M., Jantzen, M.K., Hamilton, R.M., and Fenton, M.B., 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), 992-998.
- Ahlén, I., and 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.
- Altringham, J.D., 2011. *Bats. From evolution to conservation. Second edition*. Oxford University Press, Oxford, 324p.
- Arroyo, B., and Beja, P., 2002. Impact of hunting management practices on biodiversity. Report WP2 to REGHAB project. European Commission, Brussels.
- Arthur, L., and Lemaire, M., 2015. *Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Deuxième édition*. Biotope, Mèze, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 544p.
- Azam, C., 2016. Impacts of light pollution on bat spatiotemporal dynamics in France: implications for outdoor lighting planning. PhD Thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 160p.
- Barataud, M., and Tupinier, Y., 2020. *Acoustic ecology of European bats. Species identification study of their habitats and foraging behaviour. 2nd edition*. Biotope, Mèze, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 368p.

Barclay, R.M., 1999. Bats are not birds a cautionary note on using echolocation calls to identify bats: a comment. *Journal of Mammalogy*, 80(1), 290-296.

Bareille, S., Boléat, C., and Carré, B., 2018. *Plan Régional d'Actions en faveur des Chiroptères Occitanie 2018-2027*. Conservatoire d'Espaces Naturels de Midi-Pyrénées – Groupe Chiroptères de Midi-Pyrénées / Groupe Chiroptères Languedoc Roussillon, Toulouse - Prades-le-Lez, 100p.

Bender, M.J., Castleberry, S.B., Miller, D.A., and Wigley, T.B., 2015. Site occupancy of foraging bats on landscapes of managed pine forest. *Forest Ecology and Management*, 336(1), 1-10.

Bender, M.J., Perea, S., Castleberry, S.B., Miller, D.A., and Wigley, T.B., 2021. Influence of insect abundance and vegetation structure on site-occupancy of bats in managed pine forests. *Forest Ecology and Management*, 482(1), 118839.

Beucher, Y., Darnis, T., and Parmin, V., 2022. Use of GPS beacons to study the ecology of the Greater noctule (*Nyctalus lasiopterus*): feedback. *Symbioses*, 39-40, 37-48.

Blondel, J., and Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford, 328p.

Bolker, B., 2023. Getting started with the *glmmTMB* package. Vienna, Austria: R foundation for statistical computing. Edited by CRAN R development Team. Available online at <https://cran.r-project.org/web/packages/glmmTMB/vignettes/glmmTMB.pdf>, checked on 17/05/2023.

Brigham, R.M., Kalko, E.K.V., Jones, G., Parsons, S., and Limpens, H.J.G.A., 2004. *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis*. Bat Conservation International, Austin, 166p.

Brotos, L., Herrando, S., Sirami, C., Kati, V., and Díaz, M., 2018. Mediterranean forest bird

communities and the role of landscape heterogeneity in space and time, *In: Mikusinski, G., Roberge, J.M., and Fuller, R.J. (Eds.). Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge University Press, Cambridge, 318-349.

Carr, A., Weatherall, A., and Jones, G., 2020. The effects of thinning management on bats and their insect prey in temperate broadleaved woodland. *Forest Ecology and Management*, 457(1), 117682.

Charbonnier, Y., 2014. Relations entre diversité des habitats forestiers et communautés de chiroptères à différentes échelles spatiales en Europe : implications pour leur conservation et le maintien de leur fonction de prédation. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux, 184 p.

Charbonnier, Y., Gaüzère, P., Van Halder, I., Nezan, J., Barnagaud, J. Y., Jactel, H., and Barbaro, L., 2016. Deciduous trees increase bat diversity at stand and landscape scales in mosaic pine plantations. *Landscape Ecology*, 31(1), 291-300.

Claireau, F., Bas, Y., Pauwels, J., Barré, K., Machon, N., Allegrini, B., Puechmaille, S.J., and Kerbiriou, C., 2019. Major roads have important negative effects on insectivorous bat activity. *Biological Conservation*, 235(1), 53-62.

Crétois, B., Linnell, J.D., Grainger, M., Nilsen, E.B., and Rød, J.K., 2020. Hunters as citizen scientists: contributions to biodiversity monitoring in Europe. *Global Ecology and Conservation*, 23, e01077.

Daniel, D.S., Whiting, K., Curry, M., Lavery, J.A., and Larmarange, J., 2021. Reproducible summary tables with the *gtsummary* package. *The R Journal*, 13(1), 570-580.

Delibes-Mateos, M., Delibes, M., Ferreras, P., and Villafuerte, R., 2008. Key role of European rabbits in the conservation of the Western Mediterranean basin hotspot. *Conservation Biology*, 22(5), 1106-1117.

- Dentz, C., Buono, L., and Cosson, E., 2018. Plan Régional d'Actions en faveur des Chiroptères de Provence-Alpes-Côte d'Azur 2018-2025. Groupe Chiroptères de Provence, Région PACA, DREAL PACA, 88p.
- Dietz, C., von Helversen, O., and Nill, D., 2007. *Handbuch der Fledermäuse Europas und Nordwestafrikas. Biologie, Kennzeichen, Gefährdung*. Franckh-Kosmos, Stuttgart, 399p.
- Dubos, N., Kerbiriou, C., Julien, J. F., Barbaro, L., Barré, K., Claireau, F., Lorrillière, R., Roëmer, C. Verfaille, F., and Bas, Y., 2021. Going beyond species richness and abundance: robustness of community specialisation measures in short acoustic surveys. *Biodiversity and Conservation*, 30(1), 343-363.
- Erickson, J.L., and West, S.D., 2002. The influence of regional climate and nightly weather conditions on activity patterns of insectivorous bats. *Acta Chiropterologica*, 4(1), 17-24.
- Erkert, H.G., 1982. Ecological aspects of bat activity rhythms. In: Kunz, T.H., (Eds.), *Ecology of bats*, Plenum Press, New York, 201-242.
- Ferreira, C., Touza, J., Rouco, C., Díaz-Ruiz, F., Fernandez-de-Simon, J., Ríos-Saldaña, C.A., Ferreras, P., Villafuerte, R., and Delibes-Mateos, M., 2014. Habitat management as a generalized tool to boost European rabbit *Oryctolagus cuniculus* populations in the Iberian Peninsula: a cost-effectiveness analysis. *Mammal Review*, 44(1), 30-43.
- Fischer, J., Stott, J., Law, B.S., Adams, M.D., and Forrester, R.I., 2009. Designing effective habitat studies: quantifying multiple sources of variability in bat activity. *Acta Chiropterologica*, 11(1), 127-137.
- Ford, W.M., Menzel, J.M., Menzel, M.A., Edwards, J.W., and Kilgo, J.C., 2006. Presence and absence of bats across habitat scales in the upper coastal plain of South Carolina. *The Journal of Wildlife Management*, 70(5), 1200-1209.
- Froidevaux, J.S., Barbaro, L., Vinet, O., Larrieu, L., Bas, Y., Molina, J., Calatayud, F., and Brin, A., 2021. Bat responses to changes in forest composition and prey abundance depend on landscape matrix and stand structure. *Scientific Reports*, 11(1), 1-13.
- Froidevaux, J.S., Duarte, G., Fonseca, A., Zina, V., Conde, S., Ferreira, M.T., and Fernandes, M.R., 2022. The location and vegetation physiognomy of ecological infrastructures determine bat activity in Mediterranean floodplain landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 332, 107929.
- Gottwald, J., Royauté, R., Becker, M., Geitz, T., Höchst, J., Lampe, P., Leister, L., Lindner, K., Maier, J., Rossner, S., Schabo, D.G., Freusleben, B., Brandl, R., Müller, T., Frawig, N., and Nauss, T., 2023. Classifying the activity states of small vertebrates using automated VHF telemetry. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(1), 252-264.
- Groupe Chiroptères Rhône-Alpes, 2014. *Les chauves-souris de Rhône-Alpes*. L.P.O. Rhône-Alpes, Lyon, 480p.
- Guldin, J.M., Emmingham, W.H., Carter, S.A., and Saugey, D.A. 2007. Sylvicultural practices and management of habitat for bats. In: Lacki, M.J., Hayes, J.P., Kurta, A., (Eds.), *Bats in forests: conservation and management*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 177-205.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Horren, T., Goulson, D., and De Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*, 12(10), e0185809.

- Haquart, A., 2013. Référentiel d'activité des Chiroptères, éléments pour l'interprétation des dénombrements de Chiroptères avec les méthodes acoustiques en zone méditerranéenne française. École Pratique des Hautes Études, Montpellier, 99p.
- Haquart, A., 2015. ACTICHIRO, un référentiel pour l'interprétation des dénombrements de Chiroptères avec les méthodes acoustique en France. *Symbioses*, 34-35, 1-9.
- Hayes, J.P., 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy*, 78(2), 514-524.
- Hutson, A.M., Mickleburgh, S.P., and Racey, P.A., 2001. *Microchiropteran bats. Global status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland and Cambridge, 256p.
- Hutterer, R., Ivanova, T., Meyer-Cords, C., and Rodrigues, L., 2005. Bat migrations in Europe. A review of banding data and literature. *Naturschutz und Biologische Vielfalt*, 28 (3)-162 + appendices.
- IFN, 2013. Grande région écologique Méditerranée (GRECO J), Cahier technique de l'Institut national de l'information géographique et forestière, Paris, 12 p
- Jaberg, C., and Guisan, A., 2001. Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment. *Journal of applied Ecology*, 38(6), 1169-1181.
- Jones, G., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., and Racey, P.A., 2009. *Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators*. *Endangered Species Research*, 8(1-2), 93-115.
- Kalko, E.K., and Schnitzler, H.U., 1993. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33, 415-428.
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobo, T., and Fleming, T.H., 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1-38.
- Kusch, J., and Idelberger, S., 2005. Spatial and temporal variability of bat foraging in a western European low mountain range forest. *Mammalia*. 69(1), 21-33.
- Larmarange, J., 2023. *ggstats: extension to ggplot2 for plotting stats*.
- Law, B., Park, K.J., and Lacki, M.J., 2016. Insectivorous bats and silviculture: balancing timber production and bat conservation. In: Voigt C.C., and Kingston, T., (Eds.), *Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world*. Springer Open, Cham, 105-150.
- Lindecke, O., Currie, S.E., Fasel, N.J., Fritze, M., Kravchenko, K., Kruszynski, C., Lehnert, L.S., Röleke, M., Voigt-Heucke, S.L., and Voigt, C.C., 2023. Common noctule *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) In: Russo, D., (Ed.), *Handbook of the Mammals of Europe, Chiroptera*, Springer Nature Switzerland, Cham, 463-487.
- Lisón, F., and Calvo, J.F., 2011. The significance of water infrastructures for the conservation of bats in a semiarid Mediterranean landscape. *Animal Conservation*, 14(5), 533-541.
- Lookingbill, T.R., Elmore, A.J., Engelhardt, K.A., Churchill, J.B., Gates, J.E., and Johnson, J.B., 2010. Influence of wetland networks on bat activity in mixed-use landscapes. *Biological Conservation*, 143(4), 974-983.
- LPO PACA, GCEM, and GCP, 2016. *Les Mammifères de Provence-Alpes-Côte d'Azur*. Biotope, Mèze, 344 p.

- Martínez-Padilla, J., Viñuela, J., and Villafuerte, R., 2002. Socio-economic aspects of gamebird hunting, hunting bags, and assessment of the status of gamebird populations in REGHAB countries. Part 1: Socio-economic and cultural aspects of gamebird hunting. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC), Ciudad Real, 50p.
- Martinoli, A., Mazzamuto, M. V., and Spada, M., 2023. Serotine *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774). In: Russo, D., (Ed.), *Handbook of the Mammals of Europe. Chiroptera*. Springer Nature Switzerland, Cham, 77-93.
- McCracken G.F., Westbrook J.K., Brown V.A., Eldridge M., Federico, P., and Kunz, T.H., 2012. Bats track and exploit changes in insect pest populations. *PLoS ONE*, 7(8), e43839.
- Mendes, E.S., Pereira, M.J.R., Marques, S.F., and Fonseca, C., 2014. A mosaic of opportunities? Spatio-temporal patterns of bat diversity and activity in a strongly humanized Mediterranean wetland. *European Journal of Wildlife Research*, 60(1), 651-664.
- Mendes, E.S., Fonseca, C., Marques, S.F., Maia, D., and Ramos Pereira, M.J., 2017. Bat richness and activity in heterogeneous landscapes: guild-specific and scale-dependent? *Landscape Ecology*, 32, 295-311.
- Miller, B.W., 2001. A method for determining relative activity of free flying bats using a new activity index for acoustic monitoring. *Acta Chiropterologica*, 3(1), 93-105.
- Millon, L., Julien, J.F., Julliard, R., and Kerbiriou, C., 2015. Bat activity in intensively farmed landscapes with wind turbines and offset measures. *Ecological Engineering*, 75(1), 250-257.
- Müller, J., Mehr, M., Bässler, C., Fenton, M.B., Hothorn, T., Pretzsch, H., Klemmt, H.J., and Brandl, R., 2012. Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia*, 169(1), 673-684.
- Murray, K.L., Britzke, E.R., and Robbins, L.W., 2001. Variation in search-phase calls of bats. *Journal of Mammalogy*, 82(3), 728-737.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., and Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Obrist, M.K., Rathey, E., Bontadina, F., Martinoli, A., Conedera, M., Christe, P., and Moretti, M., 2011. Response of bat species to sylvo-pastoral abandonment. *Forest Ecology and Management*, 261(3), 789-798.
- Olimpi, E.M., and Philpott, S.M., 2018. Agroecological farming practices promote bats. *Agriculture, ecosystems and environment*, 265, 282-291.
- O'Shea, T.J., Cryan, P.M., Hayman, D.T., Plowright, R.K., and Streicker, D.G., 2016. Multiple mortality events in bats: a global review. *Mammal Review*, 46(3), 175-190.
- Puig-Montserrat, X., Torre, I., López-Baucells, A., Guerrieri, E., Monti, M.M., Ràfols-García, R., and Flaquer, C., 2015. Pest control service provided by bats in Mediterranean rice paddies: linking agroecosystems structure to ecological functions. *Mammalian Biology*, 80(3), 237-245.
- Rainho, A., 2007. Summer foraging habitats of bats in a Mediterranean region of the Iberian Peninsula. *Acta Chiropterologica*, 9(1), 171-181.
- Razgour, O., Ibáñez, C., Puechmaille, S.J., and Juste, J., 2023. *Myotis nattereri* species complex (*M. nattereri*, *M. crypticus*, and *M. escaleraei*). In: Russo, D., (Ed.), *Handbook of the Mammals of Europe. Chiroptera*. Springer Nature Switzerland, Cham, 355-395.
- Ruczyński, I., Zahorowicz, P., Borowik, T., and Hałat, Z., 2017. Activity patterns of two syntopic and closely related aerial-hawking bat species during breeding season in Białowieża Primaeval Forest. *Mammal Research*, 62(1), 65-73.

- Russ, J.M., Briffa, M., and Montgomery W.I., 2003. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus sp.* and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland, determined using a driven transect. *Journal of Zoology*, 259(3): 289-299.
- Russo, D., and Jones, G., 2003. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography*, 26(2), 197-209.
- Russo, D., Cistrone, L., Garonna, A.P., and Jones, G., 2010. Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. *Biodiversity and Conservation*, 19(9), 2501-2515.
- Russo, D., Billington, G., Bontadina, F., Dekker, J., Dietz, M., Gazaryan, S., and Twisk, P., 2016. Identifying key research objectives to make European forests greener for bats. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4(87), 1-8.
- Russo, D., Salinas-Ramos, V.B., Cistrone, L., Smeraldo, S., Bosso, L., and Ancillotto, L., 2021. Do we need to use bats as bioindicators, *Biology*, 10(8), 693.
- Russo, D., Salinas-Ramos, V.B., and Ancillotto, L., 2023. Barbastelle bat *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774). In: Russo, D., (Ed.), *Handbook of the Mammals of Europe. Chiroptera*. Springer Nature Switzerland, Cham, 1-21
- Rydell, J., Entwistle, A., and Racey, P.A., 1996. Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, 76(2), 243-252.
- Safi, K., and Kerth, G., 2004. A comparative analysis of specialization and extinction risk in temperate-zone bats. *Conservation Biology*, 18(5), 1293-1303.
- Schnitzler, H.U., and Kalko, E.K., 2001. Echolocation by insect-eating bats: we define four distinct functional groups of bats and find differences in signal structure that correlate with the typical echolocation tasks faced by each group. *Bioscience*, 51(7), 557-569.
- Schofield, H., Reiter, G., and Dool, S.E., 2023. Lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* (André, 1797). In: Russo, D., (Ed.), *Handbook of the Mammals of Europe. Chiroptera*. Springer Nature Switzerland, Cham, 875-908.
- Seibold, S., Gossner, M.M., Simons, N.K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarli, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J.C., Linsenmair, K.E., Naus, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.D., Vogt, J., Wöllauer, S., and Weisser, W.W., 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671-674.
- Sirami, C., Brotons, L., Burfield, I., Fonderflick, J., and Martin, J.L., 2008. Is land abandonment having an impact on biodiversity? A meta-analytical approach to bird distribution changes in the north-western Mediterranean. *Biological Conservation*, 141(2), 450-459.
- Sirami, C., Nespoulous, A., Cheylan, J.P., Marty, P., Hvenegaard, G.T., Geniez, P., Schatz, B., and Martin, J.L., 2010. Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: Impacts on multiple taxa. *Landscape and Urban Planning*, 96(4), 214-223.
- Skalak, S.L., Sherwin, R.E., and Brigham, R.M., 2012. Sampling period, size and duration influence measures of bat species richness from acoustic surveys. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 490-502.
- Smith, D.A., and Gehrt, S.D., 2010. Bat response to woodland restoration within urban forest fragments. *Restoration Ecology*, 18(6), 914-923.
- Starik, N., Göttert, T., Heitlinger, E., and Zeller, U., 2018. Bat community responses to structural habitat complexity resulting from management practices within different land use types - A case study from north-eastern

Germany. *Acta Chiropterologica*, 20(2), 387-405.

Swift, S.M., Racey, P.A., and Avery, M.I., 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. II. Diet. *The Journal of Animal Ecology*, 54(1), 217-225.

Tapiero, A., 2017. *Plan national d'actions en faveur des Chiroptères 2016–2025*. Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, Paris, 74p.

Temple, H.J., and Cuttelod, A., 2009. *The status and distribution of Mediterranean mammals*. I.U.C.N., Gland, 32p.

Titchenell, M.A., Williams, R.A., and Gehrt, S.D., 2011. Bat response to shelterwood harvests and forest structure in oak-hickory forests. *Forest Ecology and Management*, 262(6), 980-988.

Tortosa, A., Giffard, B., Barbaro, L., Froidevaux, J.S., Ladet, S., Delhommel, J., and Vialatte, A., 2023. Diverse agricultural landscapes increase bat activity and diversity: implications for biological pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 345, 108318.

Van der Meij, T., Van Strien, A.J., Haysom, K.A., Dekker, J., Russ, J., Biala, K., Bihari Z., Jansen E., Langton S., Kurali A., Limpens H., Meschede A., Petersons G., Presetnik P., Prüger J., Reiter G., Rodrigues L., Schorcht W., Uhrin, M., and Vintulis, V., 2015. Return of the bats? A prototype indicator of trends in European bat

populations in underground hibernacula. *Mammalian Biology*, 80, 170-177.

Vaughan, N., Jones, G., and 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.

Vimal, R., Fonderflick, J., Thompson, J. D., Pluvinet, P., Debussche, M., Cheylan, M., Géniez, Mathevet, R., Acquarone, A., Lepart, J., and Lepart, J., 2017. Integrating habitat diversity into species conservation in the Mediterranean mosaic landscape. *Basic and applied Ecology*, 22, 36-43.

Voigt, C.C., and Kingston, T., 2016. Bats in the Anthropocene. In: Voigt, C.C., and Kingston, T., (Eds.), *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world*. Springer Open, Cham, 1-9.

Walsh, A.L., and Harris, S., 1996. Foraging habitat preferences of vespertilionid bats in Britain. *Journal of applied Ecology*, 33(3), 508-518.

Wilson, R.J., and Fox, R., 2021. Insect responses to global change offer signposts for biodiversity and conservation. *Ecological Entomology*, 46(4), 699-717.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., and Smith, G.M., 2009. Zero-truncated and zero-inflated models for count data. In: Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., and Smith, G.M. (Eds.) *Mixed effects models and extensions in ecology*. Springer, New York, 261-293.

## Supplementary information.

**Table S1.** — Statistics relative to General Linear Mixed Models (GLMMs) investigating global bat activity in three scrublands of southern France. **(a)** ANOVAs estimate significant results are in bold. **(b)** Estimates ( $\pm$  confidence interval) of GLMM coefficients for the activity predictor (all species) per area, season, and site.

**(a)**

<b>GENERAL MODEL: All species, 4342 minutes</b>			
	$\chi^2$	<i>df</i>	<i>p value</i>
Area	0.07	1	0.78
Site	20.40	2	<b>&lt;0.001**</b>
Season	30.16	2	<b>&lt;0.001**</b>
Area*Site	14.67	2	<b>&lt;0.001**</b>
Area*Season	2.38	2	0.30
Site*Season	48.30	4	<b>&lt;0.001**</b>
<b>Area*Season*Site</b>	<b>15.25</b>	<b>4</b>	<b>0.004**</b>

**(b)**

<b>ALL SPECIES MODEL: 4342 minutes</b>			
Characteristic	Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value
<b>Area</b>			
UMA	-	-	-
MA	11.4	0.7;17.4	0.08#
<b>Site</b>			
BSA	-	-	-
LP	15.1	1.2;19.3	<b>0.03*</b>
MP	30.6	2.6;36.1	<b>0.007**</b>
<b>Season</b>			
Spring	-	-	-
Summer	19.3	1.7;22.3	<b>0.01*</b>
Autumn	0.4	0.03;5.0	0.5
<b>Area*Site</b>			
MA*Lançon-Provence	0.11	0.0;2.0	0.13
MA* Montpeyroux	0.03	0.0;0.5	<b>0.01*</b>
<b>Area*Season</b>			
MA*Summer	0.1	0.0;1.7	0.11
MA* Autumn	0.83	0.1;14.9	>0.9
<b>Site*Season</b>			
Lançon-Provence*Summer	0.06	0.0;0.8	<b>0.03*</b>
Montpeyroux*Summer	0.03	0.0;0.4	<b>0.006**</b>
Lançon-Provence*Autumn	2.33	0.0;35.3	0.5

Montpeyroux* Autumn	1.4	0.1;19.7	0.8
<b>Area*Site*Season</b>			
MA*Lançon-Provence*Summer	8.21	0.37;18.1	0.2
MA*Montpeyroux*Summer	27.9	1.32;59.1	<b>0.03*</b>
MA*Lançon-Provence* Autumn	0.69	0.03;16.4	0.8
MA*Montpeyroux* Autumn	2.56	0.12;55.0	0.5

<sup>1</sup> Ratio of logarithms of group means <sup>2</sup> CI = Confidence Interval

**Table S2.** — General Linear Mixed Models (GLMMs) procedure of analysis investigate individual bats activities in scrubland. **(a)** Summary of candidate linear models per species. Alh: hourly activity index per bat species; offset included number of nights surveyed (logit). Model ranking is based on differences in the corrected Akaike’s Information Criterion ( $\Delta AICc$ ) and Akaike weights (AICcWt), K refers to the number of parameters. Candidate model in bold is selected for analysis. **(b)** II ANOVAs estimate significant results are in bold. **(c)** Estimates ( $\pm$  confidence interval) of coefficients GLMM for the predictor’s individual bat activity by area, season, and site in scrubland.

**(a)**

	<i>fixed covariables (X)</i>	k	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt
<i>P. kuhlii</i>	<b>Alh ~ area + site * season + offset</b>	<b>11</b>	<b>1051.87</b>	<b>0</b>	<b>0.62</b>
	Alh ~ area * season * site + offset	19	1052.83	0.97	0.38
	Alh ~ 1	1	1064.69	10.91	0.00
<i>P. pipistrellus</i>	<b>Alh ~ area + site * season + offset</b>	<b>11</b>	<b>1002.61</b>	<b>0</b>	<b>0.79</b>
	Alh ~ site + offset	4	1006.78	4.17	0.10
	Alh ~ area + site + offset	5	1008.06	5.45	0.05
	Alh ~ area * site + season + offset	9	1008.69	6.08	0.04
	Alh ~ area + season + site + offset	7	1010.07	7.46	0.02
	Alh ~ area * season + site + offset	9	1012.80	10.19	0.00
	Alh ~ 1	2	1035.25	32.64	0.00
<i>P. nathusii</i>	<b>Alh ~ area + site * season + offset</b>	<b>11</b>	<b>574.06</b>	<b>0</b>	<b>0.69</b>
	Alh ~ area * season + site + offset	9	585.70	11.64	0.12
	Alh ~ area + offset	3	587.40	13.34	0.05
	Alh ~ area * site + offset	7	588.45	14.39	0.03
	Alh ~ area + site + offset	5	588.70	14.63	0.03

Impact of habitat management on activity  
and bats communities

	Alh ~ area + season + offset	5	588.81	14.75	0.03
	Alh ~ area * site + season + offset	9	589.41	15.35	0.02
	Alh ~ 1	2	589.44	15.37	0.03
<hr/>					
	<i>fixed covariables (X)</i>	k	AICc	$\Delta$ AICc	AICcWt
	<b>Alh ~ area + site * season + offset</b>	<b>11</b>	<b>382.02</b>	<b>0</b>	<b>0.48</b>
	Alh ~ area * season + offset	7	384.72	2.70	0.12
	Alh ~ season + offset	4	384.74	2.72	0.12
	Alh ~ area * season + site + offset	9	385.11	3.09	0.09
	Alh ~ site + offset	4	385.62	3.61	0.07
<i>H. savii</i>	Alh ~ area + season + offset	5	386.03	4.01	0.06
	Alh ~ area + site + offset	5	386.47	4.45	0.05
	Alh ~ area + season + site + offset	7	386.70	4.69	0.04
	Alh ~ area * site + season + offset	9	387.99	5.97	0.02
	Alh ~ area * site + offset	7	389.63	7.61	0.01
	Alh ~ area + offset	3	397.74	15.72	0.00
	Alh ~ 1	2	400.53	18.51	0.00
<hr/>					
	<i>fixed covariables (X)</i>	k	AICc	$\Delta$ AICc	AICcWt
	<b>Alh ~ area + site * season + offset</b>	<b>11</b>	<b>368.57</b>	<b>0</b>	<b>0.77</b>
	Alh ~ area + season + offset	5	374.21	5.64	0.05
	Alh ~ area * season + offset	7	374.23	5.66	0.05
<i>P. pygmaeus</i>	Alh ~ area + season + site + offset	7	374.85	6.28	0.03
	Alh ~ season + offset	4	375.28	6.70	0.03
	Alh ~ area * season + site + offset	9	375.98	7.41	0.02
	Alh ~ area + offset	3	376.29	7.72	0.02
	Alh ~ 1	2	376.79	8.22	0.03
<hr/>					
	<i>fixed covariables (X)</i>	k	AICc	$\Delta$ AICc	AICcWt
	<b>Alh ~ area + site + offset</b>	<b>5</b>	<b>217.25</b>	<b>0</b>	<b>0.35</b>
	Alh ~ area + season + sites + offset	6	217.88	0.63	0.25
	Alh ~ area + season + offset	4	218.82	1.57	0.16
	Alh ~ area * season + sites + offset	7	220.33	3.08	0.07
	Alh ~ area * season + offset	5	221.12	3.87	0.05
	Alh ~ area + offset	3	221.35	4.10	0.04
<i>M. schreibersii</i>	Alh ~ area * site + offset	7	221.83	4.58	0.03
	Alh ~ area * site + season + offset	8	222.56	5.31	0.02
	Alh ~ site + offset	4	224.14	6.89	0.01
	Alh ~ season + offset	3	225.55	8.30	0.01
	Alh ~ 1	2	229.80	12.55	0.00
<hr/>					
	<i>mixed covariables</i>				
	<b>Alh ~ X + hour</b>	<b>6</b>	<b>215.56</b>	<b>0</b>	<b>0.51</b>

		k	AICc	$\Delta$ AICc	AICcWt
	Alh ~ X + (Year/hour)	7	216.39	0.83	0.34
	Alh ~ X + hour + Year	7	218.00	2.44	0.15
	<i>fixed covariables (X)</i>				
<i>R. hipposideros</i>	<b>Alh ~ area * season + offset</b>	<b>7</b>	<b>167.89</b>	<b>0</b>	<b>0.32</b>
	Alh ~ area + season + offset	5	167.92	0.03	0.32
	Alh ~ season + offset	4	169.55	1.67	0.14
	Alh ~ area + season + site + offset	6	170.12	2.75	0.10
	Alh ~ area * season + site + offset	8	170.64	4.11	0.08
	Alh ~ area * site + season + offset	7	172.13	4.24	0.04
	Alh ~ area + site + offset	4	179.89	12.00	0.00
	Alh ~ area * site + offset	5	181.15	13.26	0.00
	Alh ~ area + offset	3	184.47	16.58	0.00
	Alh ~ site + offset	3	187.55	19.66	0.00
	Alh ~ 1	2	189.55	21.66	0.00
	<i>fixed covariables (X)</i>				
<i>T. teniotis</i>	<b>Alh ~ season + offset</b>	<b>4</b>	<b>146.86</b>	<b>0</b>	<b>0.54</b>
	Alh ~ area + season + offset	5	148.88	2.03	0.20
	Alh ~ area * season + offset	7	149.4	2.54	0.15
	Alh ~ area + season + site + offset	7	151.68	4.82	0.05
	Alh ~ area * season + site + offset	9	152.64	5.78	0.03
	Alh ~ area * site + season + offset	9	152.76	5.91	0.03
	Alh ~ 1	2	157.86	11.00	0.00

(b)

<i>P. kuhlii</i> MODEL: 1315 minutes			
Area	0.33	1	0.56
Site	7.50	2	<b>0.02*</b>
Season	5.61	2	0.06#
<b>Site*Season</b>	<b>17.41</b>	<b>4</b>	<b>0.001**</b>
<i>P. pipistrellus</i> MODEL: 1141 minutes			
Area	0.16	1	0.68
Site	46.37	2	<b>&lt;0.001**</b>
Season	4.95	2	0.08#
<b>Site*Season</b>	<b>18.66</b>	<b>4</b>	<b>0.00091**</b>
<i>P. nathusii</i> MODEL: 664 minutes			
Area	7.33	1	0.006**
Season	2.30	2	0.31
<b>Area*Season</b>	<b>11.18</b>	<b>2</b>	<b>0.001**</b>
<i>H. savii</i> MODEL: 354 minutes			
Area	0.03	1	0.85

Site	16.83	5	0.004**
Season	13.53	5	0.01**
Site*Season	9.96	4	0.04*
<b><i>P. pygmaeus</i> MODEL: 283 minutes</b>			
Area	2.11	1	0.14
Site	2.69	5	0.74
Season	11.42	5	0.04*
Site*Season	2.47	4	0.64
<b><i>M. schreibersii</i> MODEL: 194 minutes</b>			
Area	7.40	1	0.006**
Site	4.44	2	0.10
<b><i>R. hipposideros</i> MODEL: 153 minutes</b>			
Area	6.13	1	0.013**
Season	13.42	2	0.001**
Area*Season	4.54	2	0.10
<b><i>T. teniotis</i> MODEL: 120 minutes</b>			
Season	16.69	2	0.00023**

(c)

	Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value
<b><i>Area</i></b>			
UMA	-	-	-
MA	0.87	0.54;1.39	0.60
<b><i>Season</i></b>			
Spring	-	-	-
Summer	17.3	1.69;17.70	0.01*
Autumn	0.31	0.00;7.00	0.5
<b><i>Site</i></b>			
BSA	-	-	-
LP	23.70	2.29;24.60	0.008**
MP	19.10	1.80;20.20	0.014*
<b><i>Site * Season</i></b>			
LP*Summer	0.06	0.0;0.65	0.02*
MP*Summer	0.05	0.0;0.64	0.02*
LP*Autumn	2.55	0.10;63.3	0.60
MP*Autumn	0.54	0.02;17.8	0.70

*P. kuhlii* MODEL (N=1315)

	Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value	
<i>P. pipistrellus</i> MODEL (N=1141)	<b>Area</b>			
	UMA	-	-	
	MA	0.92	0.62;1.37	0.7
	<b>Season</b>			
	Spring	-	-	-
	Summer	0.83	0.06;11.50	>0.9
	Autumn	0.32	0.08;1.23	0.1
	<b>Site</b>			
	BSA	-	-	-
	LP	0.15	0.03;0.76	<b>0.022*</b>
	MP	0.57	0.14;2.26	0.4
	<b>Site * Season</b>			
	LP*Summer	0.48	0.06;4.10	0.5
	MP*Summer	1.84	0.39;8.75	0.4
	LP*Autumn	3.80	0.63;23.00	0.15
MP*Autumn	9.01	2.03;40.1	<b>0.004**</b>	
<i>P. nathusii</i> MODEL (N=664)	Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value	
	<b>Area</b>			
	UMA	-	-	-
	MA	0.09	0.03;0.29	<b>&lt;0.001**</b>
	<b>Season</b>			
	Spring	-	-	-
	Summer	0.39	0.08;1.79	0.2
	Autumn	0.94	0.21;4.14	<0.9
	<b>Area * Season</b>			
	MA*Summer	7.48	1.02;54.9	<b>0.04*</b>
MA*Autumn	0.40	0.06; 2.96	0.4	
<i>H. savii</i> MODEL (N=354)	Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value	
	<b>Area</b>			
	UMA	-	-	-
	MA	1.08	0.48; 2.43	0.9
	<b>Season</b>			
	Spring	-	-	-
	Summer	0.70	0.18;2.73	0.6
	Autumn	0.78	0.10;5.88	0.8
	<b>Site</b>			
	BSA	-	-	-
LP	0.12	0.01;1.38	<b>0.08#</b>	

	MP	-	-	-
	<b>Site * Season</b>			
	LP*Summer	14.8	0.86;2.53	<b>0.06#</b>
	MP*Summer	-	-	-
	LP*Autumn	6.06	0.25;1.45	0.3
	MP*Autumn	-	-	-
		Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value
	<b>Area</b>			
	UMA	-	-	-
	MA	1.7	0.83;3.46	0.15
	<b>Season</b>			
	Spring	-	-	-
	Summer	0.86	0.06;11.50	>0.9
	Autumn	-	-	-
	<b>Site</b>			
	BSA	-	-	-
	LP	0.27	0.01;10.60	0.5
	MP	0.12	0.01;1.93	0.14
	<b>Site * Season</b>			
	LP*Summer	5.37	0.11;26.20	0.4
	MP*Summer	11.00	0.51;23.90	0.13
	LP*Autumn	-	-	-
	MP*Autumn	-	-	-
		Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value
	<b>Area</b>			
	UMA	-	-	-
	MA	5.09	1.58;16.50	<b>0.007**</b>
	<b>Site</b>			
	BSA	-	-	-
	LP	3.66	0.99;13.50	<b>0.052*</b>
	MP	1.49	0.32;6.99	0.6
		Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value
	<b>Area</b>			
	UMA	-	-	-
	MA	5.05	1.62;15.70	<b>0.005**</b>
	<b>Season</b>			
	Spring	-	-	-
	Summer	0.70	0.14;3.47	0.7
	Autumn	0.26	0.05;1.29	0.1

*P. pygmaeus* MODEL (N=283)

*M. schreibersii* MODEL (N=194)

*R. hipposideros* MODEL (N=153)

		<b>Area * Season</b>		
		Coef <sup>1</sup>	95% CI <sup>2</sup>	p-value
<i>T. teniotis</i> MODEL (N=120)	MA*Summer	0.60	0.09;4.10	0.6
	MA*Autumn	0.06	0;0.79	<b>0.033*</b>
	<b>Season</b>			
	Spring	-	-	-
	Summer	4.13	1.32;12.90	<b>0.015*</b>
	Autumn	0.82	0.23;2.87	0.8

<sup>1</sup> Ratio of logarithms of group means

<sup>2</sup> CI = Confidence Interval

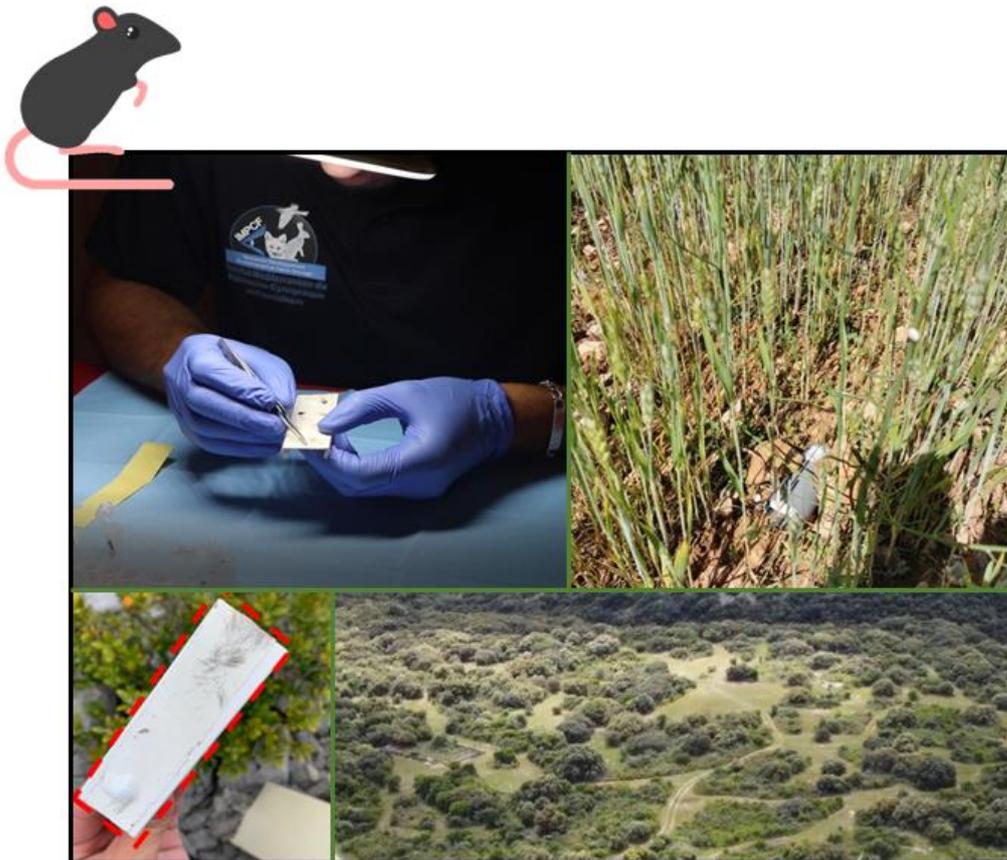
**Table S3.** — Habitat managements made by hunters in the three study sites of southern France.

	Bourg-Saint-Andéol	Lançon-Provence	Montpeyroux	
Openings of mosaic scrubland environments.	<i>Lines (km)</i>	8	12	2
	<i>Period of existence</i>	15 years	8 years	3 years
	<i>Maintenance frequency</i>	15 ans	3 à 4 ans	3 à 4 ans
	<i>Logistic tools</i>	mechanical shredder-cutting + pastoralism	mechanical shredder-cutting	mechanical shredder-cutting
Artisanal feed hopper system	<i>Unit</i>	0	5	10
	<i>Period of existence</i>	-	> 20 years	20 years
	<i>Filling frequency (outside of hunting season)</i>	-	twice to thrice per week	> once per month
Drinking trough	<i>Unit</i>	2	5	6
	<i>Period of existence</i>	> 15 years	> 20 years	> 20 years
	<i>Maintenance frequency</i>	summer period: drought event		
Crop cultivating for wildlife	<i>Unit</i>	5	6	1
	<i>Area (acre)</i>	0.65	0.75	0.25
	<i>Crop rotation</i>	<i>Onobrychis sativa, Medicago sativa, Triticum aestivum, Lolium perenne.</i>	<i>Medicago sativa, Triticum aestivum.</i>	<i>Onobrychis sativa, Medicago sativa, Triticum aestivum, Hordeum vulgare hexastichum, × Triticosecale.</i>
	<i>Opening alveolar</i>	20%	16%	4%
Land cover (in percent of managed area - 30 ha).	<i>Road, forest trail</i>	2%	1%	1%
	<i>Crops</i>	2%	2%	1%
	<i>Bare soil</i>	0%	0%	9%
	<i>Low scrubland (&lt;1.5m)</i>	2%	25%	10%
	<i>Herb layer</i>	18%	40%	20%
	<i>High scrubland, tree (&gt;1.5m)</i>	56%	16%	55%

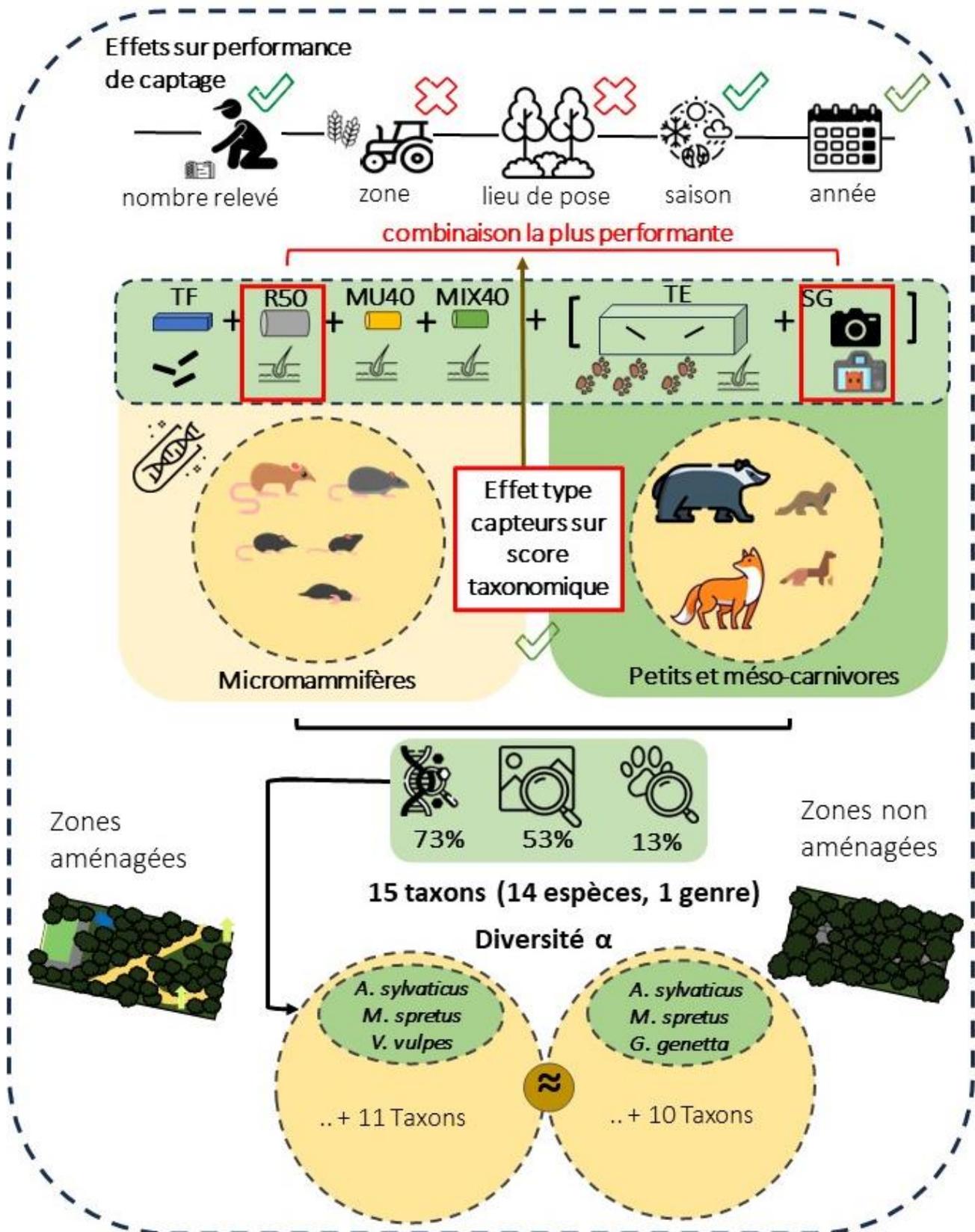


## Chapitre 3. Communautés des petits mammifères terrestres

Mise au point d'une technique d'échantillonnage indirecte non invasive et appel aux outils biomoléculaires pour l'inventaire des petits mammifères terrestres : application aux garrigues méditerranéennes aménagées et non aménagées.



Avec la collaboration de Pascal Fournier et Christine Fournier-Chambrillon, GREGE (Villandraut, France), Stéphane Aulagnier, CEFS (INRAE, Toulouse France), Jean-Claude Ricci, IMPCF (Vergèze, France) et l'ensemble des équipes successives de terrain de l'IMPCF : Guillaume Aizac, Élodie Balandraud, Mathieu Crétet, Thomas Cruz, Pierre Dahler, Quentin Gaulé, Rozenn Gouache, Mathilde Guyot, Frédéric Moreau et Noémie Sarrion.



Principaux résultats sur les petits mammifères terrestres

## Résumé

Nous avons cherché à développer une méthode légère et performante à partir des techniques d'inventaire non invasives existantes pour évaluer la richesse taxonomique des « petits mammifères » (incluant les Eulipotyphles, les Rongeurs et les petits et méso-carnivores) dans trois garrigues aménagées pour le petit gibier et non aménagées. Dans cette démarche, nous avons testé les performances de captage d'une série de tubes-capturs associés à des outils biomoléculaires (*metabarcoding*) pour la détection des micromammifères. De plus, nous avons utilisé des pièges photographiques en complément des tunnels à empreintes pour inventorier les petits et méso-carnivores. Les tubes-capturs ont abouti à un taux global de captage de 24% et la méthode a permis d'identifier un total de 15 taxons (composés de 14 espèces et du genre *Talpa* sp.) dont le plus petit mammifère terrestre, le pachyure étrusque (*Suncus etruscus*). Nous avons confirmé un effet du type de capteur sur le succès de détection d'espèces. Le modèle de tube-capteur R50, appâté avec de la farine carnée, a démontré l'une des meilleures performances en nombre d'espèces recensées. En combinant une série de tubes-capturs de poils R50 et le piégeage photographique, nous avons un bon compromis pour assurer une efficacité des détections des mammifères des garrigues, des plus petits aux spécimens de taille moyenne. Le succès de captage était aussi performant dans les milieux fermés que dans les zones ouvertes à semi-ouvertes. Enfin, nous avons montré une forte similitude entre les taxons détectés dans les garrigues aménagées et non aménagées, suggérant que les initiatives de restauration des milieux pour le petit gibier n'ont pas d'influence sur la composition qualitative des peuplements de petits mammifères.

**Mots-clés.** — inventaire, capteurs d'indices de présence, *metabarcoding*, petits mammifères terrestres, garrigues.

*Dans ce chapitre, nous présenterons seulement les hypothèses de travail et les démarches d'analyses envisagées sur les données. La méthode d'échantillonnage, les matériels utilisés ainsi que la procédure opérationnelle sont présentés en détail dans la section B du chapitre Terrain d'étude et méthodes (Chapitre I.B.5.2).*

### ❖ Synthèse du protocole

Les inventaires se sont étalés sur une période de deux ans, couvrant les années 2021 et 2022. Chaque année, nous avons organisé des campagnes d'échantillonnage d'une durée de deux semaines chacune, réparties sur les saisons du printemps voire début de l'été et de l'automne. Ces campagnes se sont déroulées simultanément dans deux stations d'un hectare, à la fois dans la zone aménagée et la zone non aménagée de chaque site, incluant un relevé intermédiaire au terme d'une semaine puis un retrait 14 jours après la pose. Dans chaque station, une série de matériels de détection ciblant les petits mammifères terrestres a été déployée pour un inventaire en ligne, à l'aide (1) de *tubes capteurs de poils* (3 modèles : *MIX40* (n=5), *MU40* (n=5), *R50* (n=5)) ciblant les Rongeurs et les Soricomorphes ; (2) de *tubes capteurs de fèces* (*TF*, n=15) pour la détection des Soricomorphes ; (3) de *tunnels à empreintes avec capteurs de poils* (*TE*, n=5) pour la détection des petits et méso carnivores et quelques grands micromammifères. Dans ces dispositifs, des *pièges photographiques* (*SG*, n=2) ont été utilisés en complément pour maximiser la détection des méso carnivores des garrigues.

### ❖ Les objectifs et les hypothèses de travail

L'objectif de cette étude était double. Il était question de proposer une méthode légère et généralisable destinée à l'inventaire des peuplements de petits mammifères dans les habitats de garrigues, puis d'examiner de façon comparative la composition taxonomique des peuplements de micromammifères, des petits et méso carnivores en zone aménagée et zone non aménagée dans trois sites du Sud-Est de la France. Les petits mammifères sont de bons indicateurs des milieux perturbés. C'est pourquoi, il était question de vérifier si l'aménagement des milieux pouvait agir comme un facteur de diversité des peuplements de petits mammifères terrestres dans les garrigues.

### 3.1. Synthèse de connaissances

#### 3.1.1. Progrès sur les techniques d'échantillonnage

En raison de leur taille réduite et de leur comportement cryptique, les micromammifères génèrent des complexités de détection et de stratégies d'échantillonnage (Spitz, 1969, Spitz *et al.*, 1974). En région méditerranéenne, ils ont fait l'objet de nombreux travaux visant à comprendre l'écologie, la biogéographie et les traits d'histoire de vie de quelques espèces. Bien que les premiers recensements aient été réalisés exclusivement par analyse du contenu de pelotes de réjection de rapaces nocturnes (*e.g.* Cheylan, 1971 ; Orsini, 1978 ; Orsini et Poitevin, 1984), de nombreuses études ont confirmé que le piégeage pour échantillonner ces populations est bien plus informatif (*e.g.* Saint-Girons et Spitz, 1966 ; Treussier, 1975 ; Orsini, 1981 ; Gurnell et Flowerdew, 1990). Cette approche peut fournir des renseignements sur l'organisation spatiale des espèces (Cassaing et Croset, 1985 ; Jamon, 1985 ; Benhamou et Jamon, 1988), faciliter l'acquisition de connaissances sur divers descripteurs écophysiologiques au niveau des micro-habitats de chaque espèce ou fournir des éléments sur les dynamiques des populations à l'échelle du paysage (Treussier, 1977 ; Benhamou, 1986 ; Orsini, 1990). Les techniques de piégeage les plus communes sont développées pour l'échantillonnage en lignes dirigées (Spitz, 1969), ou en quadrats (Jamon, 1986). Les pièges tuants à ressort (*snap trap*) ont rapidement été remplacés par des cages-pièges moins vulnérants — des cages-pièges grillagés à bascule non tuant de type *Sherman* ou son équivalent le piège boîte INRA avec dortoir (Aubry, 1950 ; Le Quilliec et Croci, 2006) — pour faciliter la capture non létale de spécimens en nature. Indubitablement, la capture des animaux suscite des considérations éthiques, en particulier lorsqu'il concerne des espèces rares ou vulnérables, voire objets de mesures de conservation.

Bien qu'ils soient de plus grandes tailles, les petits et méso carnivores sont aussi insaisissables que les micromammifères, à la différence qu'ils occupent un plus vaste domaine vital, qui peut atteindre plusieurs centaines d'hectares (Bonjean et Jemin, 2017). Pour ces espèces, la présence des micromammifères dans l'habitat est un critère de répartition. Par exemple, des études ont montré que la Genette commune se nourrissait d'au moins 50 % de micromammifères (Léger et Ruetter, 2010 ; Souret et Riols, 2018), en particulier d'*Apodemus sylvaticus* et de *Crossidura russula*.

Ces dernières années ont été développées des techniques non invasives destinées notamment à l'inventaire des espèces cryptiques (McCallum, 2013). De nombreuses études ont souligné les performances du piégeage photographique pour la biosurveillance des petits et méso carnivores (Sarmiento *et al.*, 2011 ; Monterroso, Alves, and Ferreras, 2014 ; Ferreras *et al.*, 2017). Son utilisation dans les études à des fins de conservation a connu une croissance exponentielle au cours des dernières décennies car la méthode est peu encombrante, discrète et peu coûteuse, puis facilite la détection d'espèces discrètes où d'autres techniques d'inventaire peuvent paraître moins performantes. Le nombre d'études consacrées à son évaluation a également augmenté, en comparaison avec d'autres méthodes d'échantillonnages à partir d'indices biologiques (*e.g.* Bull *et al.*, 1992 ; Capt *et al.*, 2014 ; Marchesi *et al.*, 2004 ; Mos et Hofmeester, 2020).

À partir des années 1990, les avancées en biologie moléculaire et en bio-informatique ont conduit les écologues à utiliser l'ADN pour développer des techniques d'inventaires faunistiques dans des environnements spécifiques (*e.g.* Palomares *et al.*, 2002 ; Lukacs and Burnham, 2005 ; GREGE *et al.*, 2019 ; Mena *et al.*, 2021), clarifier la taxonomie et la phylogénie de certaines espèces génétiquement proches (Nicolas *et al.*, 2021) ou détecter des espèces cryptiques (*e.g.* Waits et Paetkau, 2005 ; Reiners *et al.*, 2011 ; Lim *et al.*, 2021). Ces méthodes sont aussi utilisées pour l'étude de régimes alimentaires d'espèces de mammifères à enjeu de conservation, en se basant sur l'analyse du contenu génétique de leurs fèces (Kohn *et al.*, 1999 ; Dalen *et al.*, 2004 ; Gillet *et al.*, 2015).

Les avancées récentes dans le domaine des techniques moléculaires et du génotypage offrent de nouvelles opportunités pour développer des méthodes d'échantillonnage non invasives à grande échelle (Waits et Paetkau, 2005 ; Harris et Nicol, 2010 ; Oddy *et al.*, 2018). Le développement des technologies de séquençage à haut débit (*metabarcoding*) a considérablement facilité la production de millions de séquences d'ADN à partir d'échantillons individuels (Hebert *et al.*, 2003a). Cette capacité à traiter un grand nombre de données permet désormais une analyse fiable, rapide et économique des identités des êtres vivants à haute résolution taxonomique, marquant ainsi l'avènement d'une nouvelle génération de technologies de séquençage, largement accessibles pour l'étude de la biodiversité (Brandt, 2020). Dans ce cadre, les recherches sur les techniques d'inventaires des mammifères ont

rapidement convergé vers le développement et l'usage de nouvelles méthodes d'échantillonnage non invasives, incluant l'identification des spécimens par voie génétique (Fournier-Chambrillon, *et al.*, 2019). Cette approche vise à faciliter la détection d'une large gamme d'espèces ciblées en milieu naturel et à surmonter les limitations méthodologiques des techniques d'échantillonnage traditionnelles.

La détermination taxonomique des petits mammifères terrestres (*i.e.* les micromammifères, les petits et méso carnivores) par *metabarcoding* est récente et reste confinée à des études expérimentales. Ces techniques, reconnues pour leur efficacité, permettent d'acquérir des informations sur la répartition des espèces, de quantifier la diversité spécifique et même d'évaluer l'abondance des espèces dans les écosystèmes (*e.g.* Palomares *et al.*, 2002 ; Dalen *et al.*, 2004 ; Lukacs and Burnham, 2005 ; Ruiz-González *et al.*, 2008). Cependant, l'optimisation du succès de détection et l'évaluation itérative des performances méthodologiques successives, pour garantir une identification précise des taxons grâce à la génétique est nécessaire (Waits et Paetkau, 2005). D'ailleurs, le développement de nouvelles méthodes de détection non invasives et des protocoles associés revêt une importance pour soutenir les progrès dans le domaine du scientifique et de la conservation des espèces (*e.g.* Beja-Pereira, 2009 ; Harper *et al.*, 2019 ; Mena *et al.*, 2021 ; Lavin, 2022).

À l'heure actuelle, il n'existe pas de méthodes d'échantillonnage « clés en main » pour garantir des inventaires faunistiques exhaustifs et complets des peuplements de petits mammifères terrestres. En conséquence, le succès d'une méthode standardisée repose sur retranscription fidèle des performances d'échantillonnage des peuplements ciblés. Il demeure également nécessaire de continuer à développer des techniques d'échantillonnage indirectes des espèces difficiles à contacter. Cela nécessite de poursuivre les améliorations techniques dans les traitements bio-informatiques successifs des analyses moléculaires par *metabarcoding* (Broquet et Petit, 2004 ; Beja-Pereira, 2009 ; Reiners *et al.*, 2011 ; Brandt, 2020).

### 3.1.2. Connaissance actuelle des peuplements méditerranéens

Bien moins exhaustives que la base de données rapportée par Poitevin et Quéré (2018), les informations bibliographiques recueillies pour cette étude répertorient 20 espèces de micromammifères détectés à proximité des sites enquêtés (Tableau 9). Ces informations

proviennent de l'analyse experte d'un ensemble de pelotes de réjection de rapaces nocturnes, principalement d'Effraie des clochers (*Tyto alba*) (base de données INRA – CNRS – SFPEM).

Tableau 9. – Synthèse des espèces de micromammifères (Rongeurs, Soricomorphes) susceptibles d'être détectées dans les sites d'étude. Ces données d'occurrence sont issues de pelotes de réjection de rapaces dans la région méditerranéenne française dans un rayon de 50 km autour de chaque site d'étude.

Espèces	Bourg-Saint-Andéol	Lançon-Provence	Montpeyroux	TOTAL
<i>Crocidura russula</i>	4	13	7	24
<i>Crocidura gueldenstaedtii</i>	0	12	1	13
<i>Suscus etruscus</i>	2	10	4	16
<i>Neomys fodiens</i>	0	2	0	2
<i>Sorex coronatus</i>	1	0	0	1
<i>Sorex minutus</i>	0	1	0	1
<i>Talpa</i> sp.	0	1	1	2
<i>Eliomys quercinus</i>	1	1	3	5
<i>Glis glis</i>	1	0	0	1
<i>Arvicola sapidus</i>	0	6	0	6
<i>Chionomys nivalis</i>	2	1	0	3
<i>Microtus agrestis</i>	3	8	4	15
<i>Microtus arvalis</i>	2	12	6	20
<i>Clethrionomys glareolus</i>	1	0	2	3
<i>Apodemus sylvaticus</i>	4	12	7	23
<i>Micromys minutus</i>	1	4	0	5
<i>Mus musculus</i>	3	11	5	19
<i>Mus spretus</i>	0	0	1	1
<i>Rattus norvegicus</i>	1	1	0	2
<i>Rattus rattus</i>	2	3	1	6
<b>TOTAL ESPECES</b>	<b>14</b>	<b>16</b>	<b>12</b>	

Cependant, il n'est pas possible de rattacher ces données exclusivement aux habitats de garrigues car les rapaces nocturnes explorent un large éventail d'habitats (Bunn *et al.*, 2010 ; Poitevin et Quéré, 2018) et réalisent des déplacements migratoires sur de longues distances.

## 3.1.3. Effet des activités humaines sur la qualité de l'habitat des micromammifères.

Les conséquences des actions de gestion des milieux sur les populations des micromammifères, en particulier dans les contextes agricoles, demeurent peu étudiées. Dans les environnements méditerranéens, où les perturbations d'origine humaine sont fréquentes et varient en intensité, les petits mammifères sont exposés à des contraintes de disponibilité d'habitats accueillants, c'est-à-dire à des habitats susceptibles de fournir à la fois un couvert de protection et des ressources alimentaires suffisantes (Mazurkiewicz, 1991). Par exemple, des recherches ont montré que la répartition spatiale des micromammifères, qu'ils évoluent dans des habitats naturels ou perturbés, est étroitement liée à la structure du couvert végétal (Prodon *et al.*, 1987 ; Fons *et al.*, 1988 ; Torre, 2004). Le maintien d'une importante richesse taxonomique de micromammifères dans un habitat donné dépend également de l'agencement spatial dans le paysage des micro-habitats, qui offrent à la fois nourriture et couvert protecteur contre les prédateurs (Lin et Batzli, 2001). Ainsi, leur présence est surtout dépendante d'une combinaison de facteurs de sélection de l'habitat, liés à un gradient de hauteur de strate et de volume de la végétation herbacée, sensiblement responsable de l'exposition à la prédation (Díaz 1992 ; Lagos *et al.*, 1995). De récents travaux ont montré que la diversité, l'abondance et la stabilité des communautés de micromammifères réagissaient négativement aux végétations mûres arborées sans couvert intermédiaire (Torre *et al.*, 2022). Les actions de gestion des milieux fermés homogènes par réouverture (incendie, gyrobroyage, pâturage extensif, etc.) peuvent donc répondre aux attentes des micromammifères en restaurant des espaces plus ouverts, dans lesquels les conditions de survie peuvent être meilleures. Dans leur étude, Torre et Diaz (2004) montrent que la présence de taches permanentes d'arbustes couplées aux couverts végétaux herbacés dans les habitats hétérogènes permettrait aux micromammifères de sélectionner des refuges stables dans le temps. En général, il est montré que ces communautés se rétablissent rapidement après une perturbation de l'habitat, aux dépens de colonisations locales successives et d'extinctions de différentes espèces, notamment prédatrices (*i.e.* les petits et méso carnivores terrestres et les rapaces), qui résultent étroitement des changements progressifs de la structure de la végétation (Prodon *et al.*, 1987 ; Fons *et al.*, 1996).

## 3.2. Matériels et méthodes

### 3.2.1. Les données

Le jeu de données offre une traçabilité complète du processus de l'inventaire, depuis la mise en place des capteurs dans la garrigue jusqu'à l'identification des échantillons biologiques collectés. Il contient des informations détaillées sur la caractérisation de l'habitat et de l'environnement à proximité de chaque capteur posé, de la localisation (points GPS, identifiant de la station d'échantillonnage) ainsi que des informations individuelles de contrôle, telles que le fonctionnement des capteurs et la collecte des prélèvements lors des relevés successifs.

Pour chaque station et chaque tube-capteur ou tunnel posé ont été notés :

- Le code identifiant du matériel.
- L'identifiant de la station de pose.
- La date et le type de relevé (pose, contrôle ou contrôle-retrait).
- La configuration locale de la pose dans l'environnement (selon 10 typologies).
- L'état général du tube-capteur et la collecte ou non d'indices au premier relevé à 7 jours et au second relevé à 14 jours.
- Pour les tunnels, les espèces identifiées par les empreintes au premier relevé à 7 jours et au second relevé à 14 jours.

Les espèces identifiées par analyse génétique de fèces ou de poils sont disponibles par station et par typologie de capteur. Pour les pièges photographiques, une série de clichés successifs d'un même animal sur un bloc d'une minute à un horaire donné a été considérée comme une seule et même observation. Pour chaque observation, ont été notés et saisis, la date et l'horaire du premier cliché, l'espèce, le nombre total de prises de vue, le nombre d'individus différents observés en même temps. En ce qui concerne les tunnels à empreintes, nous avons suivi les recommandations du GREGE pour maintenir leur efficacité opérationnelle entre chaque relevé, en prenant en compte les critères définis par Ferrand (2019). À cet effet, nous avons évalué par comparaison l'état hygrométrique des feutrine des  $TE(t)$ <sup>19</sup> lors des contrôles, en respectant les normes spécifiées. Nous avons examiné la teneur en eau des

---

<sup>19</sup>  $TE(t)$  indique qu'une partie des données provient de l'expertise de traces récupérées dans les tunnels à empreintes.

feutrine de chaque  $TE(t)$ <sup>20</sup> déployé pour chaque classe d'appréciation de fonctionnalité : Sèche (s), Pré-Saturée (PS), Saturée (S) et Hyper-Saturée (HS), lors de chaque relevé (Figure 41) Cette analyse nous a permis de vérifier l'impact des évènements météorologiques et d'anticiper les risques de sécheresse sur le bon fonctionnement des capteurs d'empreintes.

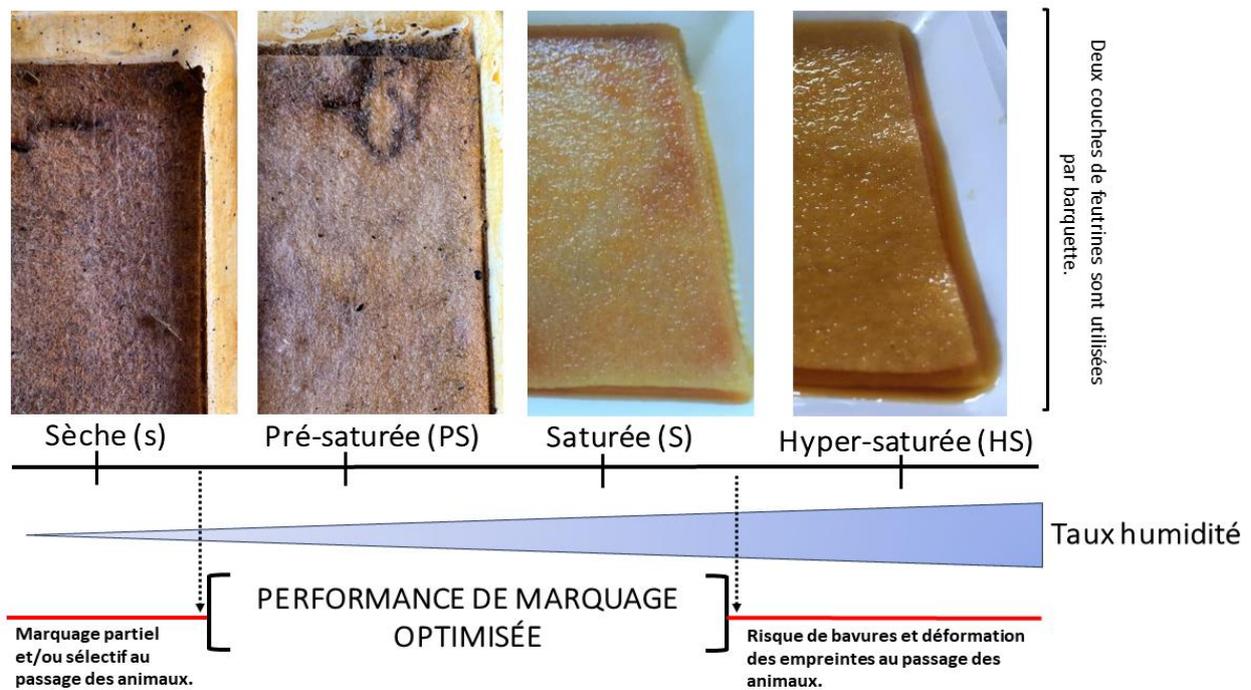


Figure 41. – Indicateurs d'appréciation visuelle du gradient de saturation hydrique des feutrines d'encre (PEG) des tunnels à empreintes. Chaque barquette était composée de deux feutrines agrafées l'une sur l'autre et disposées dans une barquette plastique (L : 20 cm \* l : 8 cm) dans laquelle était versée 76 ml de solution d'encre. Ensuite, une dilution était adaptée au seuil visuel de saturation hydrique souhaité, en fonction des objectifs de l'étude.

### 3.2.2. Les analyses de données

L'analyse des données a été subdivisée en trois volets distincts et complémentaires. Tout d'abord, nous avons évalué la méthode qui repose sur la détermination des indices de présence à l'aide d'analyses génétiques. Cette approche englobe l'ensemble des échantillons de poils et de fèces collectés dans les tubes capteurs, y compris ceux obtenus dans les tunnels à

<sup>20</sup>  $TE(t)$  indique qu'une partie des données provient de l'expertise de traces récupérées dans les tunnels à empreintes.

empreintes  $TE(f+p)$ <sup>21</sup>. Ensuite, nous avons procédé à une analyse spécifique des empreintes laissées dans les tunnels à empreintes  $TE(t)$ . Enfin, nous avons examiné les identités des taxons cibles détectés par piégeage photographique. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R v.4.3.0 (R Core Team, 2023).

#### ❖ Tube-capteur de poils et de fèces

Le succès de captage des modèles déployés a été mesuré en décomptant la fréquence de présence d'indices biologiques (fèces, poils) dans chaque capteur lors de chaque relevé. Cet indice est pondéré par le nombre total de capteurs contrôlés pour chaque modèle de matériel *MIX40*, *MU40*, *R50*, *TE(f+p)* et *TF*. Les performances de collecte d'indices de présence ont été comparées par type de capteur selon (i) l'année d'échantillonnage, (ii) la saison (estivale ou automnale), (iii) les types de relevé (7 jours ou 14 jours), (iv) le type de zone (aménagée, non aménagée). Pour ces comparaisons, le test d'indépendance du  $\chi^2$  a été utilisé avec un seuil de 95% ( $P \leq 0,05$ ), à l'exception de la comparaison entre la première et la deuxième semaine de relevé, pour laquelle les échantillons sont appariés. Dans ce cas, le test du  $\chi^2$  de McNemar a été employé.

Les données génétiques ont été utilisées pour examiner les performances de captage taxonomique de la méthode. Les espèces non ciblées : le Chien (*Canis familiaris*), le Sanglier (*Sus scrofa*) et le Lapin de garenne et les hôtes non identifiables, par manque d'ADN dans l'échantillon ou d'une trop faible quantité d'ADN amplifié ont été écartés des analyses car ils ne répondent pas aux objectifs de recherche de cette étude.

Une ANCOVA à un facteur a été utilisée pour déterminer l'effet des modèles de capteur sur le score de richesse spécifique, en tenant compte de la taille de l'échantillon. La même analyse était utilisée pour tester l'effet du lieu de pose. Ce score correspond au nombre d'espèces différentes détectées dans les échantillons par type de tube-capteur. Les conditions de validité des modèles ont été vérifiées i) en testant l'hypothèse de linéarité entre les covariables et la variable réponse ; ii) en vérifiant l'homogénéité des pentes de régression ; iii) en évaluant la normalité des résidus des modèles et l'homogénéité des variances (librairie

---

<sup>21</sup>  $TE(f+p)$  indique qu'une partie des données génétique provient d'une quantité d'indices biologiques (poils, fèces) collectée dans les tunnels à empreintes.

*rstatix*, Kassambara, 2021). Du fait de la non-normalité des résidus du modèle retenu, même après tentatives de transformations (*i.e.* fonction log (+1), racine carrée), les données ont été analysées grâce à un test de permutation de Fisher-Pitman basés sur 10 000 répétitions (bibliothèque *ImPerm*, Wheeler et Torchiano, 2016). Ensuite, des analyses comparatives multiples par paire ont été exécutées pour identifier les modèles de capteurs, puis les lieux de pose qui présentaient des différences statistiquement significatives en termes de score de richesse spécifique (bibliothèque *emmeans*, Lenth *et al.*, 2020). Pour contrôler les erreurs de type I, un ajustement de Bonferroni a été appliqué. Les moyennes ajustées estimées pour chaque groupe ont été ensuite représentées graphiquement.

#### ❖ Les tunnels à empreintes

Des diagrammes en secteurs ont été tracés avec la bibliothèque « *ggplot2* » pour évaluer la répartition des notes d'appréciations de fonctionnalité des feutrine à encre des tunnels à empreintes, en fonction de la saisonnalité et de l'année.

#### ❖ Les pièges photographiques

Sur l'ensemble des acquisitions, nous avons calculé un indice d'activité, basé sur le nombre de bloc d'une minute pendant laquelle un taxon cible (suivant la résolution d'attribution) est apparu une ou plusieurs fois. Les valeurs numériques totalisant l'activité de chaque taxon cible ont été comparées entre les zones dans chaque site, puis entre les zones parmi tous les sites.

### 3.3. Résultats

#### 3.3.1. Évaluation des matériels de détection de poils et fèces

Six campagnes d'échantillonnage ont été menées en 2021 et en 2022 pour collecter des poils et des fèces d'animaux. Au total soixante-douze stations ont été soumises à l'échantillonnage dans les zones de garrigues aménagées et non aménagées, dans lesquelles 2517 capteurs (*MU40*, *MIX40*, *R50*, *TF* et *TE(f+p)*) ont été déployés, générant 5 023 relevés de capteurs pour un effort de 35 280 nuits-pièges. Un total de 1 207 échantillons de poils et de fèces de petits mammifères terrestres ont été prélevés sur les capteurs : trente-neuf échantillons n'ont pas pu être taxonomiquement attribués ou appartiennent à des espèces non-cibles et cinq ont été égarés lors des envois postaux. Le jeu de données final, résumant les

résultats génétiques, comprend donc 988 échantillons rassemblés en 173 pools d'échantillons par type de capteur, zone et site.

### 3.3.1.1. Succès de captage interannuels

Ce taux de captage des matériels proche de 24% les deux années, suggère que la performance de la méthode est constante d'une année sur l'autre (Figure 42 ;  $\chi^2 = 0.37$  ;  $p = 0.53$ ). Cependant, des variations significatives ont été détectées pour trois modèles de capteurs utilisés, avec un succès de captage supérieur en 2021 pour le modèle R50, en 2022, pour les modèles MU40 et TE(f+p).

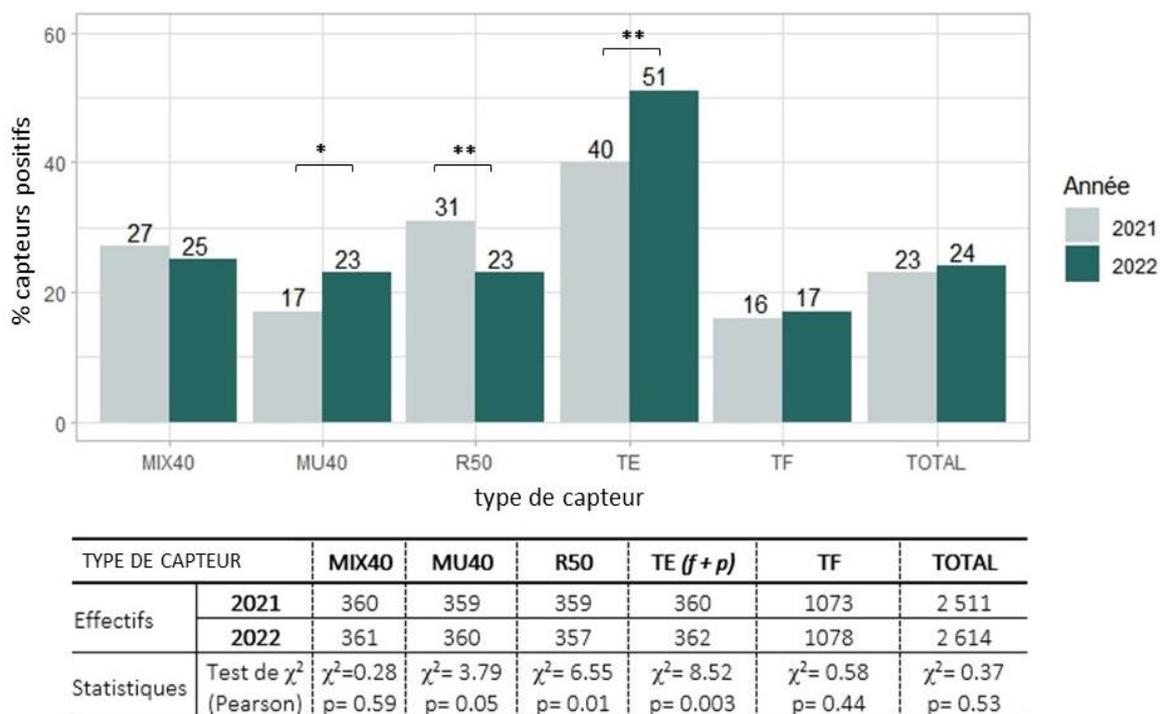
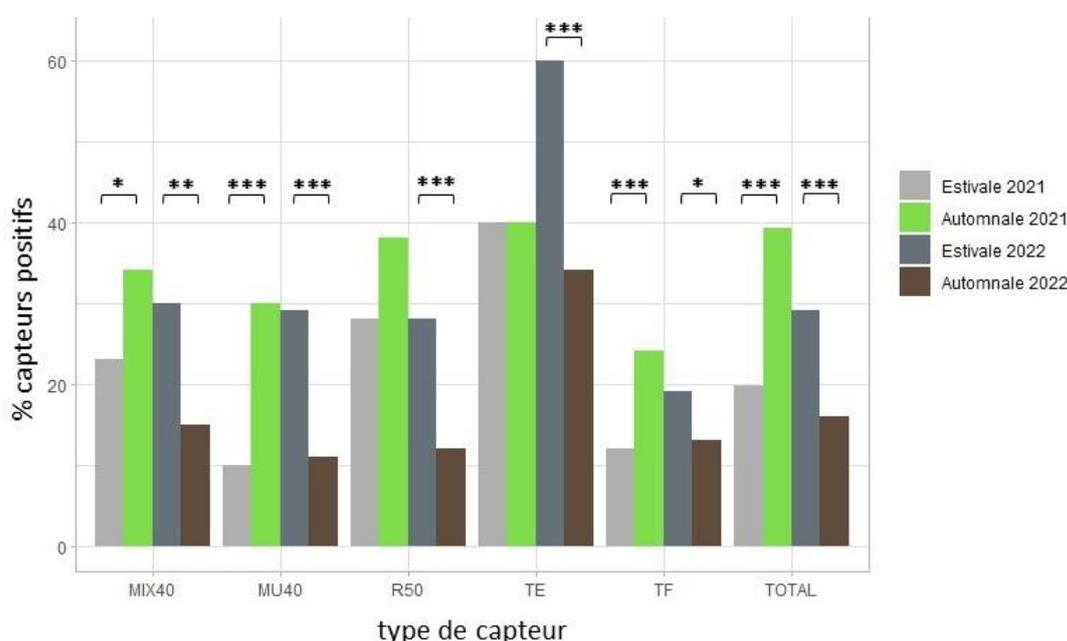


Figure 42. — Succès de captage dans les différents modèles de capteurs utilisés au cours des deux années d'échantillonnage dans trois garrigues du sud de la France. Les résultats de  $\chi^2$  de Pearson significatifs sont présentés sous la forme d'astérisque(s) : \*  $p \leq 0.05$ . \*\*  $p \leq 0.01$ . Le nombre de matériels relevés (effectifs) par type de capteurs et les comparaisons de  $\chi^2$  associées au pourcentage de capteurs positifs sont présentés.

### 3.3.1.2. Succès de captage saisonnier

La première période (printemps-été) s'est déroulée du 25 mai 2021 au 17 juin 2021, puis du 12 avril 2022 au 19 mai 2022, peu de temps avant les fortes chaleurs estivales et au début

de la période d'activité sexuelle d'une majorité des espèces de petits mammifères ciblées. La seconde phase (automne) s'est déroulée du 19 octobre 2021 au 05 novembre 2021, ainsi que du 20 octobre 2022 au 04 novembre 2022, immédiatement après l'émancipation des jeunes. En 2021, nous constatons une meilleure performance en automne pour tous les matériels de captage (Figure 43 ;  $\chi^2= 35.05$  ;  $p < 0.001$ ), à l'exception des *TE(t+f)* et des *R50*, tandis qu'en 2022, ce succès est plus important pendant la période estivale tous matériels confondus (Figure 43 ;  $\chi^2= 55.16$  ;  $p < 0.001$ ).

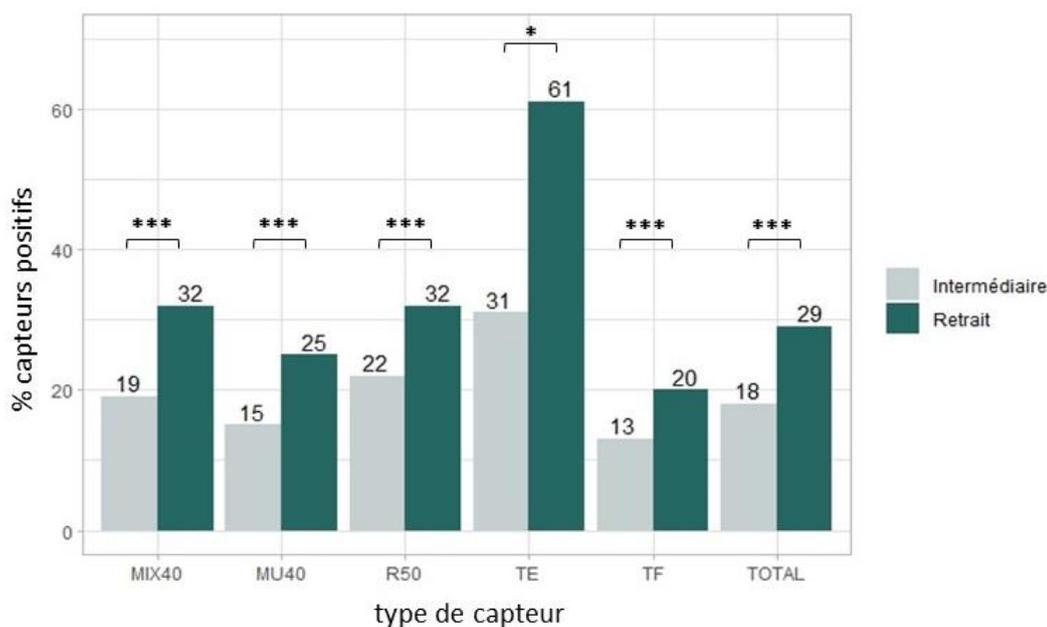


TYPE DE CAPTEUR		MIX40	MU40	R50	TE(f+p)	TF	TOTAL
Effectifs	Période estivale 2021	240	239	239	240	713	1671
	Période automnale 2021	120	120	120	120	360	840
	Période estivale 2022	239	240	239	240	720	1678
	Période automnale 2022	122	120	118	122	358	840
Statistiques	Test de $\chi^2$ saisons 2021 (Pearson)	$\chi^2= 4.61$ $p = 0.03$	$\chi^2= 21.45$ $p < 0.001$	$\chi^2= 2.62$ $p = 0.10$	$\chi^2= 0$ $p = 1$	$\chi^2= 23.64$ $p < 0,001$	$\chi^2= 35.05$ $p < 0.001$
	Test de $\chi^2$ saisons 2022 (Pearson)	$\chi^2= 8.93$ $p = 0.002$	$\chi^2= 13.59$ $p < 0.001$	$\chi^2= 10.87$ $p < 0.001$	$\chi^2= 22.21$ $p < 0.001$	$\chi^2= 4.92$ $p = 0,02$	$\chi^2= 55.16$ $p < 0.001$

Figure 43. — Succès de captage dans les différents modèles de capteurs utilisés entre les saisons (estivale *versus* automnale) par année. Les résultats de  $\chi^2$  de Pearson significatifs sont présentés sous la forme d'astérisque(s) : \*\*\*  $p \leq 0.001$ . \*\*  $p \leq 0.01$  \*  $p \leq 0.05$ . Le nombre d'unité de tubes capteurs relevés (effectifs) par type de capteur et les comparaisons de  $\chi^2$  associées au pourcentage de capteurs positifs sont présentés.

3.3.1.3. Succès de captage entre les relevés

Soixante-douze stations ont été sondées pendant deux semaines, avec un relevé intermédiaire effectué à une semaine après la pose, puis un second lors du retrait à 14 jours. Les résultats suggèrent que l'intégralité des modèles de capteurs sont significativement plus fréquentés au cours de la deuxième semaine (Figure 44 ;  $\chi^2 = 802.61$  ;  $p < 0.001$ ).



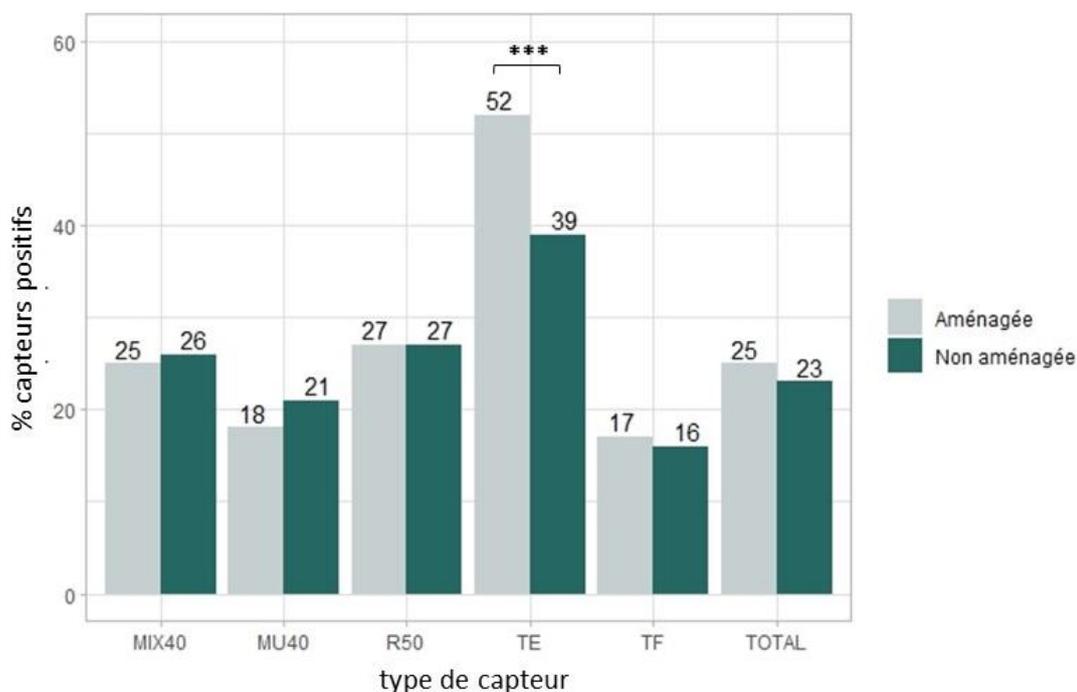
TYPE DE CAPTEUR		MIX40	MU40	R50	TE( <i>f+p</i> )	TF	TOTAL
Effectifs	relevés intermédiaires	360	360	358	361	1073	2565
	retraits	361	359	358	361	1078	2560
Statistiques	Test de $\chi^2$ (McNemar)	$\chi^2 = 99.28$ $p < 0.001$	$\chi^2 = 145.79$ $p < 0.001$	$\chi^2 = 83.52$ $p < 0.001$	$\chi^2 = 3.54$ $p = 0.05$	$\chi^2 = 512.45$ $p < 0.001$	$\chi^2 = 802.61$ $p < 0.001$

Figure 44. — Comparaisons du succès de captage après une semaine de pose (intermédiaire, n= 7 jours), et deux semaines après la pose (retrait, n= 14 jours) dans les différents modèles de capteurs dans les garrigues. Les résultats de  $\chi^2$  de McNemar significatifs sont présentés sous la forme d'astérisque(s) : \*\*\*  $p \leq 0.001$ . \*\*  $p \leq 0.01$ . \*  $p \leq 0.05$ . Le nombre d'unité de tubes-capteurs relevés (effectifs) par type de capteurs et les comparaisons de  $\chi^2$  associées au pourcentage de capteurs positifs sont présentés.

3.3.1.4. Succès de captage dans les zones aménagées et non aménagées

Pour tous les types de capteurs, excepté les *TE(f+p)*, les quantités d'échantillons collectées étaient sensiblement les mêmes dans les zones aménagées (milieux ouverts) et dans les zones

non aménagées (milieux fermés). En revanche, les capteurs  $TE(f+p)$  ont été significativement plus efficaces dans les zones aménagées, enregistrant 13,5 % d'échantillons biologiques supplémentaires (poils, fèces) par rapport aux zones non aménagées (Figure 45 ;  $\chi^2 = 12.36$  ;  $p < 0.001$ ).



TYPE DE CAPTEUR		MIX40	MU40	R50	TE(f+p)	TF	TOTAL
Effectifs	Zones aménagées:	359	359	358	362	1077	2563
	Zones non aménagées:	362	360	358	360	1074	2562
Statistiques	Test de $\chi^2$ (Pearson)	$\chi^2 = 0.01$ $p = 0.91$	$\chi^2 = 0.67$ $p = 0.40$	$\chi^2 = 0$ $p = 1$	$\chi^2 = 12.36$ $p < 0.001$	$\chi^2 = 0.30$ $p = 0.58$	$\chi^2 = 2.56$ $p = 0.10$

Figure 45. — Comparaisons du succès de captage d'indices biologiques (poils, fèces) collectées dans les zones aménagées et les zones non aménagées. L'astérisque indique que le taux de capteurs positifs est significativement plus élevé au seuil de 1%. Le nombre d'unité de tubes capteurs relevés (effectifs) par type de capteurs et les comparaisons de  $\chi^2$  associées au pourcentage de capteurs positifs sont présentés.

### 3.3.1.5. Espèces identifiées par *metabarcoding* par type de capteur

Les résultats génétiques ont mis en évidence la présence de 11 taxons (9 espèces, 2 genres) de petits mammifères dans les habitats de garrigues (Tableau 10). La forte proximité génétique entre les espèces Taupe d'Aquitaine (*Talpa aquitania*) et Taupe Européenne (*Talpa europea*) a

limité la détermination spécifique au genre *Talpa* sp. Nous avons rencontré le même problème pour distinguer le chat sauvage d'Europe (*Felis silvestris silvestris*) et le chat domestique (*Felis catus*). Les résultats indiquent que le Mulot sylvestre et la souris d'Afrique du Nord ont été détectés dans l'ensemble des modèles de capteurs (Tableau 10).

Globalement, les données génétiques démontrent que le modèle *TF* a détecté trois espèces, tandis que les échantillons collectés dans les tubes capteurs *R50* ont révélé la présence de sept espèces et deux genres. Les tubes capteurs *MIX40*, *MU40* et *TE(f+p)* ont quant à eux permis la détection de cinq espèces. Le rat noir (*Rattus rattus*) n'apparaît que dans les échantillons des *TE(f+p)* et les espèces blaireau eurasiens, belette d'Europe et fouine proviennent exclusivement des échantillons collectés par le tube capteur *R50* (Tableau 10). Ces dernières n'ont pas visité les tubes-capteurs, mais ont probablement laissé leur empreinte génétique de manière différente, peut-être par reniflement ou de traces d'urines.

Tableau 10. — Taxons identifiés par analyse génétique avec cinq modèles de capteurs d'indices de présence ciblant les petits mammifères dans les garrigues. Un symbole + indique la détection de l'espèce, à partir des analyses génétiques des indices. Les taxons en gras n'ont pas permis une détermination à l'espèce.

Taxons	MIX40	MU40	R50	TE(f+p)	TF
<i>Apodemus sylvaticus</i>	+	+	+	+	+
<i>Mus musculus</i>		+	+		
<i>Mus spretus</i>	+	+	+	+	+
<i>Rattus rattus</i>				+	
<i>Crocidura russula</i>		+	+		+
<i>Suncus etruscus</i>	+		+		
<b><i>Talpa</i> sp.</b>	+	+			
<b><i>Felis</i> sp.</b>	+		+		
<i>Martes foina</i>			+		
<i>Mustela nivalis</i>			+		
<i>Meles meles</i>			+		

L'effet du modèle de capteur sur les performances de détection des espèces de petits mammifères en garrigues, en tenant compte du succès de captage (taille d'échantillon) est démontré (ANCOVA,  $F(1,39) = 9.69$ ,  $p = 0.003$ ). Les scores de richesse spécifique moyens

détectés par les capteurs tubes *MIX40* ( $3,13 \pm 0,29$  espèces), et *MU40* ( $2,98 \pm 0,30$  espèces), respectivement, étaient significativement supérieurs à celui du modèle *TE(f+p)* ( $1,60 \pm 0,31$  espèces),  $p = 0.01$ ,  $p = 0.04$ , respectivement). Par ailleurs, des différences significatives ont été relevées entre les modèles de captage *R50* ( $4,01 \pm 0,31$  espèces) et *TE(f+p)* ( $1,60 \pm 0,31$  espèces),  $p < 0.001$ ), puis entre les modèles *R50* ( $4,01 \pm 0,31$  espèces) et *TF* ( $2,36 \pm 0,28$  espèces),  $p < 0.001$  (Figure 46).

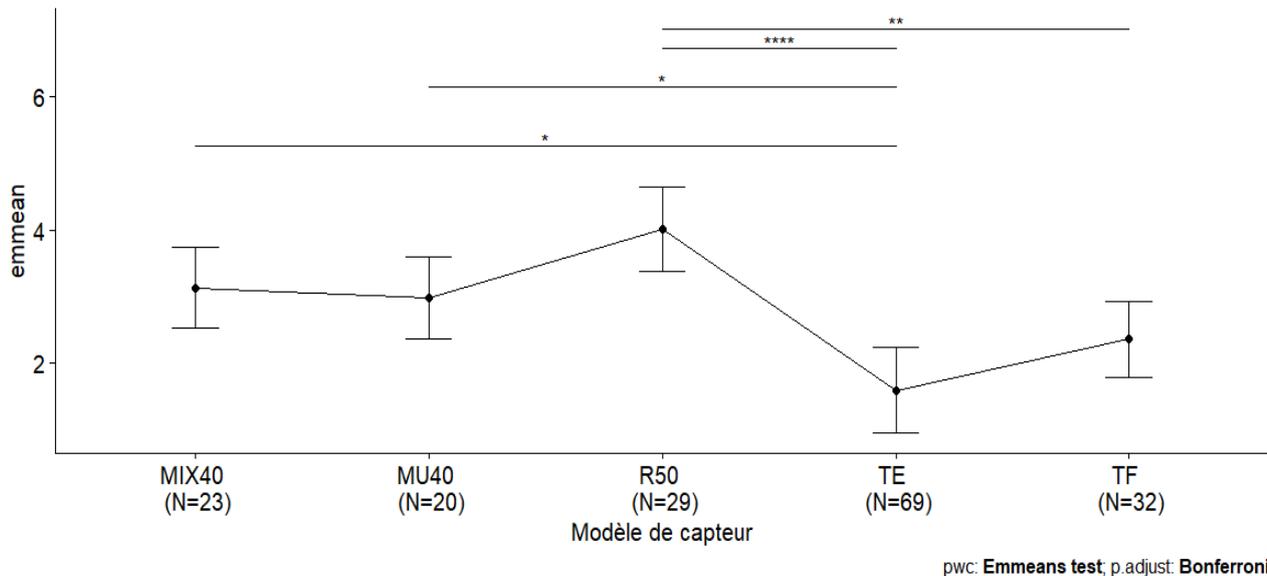


Figure 46. — Richesse spécifique moyenne (moyenne  $\pm$  écart-type) par modèle de capteur en tenant compte de la taille des échantillons (N=173). Les analyses post-hoc de comparaisons multiples ont été effectuées avec un ajustement de Bonferroni. Les résultats significatifs sont présentés sous la forme d'astérisque(s) : \*\*\*\*  $p < 0.0001$  \*\*\*  $p \leq 0.001$  \*\*  $p \leq 0.01$  \*  $p \leq 0.05$ .

La liste des taxons détectés, partitionnés dans les pools d'échantillons collectés par type de capteur varie considérablement, avec une taille d'échantillons parfois trop faible pour espérer des comparaisons interspécifiques objectives (Figure 47). Nous relevons que chaque capteur présente ses propres spécificités de détection, parfois en rapportant le captage exclusif de taxons, en particulier les méso carnivores des garrigues, ou par complétude de détection d'un cortège de micromammifères répertorié dans un à cinq matériels de captage différents (Figure 47).

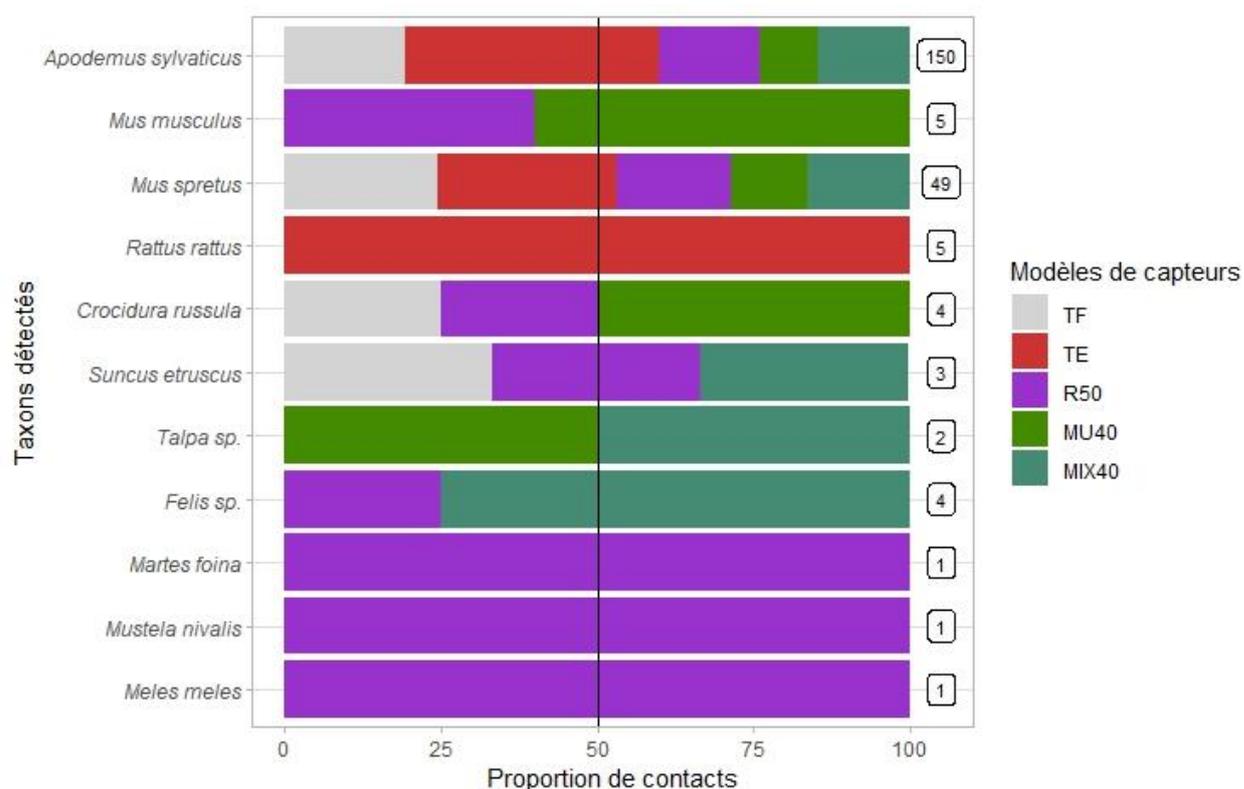


Figure 47. — Proportions de contacts par taxon dans les échantillons collectés dans les garrigues françaises par modèle de capteurs. Les taxons présentés sont issus exclusivement des analyses génétiques et proviennent de 173 pools d'échantillons. Le nombre total de pools fait référence à la somme des pools dans lesquels au moins une attribution taxonomique à partir d'une ou plusieurs séquence amplifiée est proposée par les analyses génétiques. Les étiquettes indiquent le nombre de fois que le taxon a été détecté dans les échantillons.

### 3.3.1.6. Effets des emplacements de pose

Les données indiquent que les capteurs ont été plus fréquemment déployés dans les types de placettes suivants : sous végétation basse <0,5 m (N=1554), sur des zones rocailleuses (N=1049), ou dans des environnements ouverts de faibles dimensions (N=767) puis dans une moindre mesure, dans des coulées ou dans des passages d'animaux fréquentés (N=606), à proximité de pieds d'arbustes ou d'arbrisseaux (N=332), ou à proximité de lisières (N=204). Les résultats montrent que le succès de captage d'indices biologiques (poils, fèces) varie fortement d'un lieu de pose à l'autre et d'un modèle de capteurs à l'autre (Tableau 11). La part importante de capteurs *TF* déployés en garrigue par rapport aux autres modèles (N = 2149), ne se traduit pas nécessairement par un plus fort succès de détection taxonomique (Tableau 11).

Tableau 11. – Synthèse des performances de détection des petits mammifères (taxons total, n=11) par modèle de capteurs contrôlés dans les garrigues, en fonction des conditions de pose. (+) : Proportion de capteurs contrôlés avec du matériel biologique (poils, fèces) parmi les capteurs déployés ; esp : nombre d'espèces détectées à partir des indices biologiques (fèces, poils) ; N : nombre total de capteurs déployés dans les garrigues. Les données relatives aux espèces *Sus scrofa*, *Oryctolagus cuniculus*, *Canis familiaris* et non identifiables ont été exclues des analyses.

CAPTEURS TUBES	MIX40			MU40			R50			TE(f+p)			TF			TOTAL		
	+	esp	N	+	esp	N												
Amas rocailleux	0,09	4	164	0,08	4	160	0,1	5	177	0,25	1	62	0,06	4	486	0,13	7	1049
Amas rocailleux sous végétation	0,08	3	24	0,03	0	30	0,00	0	20	0,37	2	8	0,20	2	70	0,18	4	152
Bois mort au sol	0,66	2	3	0,25	2	4	0,00	0	2	0,00	0	0	0,25	2	16	0,48	2	25
Contre bâtis anciens	0,00	0	16	0,00	0	6	0,33	4	6	0,18	2	22	0,07	2	94	0,18	4	144
Coulée	0,06	3	64	0,04	3	83	0,12	3	63	0,18	3	212	0,02	2	184	0,25	7	606
Lisière et écotone	0,18	1	32	0,20	2	34	0,10	4	30	0,23	2	30	0,06	2	78	0,19	4	204
Milieux ouverts faibles dimensions	0,14	4	144	0,09	5	134	0,11	4	148	0,41	3	24	0,08	2	317	0,20	8	767
Pieds d'arbustes ou arbusteaux	0,08	2	48	0,08	3	46	0,09	2	44	0,24	2	66	0,04	2	128	0,15	3	332
Proximité points d'eau	0,00	0	2	0,00	0	4	0,00	0	2	0,00	0	0	0,00	0	0	0,00	0	8
Sous buissons denses	0,20	4	24	0,35	0	14	0,32	4	22	0,15	1	32	0,07	2	90	0,51	6	182
Sous végétation basse < 0.5 m	0,17	4	200	0,07	3	204	0,16	6	198	0,18	2	266	0,07	3	686	0,53	8	1554
<b>TOTAL</b>	<b>0,25</b>	<b>5</b>	<b>721</b>	<b>0,19</b>	<b>5</b>	<b>719</b>	<b>0,27</b>	<b>9</b>	<b>712</b>	<b>0,45</b>	<b>3</b>	<b>722</b>	<b>0,16</b>	<b>4</b>	<b>2149</b>	<b>0,24</b>	<b>11</b>	<b>5023</b>

Bien que les  $TE(f+p)$  soient toujours plus visités que les autres modèles, les résultats génétiques montrent qu'ils captent essentiellement les mêmes espèces. En revanche, les modèles  $MIX40$ ,  $MU40$  et  $R50$ , bien moins fréquentés que les  $TE(f+p)$ , ont permis de détecter une plus large gamme d'espèces de petits mammifères terrestres dans les garrigues.

Dans cette étude, nous avons mesuré la richesse spécifique moyenne acquise à partir des échantillons poolés (poils, fèces) en tenant compte des modèles de capteurs sur dix emplacements de pose dans les garrigues (Figure 48). L'analyse de variance révèle une différence hautement significative du score de richesse spécifique entre les types de capteur (ANOVA, score richesse + modèles capteur ;  $F=5,07$  ;  $df=4$   $p=0.002$ ). Cependant, il est montré que l'emplacement de pose quel que soit le modèle de capteur, n'a pas d'effet significatif sur le score moyen d'espèces mesurées, après avoir tenu compte de la taille de l'échantillon (Figure 48 ; ANCOVA,  $F(1,34) = 0,25$ ,  $p = 0.62$ ).

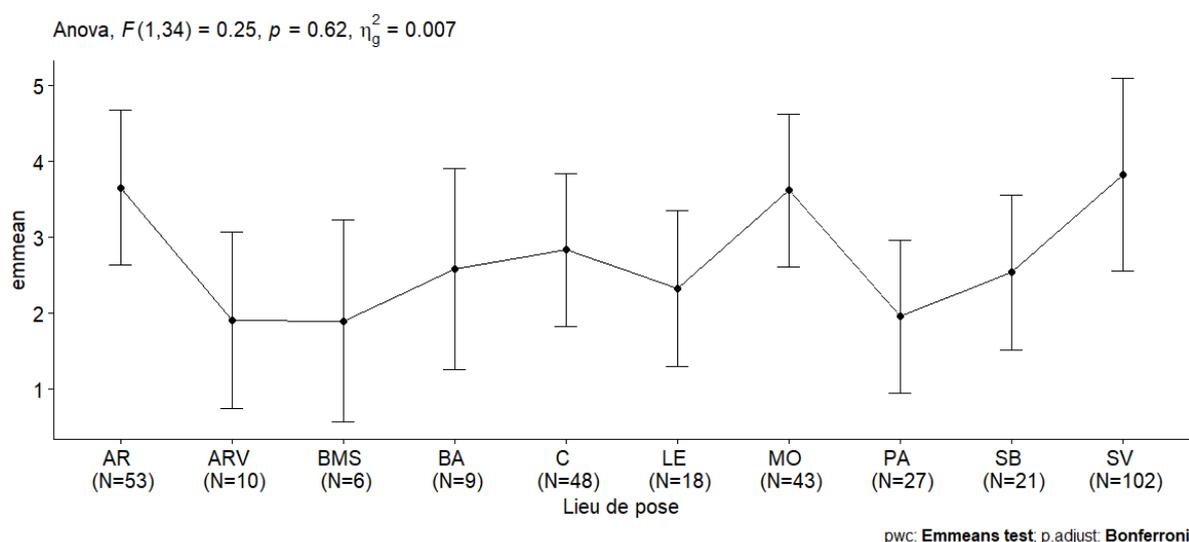


Figure 48. — Richesse spécifique moyenne (moyenne  $\pm$  écart-type) par emplacement de pose des tubes capteurs dans les garrigues, en tenant compte de la taille des échantillons ( $N=173$ ). Nombre (N). AR : Amas rocailloux sous végétation éparse ; ARV : Amas rocailloux sous végétation dense ; BMS : Bois mort au sol ; BA : Contre bâtiments anciens ; C : Coulées ; LE : Lisières et écotones ; MO : Milieux ouverts de faibles dimensions ; PA : Pieds d'arbustes ou arbrisseaux ; SB : Sous buissons denses ; SV : Sous végétation basse  $< 0,5$  m.

Les espèces *Martes foina*, *Meles meles* ou *Mustela nivalis* n'apparaissent qu'une seule fois dans les analyses génétiques (Figure 47). Elles ont été détectées dans un environnement dominé par une végétation basse < 0,5m, sur des éboulis rocailloux ou au pied d'un arbre (Figure), dans une zone non aménagée (Figure 50). En revanche, les résultats génétiques montrent que les deux espèces de micromammifères, *Apodemus sylvaticus* et *Mus spretus*, ont fréquemment marqué les matériels de captage. Elles ont été détectées dans tous les modèles de capteurs (Figure 47), dans un large gradient d'habitats (Figure 49), à la différence que *Mus spretus* est prédominante dans les zones aménagées (Figure 50). En revanche, pour les autres espèces de micromammifères (*M. musculus*, *R. rattus*, *C. russula*, *S. etruscus*, *Talpa sp.*), leur détection était faible dans les échantillons.

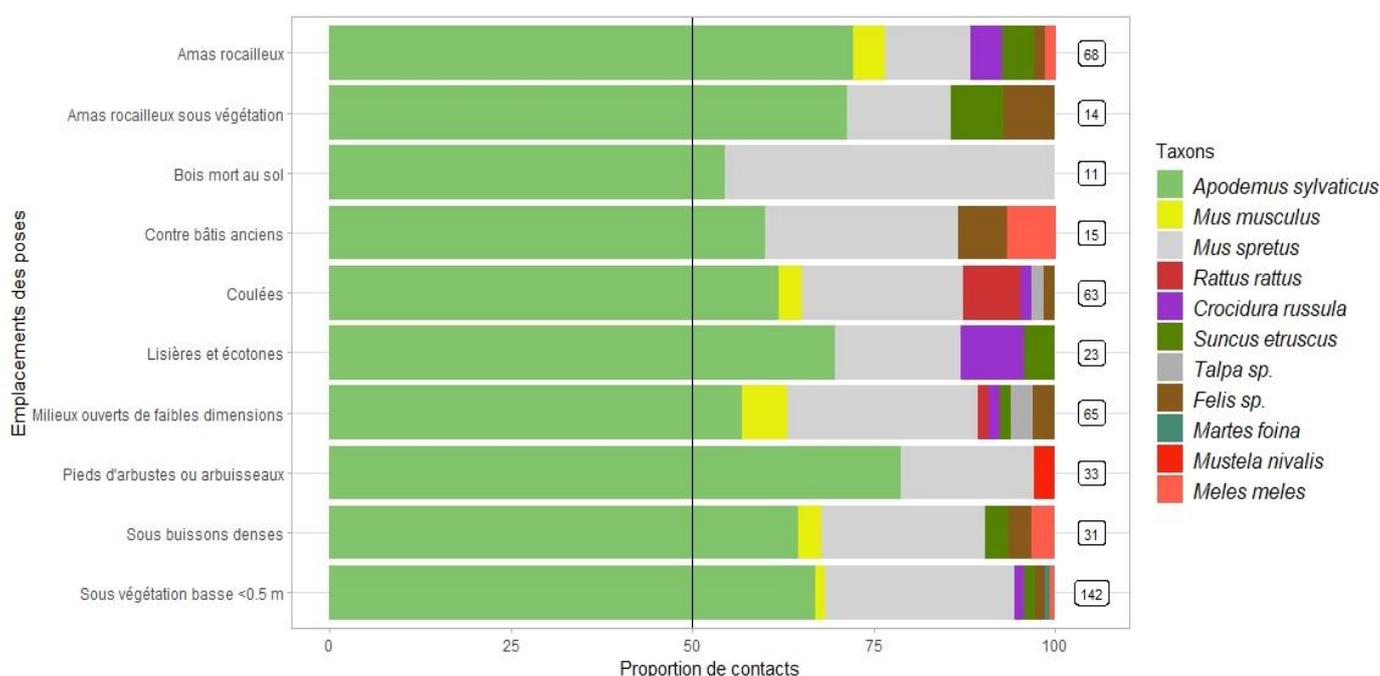


Figure 49. — Proportions de contacts de chaque taxon dans les échantillons collectés dans les garrigues françaises par emplacement de poses. Les taxons présentés sont issus exclusivement des analyses génétiques et proviennent de 173 pools d'échantillons. Les étiquettes indiquent le nombre total d'apparition taxonomique dans les échantillons par emplacement de pose.

3.3.1.1. Comparaisons des communautés dans les zones aménagées et non aménagées

Les résultats montrent que *le rat noir* et le genre *Talpa* sp. ont exclusivement été détectés dans les zones aménagées alors que la fouine, la belette d'Europe et le blaireau eurasien dans les zones non aménagées. Six taxons sont présents dans les deux types de zones (Figure 50).

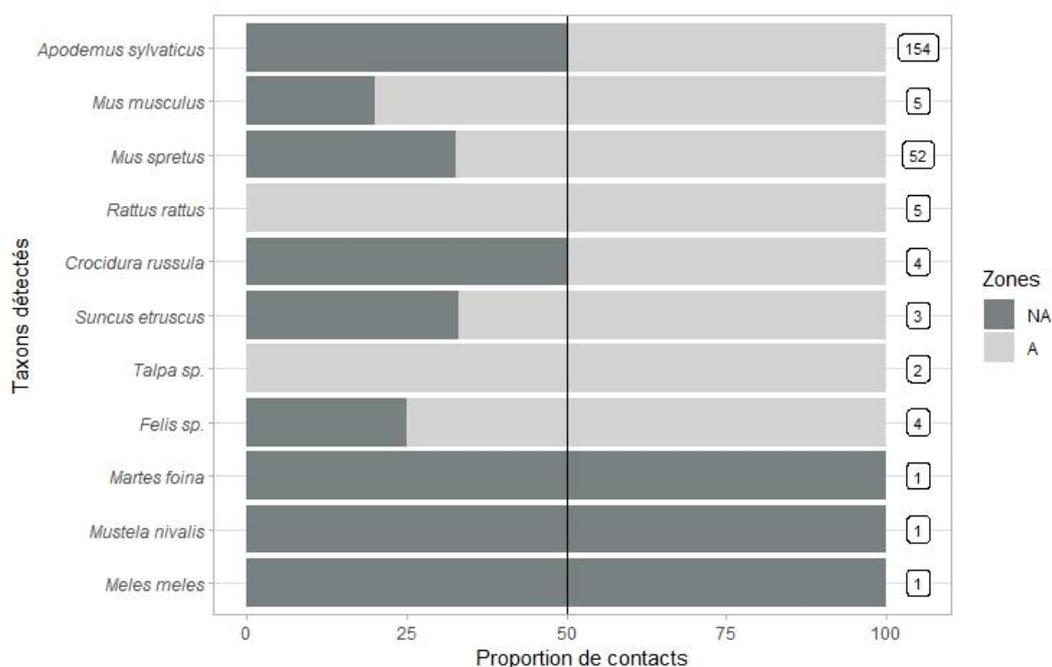


Figure 50.— Proportions de contacts de chaque taxon dans les échantillons collectés dans les garrigues françaises dans les zones aménagées et les zones non aménagées. Les taxons présentés sont issus exclusivement des analyses génétiques et proviennent de 173 pools d'échantillons. Les étiquettes indiquent le nombre de fois que le taxon a été détecté dans les échantillons.

3.2.2. Évaluation des matériels de détection par marquage d'empreintes

3.2.2.1. Évaluation de la fonctionnalité des feutrines

Les épisodes de sécheresse ont été identifiés comme des facteurs entravant l'efficacité opérationnelle des *TE(t)* pour la collecte des empreintes. Dans 45% des cas, ces capteurs ont été considérés comme non fonctionnels au cours des campagnes, en raison de problèmes techniques liés au manque d'humidité dans les feutrines entre les relevés (Figure 51). L'année 2021 a été marquée par des conditions climatiques exceptionnellement sèches et chaudes

durant les périodes d'échantillonnage (2°C au-dessus des « normales » saisonnières, 50 à 80% de déficit en précipitations, [www.meteofrance.fr](http://www.meteofrance.fr)). Malgré les précautions prises pour minimiser l'exposition des capteurs à l'ensoleillement, les tunnels ont souffert d'un assèchement chronique. Au total, 61% et 57% des feutrines relevées étaient sèches d'une semaine à l'autre respectivement l'été et l'automne en 2021 (Figure 51).

Pendant la période estivale de 2022, le fait de doubler la concentration en PEG dans les feutrines (76 ml par barquette), a eu pour effet d'augmenter l'efficacité du tunnel d'environ 15 %. Cette intervention semble avoir compensé les carences hygrométriques chroniques, en renforçant le captage d'humidité dans l'air, dans un contexte météorologique analogue à celui de l'été 2021. Seules 46% des feutrines étaient relevées sèches (Figure 51).

Enfin, la campagne d'échantillonnage en automne 2022 a été favorisée par une météo plus clémente et humide, contrairement à celle de 2021. Cette météorologie a sans aucun doute soutenu un niveau d'humidité suffisant pour assurer le fonctionnement du dispositif. Les résultats indiquent que 36% des feutrines étaient saturées et 50% ont été relevés en pré-saturation d'une semaine à l'autre (Figure 51).

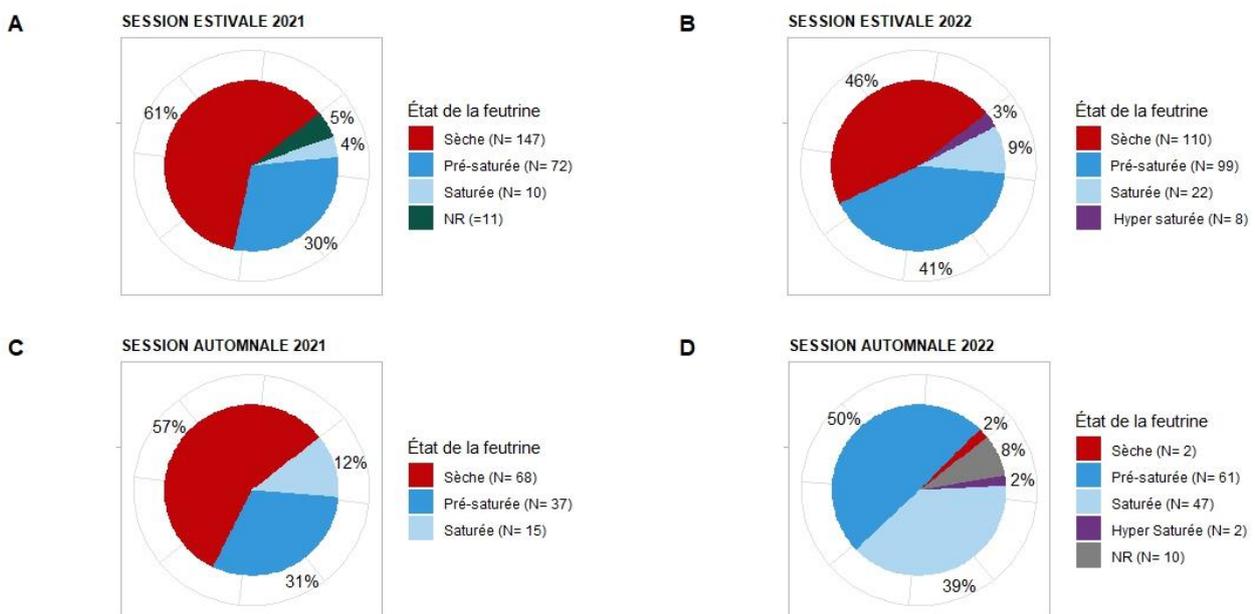


Figure 51. — Répartition de pourcentage de feutrines relevé par classe d'appréciation de fonctionnalité au cours des inventaires petits mammifères terrestres (Données 2021-2022). (A) en période « estivale 2021 ». (B) en période « estivale 2022 ». (C) en période « automnale 2021 ». (D) en période « automnale 2022 ». NR : Non renseigné.

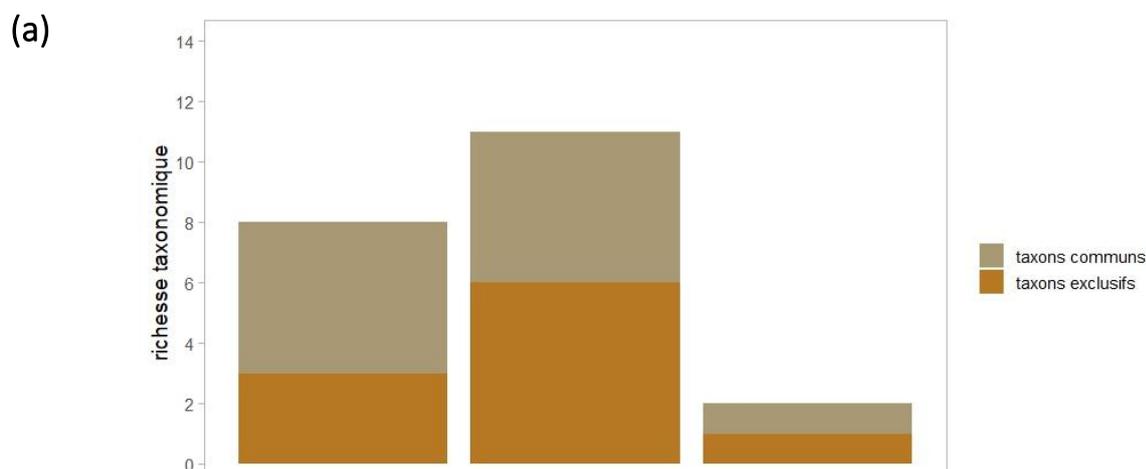
### 3.2.2.2. Espèces détectées par les capteurs à empreintes

Nous avons enregistré un fort trafic de micromammifères dans les *Te(t)* (N= 197 contacts par empreintes). La belette d'Europe a été repérée à sept reprises, respectivement dans les tunnels TE21, TE22, TE51, TE52, TE54, TE69 et TE65, dans les stations AA39 et AA19 (zone aménagée, Ardèche), ANA12 (zone non aménagée, Ardèche), MA28 (zone aménagée, Hérault) et MNA14 (zone non aménagée, Hérault). De plus, un contact de loir gris (*Glis glis*) a été enregistré dans le TE19 de la station ANA33.

### 3.2.3. Évaluation comparative avec le piégeage photographique

Nous avons déployé 24 pièges photographiques par campagne (deux pièges par station) générant 186 526 images pour un effort de 12 096 nuits-pièges (144 pièges, 84 journées). Les enquêtes par piégeage photographique ont permis de détecter quatre espèces supplémentaires par rapport aux résultats obtenus avec les analyses génétiques et les expertises d'empreintes collectées (Figure 52a). En conséquence, les méthodes d'inventaire individuelle par piégeage photographique, par collecte d'indices biologiques associées aux analyses génétiques et par les empreintes ont permis d'inventorier respectivement 53%, 73% et 13 % des taxons détectés dans cette étude (Figure 52a). L'examen des taxons détectés montre qu'un plus grand nombre d'espèces de micromammifères ont été identifiés par les analyses génétiques, tandis que les petits et méso carnivores ont été repérés à la fois dans les échantillons génétiques et sur les clichés. Notons que la belette d'Europe a été identifié par les trois méthodes, tandis que le lérot, la genette commune et le renard roux n'ont été détectées que par le piégeage photographique (Figure 52b). La fouine n'apparaît pas dans les résultats génétiques à Bourg-Saint-Andéol et Montpeyroux alors que celle-ci a été détectée par piégeage photographique. Enfin, la genette commune et la belette d'Europe n'ont pas été contactées à Lançon-Provence, alors que le rat noir n'apparaît ni à Bourg-Saint-Andéol, ni à Montpeyroux. Dans l'ensemble, l'analyse des clichés montre une activité aux abords des pièges photographiques assez dispersée d'un taxon à l'autre et varie également d'un type de zone à l'autre. Les petits et méso carnivores ont passé plus de temps aux abords des pièges photographiques dans les zones aménagées (653 minutes dont 326 minutes en journée) qu'en zones non aménagées (226 minutes dont 125 minutes en journée). L'activité mesurée des

micromammifères était largement supérieure à celles des petits et méso carnivores et a suivi un schéma de fréquentation inverse, avec une activité plus importante dans les zones non aménagées (4062 minutes dont 259 minutes en journée) que dans les zones aménagées (3023 minutes dont 238 minutes en journée).



(b)

	Taxons	BOURG-SAINT-ANDEOL		LANÇON-PROVENCE		MONTPEYROUX		TOTAL	
		ZA	ZNA	ZA	ZNA	ZA	ZNA	ZA	ZNA
NOMBRE DE CONTACTS-MINUTE PAR PIÈGEAGE PHOTOGRAPHIQUE	<i>Eliomys quercinus</i>	0	0	26	1	2	0	28	1
	<i>Felis catus</i> *	16	4	0	0	8	6	24	10
	<i>Genetta genetta</i>	8	9	0	0	20	22	28	31
	<i>Martes foina</i>	7	11	2	3	7	3	16	17
	<i>Martes sp.</i>	0	1	0	0	1	3	1	4
	<i>Meles meles</i>	1	15	0	2	10	8	11	25
	<i>Mustela nivalis</i>	0	3	0	0	3	4	3	7
	<i>Rattus rattus</i>	0	0	25	0	0	0	25	0
	<i>Vulpes vulpes</i>	51	19	4	2	40	1	95	22
	Micromammifères sp. *	440	711	1345	2568	944	781	2729	4060
	<i>Muridae sp. *</i>	0	0	188	0	0	0	188	0
	NOMBRE DE CONTACTS DANS LES POOLS D'ÉCHANTILLONS PAR INDICE DE PRÉSENCE (POILS, FECS)	<i>Apodemus sylvaticus</i>	32	36	19	27	26	15	77
<i>Crocidura russula</i>		0	0	2	2	0	0	2	2
<i>Felis sp.</i>		1	2	0	1	0	0	1	3
<i>Martes foina</i>		0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Meles meles</i>		0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Mus musculus</i>		1	1	1	0	2	0	4	1
<i>Mus spretus</i>		16	2	6	8	13	7	35	17
<i>Mustela nivalis</i>		0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Rattus rattus</i>		0	0	5	0	0	0	5	0
<i>Suncus etruscus</i>		0	0	0	1	2	0	2	1
<i>Talpa sp.</i>		1	0	1	0	0	0	2	0
NOMBRE DE CONTACTS PAR EMPREINTES	<i>Glis glis</i>	0	1	0	0	0	0	0	1
	<i>Mustela nivalis</i>	3	2	0	0	1	1	4	3

Figure 52. — Comparaisons des taxons inventoriés par méthode de détection (pièges photographiques, analyses génétiques et expertises d'empreintes) dans trois garrigues du sud de la France. (a) Le nombre de taxons communs et exclusifs par méthode de détection est présentée. (b) Les taxons sont listés par méthode de détection, suivi d'un indicateur d'activité ou d'apparition en fonction des sites, dans les zones aménagées (ZA) et les zones non aménagées (ZNA). Les taxons indiqués d'un astérisque (\*) sont renseignés à titre indicatif et n'ont pas été considérés comme une identification indépendante dans la construction du graphique.

### 3.3. Discussion

#### 3.3.2. Choix et justification de la technique d'inventaire

L'inventaire des petits mammifères terrestres en région méditerranéenne a impliqué la résolution d'une succession de défis techniques liées aux méthodes d'échantillonnage non invasives contraintes par la pénétrabilité de la végétation des garrigues. En général, les méthodes de piégeage, qu'elles impliquent ou non la capture des animaux, sont utilisées pour étudier les peuplements de petits mammifères, car elles permettent d'évaluer la diversité, la composition et l'abondance de ces espèces dans un large gradient d'habitats (*e.g.* Orsini, 1990 ; Torre *et al.*, 2004, Swan *et al.*, 2014 ; Ferreras *et al.*, 2017).

Dans cette étude, nous avons écarté le piégeage d'animaux vivants. Ce choix était motivé par l'impossibilité de relever les matériels de captage à intervalles réguliers et par le souci de minimiser le dérangement des populations étudiées, ainsi que l'ensemble des risques accidentels de mortalité. Nous avons volontairement opté pour un assemblage de techniques de détection non invasives (Swan *et al.*, 2014 ; Chiron *et al.*, 2018 ; Torre *et al.*, 2018) reposant sur l'outil moléculaire, qui, grâce aux récentes avancées, offre de nouvelles opportunités (Waits et Paetkau, 2005, Harris et Nicol, 2010 ; Oddy *et al.*, 2018). À notre connaissance, il paraissait évident d'entreprendre un recensement en ligne pour maximiser les détections d'espèces dans les environnements difficilement accessibles et faciliter le repérage des pièges dans la végétation. Dans de nombreuses études, il est montré que cette stratégie d'inventaire améliorerait le taux de détection taxonomique et optimisait l'effort de captage sur une vaste gamme de micro-habitats, sans compromettre la qualité des échantillonnages (Spitz, 1969 ; Spitz *et al.*, 1974 ; Steele *et al.*, 1984 ; Read *et al.*, 1988 ; Pearson et Ruggiero, 2003 ; Oddy *et al.*, 2018).

Cette étude est l'une des premières à évaluer une aussi importante combinaison de matériels de captage avec l'aide d'outils de nouvelles générations pour l'inventaire des petits mammifères terrestres, allant du plus petit gabarit de quelques grammes, aux spécimens de taille moyenne. La plupart des études existantes se limitaient à deux voire trois matériels pour la détection d'une ou plusieurs espèces de méso-carnivores indicatrices des milieux forestiers,

ou à l'inventaire des assemblages de micromammifères d'un milieu. Ces études concluaient que les performances comparatives de techniques d'échantillonnage étaient très variables d'un cadre géographique à l'autre et selon les conditions climatiques dans lesquelles l'inventaire était réalisé. Par exemple, Foresman et Pearson (1998) ont montré que les pièges photographiques étaient plus adaptés à la détection d'un plus grand nombre d'espèces de carnivores forestiers — le lynx (*Lynx lynx*), la martre américaine (*Martes americana*), le carcajou (*Gulo gulo luscus*) et le pékan (*Pekania pennanti*) — que le captage sur des dispositifs à traces à base de suie. Bull *et al.*, (1992) affirment le contraire, avec une détection bien plus importante de la martre américaine avec la recherche exclusive de traces sur des circuits routiers enneigés, qu'avec une combinaison de techniques (recherche de traces sur circuit enneigé, capteurs de traces, pièges photographiques), dans les environnements contraints par l'enneigement et le froid. Enfin, Torre *et al.*, (2004) recommandent d'orienter les inventaires des micromammifères en garrigues sur des analyses de contenus des pelotes de réjection et des excréments de genette commune plutôt que sur du piégeage vivant en quadrillage car ce dernier fournirait une image biaisée de la richesse spécifique liée au type d'appât utilisé, à la surface échantillonnée et plus généralement à l'effort d'échantillonnage.

### 3.3.3. Effets des conditions d'échantillonnage en garrigue sur les performances de détection

L'efficacité des techniques de détection développées pour l'inventaire des petits mammifères dans les garrigues varie sous l'effet de divers facteurs externes et des conditions de l'échantillonnage, sachant qu'elle se heurte à des difficultés liées à l'imprévisibilité des espèces dans leur environnement (Torre, 2004 ; Barea-Azcon *et al.*, 2007 ; Swan *et al.*, 2014 ; Poitevin et Quéré, 2018). Dans ces milieux, il est reconnu que les densités de micromammifères subissent des fluctuations cycliques importantes en réponse aux régimes climatiques saisonniers (Jamon, 1985, 1988 ; Díaz *et al.*, 2010 ; Sunyer *et al.*, 2016), et la composition des communautés peut varier considérablement le long des gradients écologiques (Barea-Azcon *et al.*, 2007). En conséquence, ces phénomènes ont le potentiel d'influencer la répartition spatiale et l'activité à court et moyen terme des micromammifères et d'impacter leurs interactions avec les capteurs sur de courtes périodes de l'année.

Dans notre étude, les périodes d'échantillonnage ont été planifiées pour coïncider avec les cycles biologiques saisonniers des micromammifères méditerranéens (Jamon, 1985 ; Montgomery 1989a) dans l'idée de maximiser les détections d'espèces soit pendant les périodes de plus fortes densités dans les environnements semi-arides (Kirkland *et al.*, 1998 ; Lima *et al.*, 2003). Ces variations de densités saisonnières chez les micromammifères sont relativement bien connues, avec un maximum en fin d'automne (Cassaing, 1982), aussi les petits mammifères carnivores ont adapté leurs cycles de reproduction avec ces pics d'abondance de proies (De Lacoste et Travers, 2022). Bien que difficile à vérifier pour ces derniers, les résultats ont mis en évidence des fluctuations d'activités saisonnières des micromammifères dans les performances de détection des divers tubes-capteurs. Ces variations étaient également perçues d'une année à l'autre. En automne 2021, nous avons détecté une augmentation de 20% de visite des capteurs par rapport à la période estivale. En revanche, en 2022, le phénomène inverse était observé probablement en raison des chutes de température et des précipitations prolongées pendant les échantillonnages automnaux.

Au-delà d'effets potentiels sur le comportement des animaux, les événements météorologiques successifs ont aussi influencé le succès de captage. Nous avons observé que les capteurs à poils étaient moins efficaces après des épisodes de pluie, en raison de la perte rapide de l'adhérence des plaquettes collantes provoquée par l'humidité au sol. Nous avons également relevé que les épisodes de sécheresse entraînaient le dessèchement de l'appât carné (asticots) contenu dans les capteurs, et dégageaient des odeurs de putréfaction, ou attiraient les fourmis, aux dépens des petits mammifères ciblés. Enfin, les  $TE(t)$  se montraient particulièrement sensibles aux taux hygrométriques de l'air, rendant assez régulièrement les dispositifs inopérants pour le captage d'empreintes. Des observations ont démontré que lorsque l'humidité relative de l'air décroît, le polyéthylène glycol (PEG) contenu dans l'encre (conçu pour absorber l'humidité ambiante), devient inefficace pour maintenir la feutrine suffisamment humide (GREGE, *com. pers.*). La seule solution technique identifiée pour atténuer ce problème consistait à dupliquer une couche supplémentaire de feutrine et à doubler la quantité d'encre dans le dispositif (76 ml par barquette) afin de contenir dans les barquettes un volume d'eau suffisant entre les relevés hebdomadaires (Ferrand, 2019). Dans cette étude, le manque d'eau dans les barquettes des  $TE(t)$  était le principal facteur limitant pour la détection des petits carnivores (belette d'Europe, fouine, genette commune) dans l'habitat de

garrigues. De plus, l'effet de la profondeur du piège n'est pas à exclure parmi les facteurs ayant contribué à l'évitement de ce dispositif, en particulier pour la fouine et la genette commune. Enfin, nous relevons que la belette d'Europe était difficile à détecter dans ce type milieu, avec un taux de détection proche de 2% par les empreintes (sept contacts sur 373  $TE(t)$  relevés fonctionnels) et seulement 10 minutes de présence comptabilisé au piégeage photographique. Nous en concluons que les conditions d'échantillonnage dans les garrigues ne permettent pas d'utiliser correctement ce dispositif de détection pour l'inventaire des petits et méso-carnivores. D'après Garcia et Mateos (2009), la meilleure façon de capter la belette d'Europe en région méditerranéenne serait le capteur à poils. De nouvelles réflexions devront être menées en ce sens.

Pendant les enquêtes, les capteurs ont été disposés dans les garrigues le long d'éléments naturels ou dans des corridors de déplacement pour maximiser les chances de visite par les petits mammifères. Contrairement à nos attentes, l'emplacement des capteurs utilisés dans l'environnement pour la détection des micromammifères n'a pas eu d'effet significatif sur le nombre d'espèces détectées et sur le succès de captage. Pourtant, Duplantier *et al.*, (1984) indiquent que ces derniers empruntent préférentiellement les écotones et les déformations topographiques (murets, fossés, buttes, sentiers, coulées, etc.) pour se déplacer.

À plus grande échelle, il est montré que l'organisation de la végétation est un facteur déterminant de la répartition spatiale des communautés de petits mammifères (Williams *et al.*, 2002). Plus précisément, la répartition et l'activité des micromammifères sont étroitement liées à un gradient de densité de végétation arbustive environnante. Il est donc probable que la détection des micromammifères dans cette étude, soit liés à la distribution spatiale des ressources alimentaires et des zones de refuges disponibles sur les itinéraires de déplacements (Loggins *et al.*, 2019).

Dans cette étude, la réponse des petits mammifères terrestres aux matériels d'échantillonnage peut être associée à trois facteurs comportementaux. Premièrement, l'absence de récompense dans le capteur réduirait la fréquence des visites. Sur le terrain, nous avons observé de nombreux cas où l'appât des tubes-capteurs ciblant les micromammifères était consommé, sans indice trouvé dans le dispositif. Les raisons peuvent être liées à l'attrait de l'appât pour les fourmis ou d'autres espèces non ciblées, limitant ainsi l'attraction des

capteurs pendant des périodes allant de quelques heures à quelques jours après notre passage. Dans certaines situations, les équipements ont été endommagés ou déplacés par les sangliers, chiens ou renards, en particulier les appâts utilisés dans la zone de déclenchement des pièges photographiques, perturbant ainsi le bon déroulement des opérations de détection des petits et méso-carnivores. Aucun problème n'a été relevé pour les tunnels à empreintes, étant donné que l'appât était logé dans une chambre protégée par un grillage dans le dispositif.

Deuxièmement, il est possible qu'une période d'évitement suivie d'une accoutumance aux capteurs se soient succédées en raison d'un délai de méfiance initial à l'égard d'un nouvel élément dans l'environnement. Ce délai d'accoutumance a été perçu pour les micromammifères, avec une augmentation significative des quantités d'échantillons (poils, fèces) collectés entre la première et la deuxième semaine suivant la mise en place des tubes-capteurs. Idéalement, nous aurions souhaité quantifier le nombre de taxons détectés parmi les échantillons collectés lors de la première semaine et comparer ces résultats avec ceux de la deuxième semaine. Malheureusement, en raison du choix du regroupement des échantillons par type de capteur et par campagne pour limiter le nombre d'analyses à financer, les données ne nous permettent pas de procéder à cette comparaison. Toutefois, le phénomène auquel nous pensions a déjà été observé et mesuré : les micromammifères auraient tendance à augmenter leur propension à entrer dans les capteurs avec le temps (Nams et Gillis, 2003). Cette latence peut varier d'une espèce à l'autre mais aussi d'un individu à l'autre.

Troisièmement, un capteur pourrait être visité par un même individu dès lors que la récompense est perçue. Bien que n'ayons pas eu la possibilité de le confirmer, les espèces dominantes des habitats des garrigues peuvent visiter et consommer l'appât dès les premiers jours après notre passage, réduisant ainsi rapidement l'attractivité du dispositif pour d'autres espèces moins communes. Plus généralement, il est rapporté que ces comportements répondent aux principes d'optimisation d'approvisionnement et des déplacements dans les environnements hétérogènes (Benhamou, 1986). Les micromammifères auraient tendance à maximiser leur déplacement au gain d'énergie qu'ils pourraient acquérir dans la quête de nourriture, tout en limitant les dépenses de prospection sur de courtes distances.

### 3.3.4. Évaluation technique des matériels de détection

Les méthodes d'échantillonnage incluant l'usage de capteurs d'indices biologiques analysés par l'outil biomoléculaire et du piégeage photographique ont permis de détecter 14 espèces et un genre (*Talpa* sp.) de petits mammifères dans les garrigues. La performance du modèle *R50* a été remarquable, avec une plus grande richesse spécifique par échantillon. Ce modèle a détecté une large gamme de taxons de petits mammifères terrestres, incluant cinq micromammifères et quatre petits et méso carnivores, bien qu'à l'origine ce matériel n'ait pas été conçu pour la détection de ces derniers. Toutefois, le faible nombre d'apparitions dans les échantillons suggère que leur détection par ce dispositif est fortuite et ne peut en aucun cas justifier une quelconque performance de détection. Le modèle *TF* ciblant les Soricidés était le dispositif le moins performant dans cette étude, probablement en raison de l'appât (asticot) qui a réduit considérablement les visites sous l'effet des températures chaudes, de la consommation des autres espèces non-ciblées par l'inventaire ou de la visite d'espèces de Rongeurs opportunistes. Ces éléments ont sans doute affecté aussi les capteurs *MU40*, dans lesquels le même type d'appât était utilisé, alors que le plus petit diamètre d'entrée du tube-capteur *MIX40* par rapport au *R50* pourrait-être l'une des limites matérielles identifiées.

Au total, neuf des espèces de micromammifères détectées dans l'habitat de garrigues figurent parmi les vingt mentionnées dans les inventaires établis par analyse des pelotes de réjection d'Effraie (Tableau 9). Les données acquises au cours des inventaires confirment l'omniprésence du le mulot sylvestre et de la souris grise, avec des détections vérifiées sur l'ensemble des sites. La crocidure musette (*Crossidura russula*) et le rat noir sont présents dans les trois sites mais nous ne les avons détecté qu'à LP. Le pachyure étrusque a été détecté à LP et MP mais pas à BSA et le genre *Talpa* à BSA et LP alors que seulement deux contacts sont enregistrés à LP et MP (Tableau 9). Un seul contact de la souris d'Afrique du Nord est mentionné à MP alors que nous avons comptabilisé 52 contacts sur les trois sites. Le lérot n'a pas été détecté à BSA malgré sa mention sur tous les sites, tandis que nos données corroborent la présence du Loir gris avec un seul contact enregistré à BSA.

Les différences observées entre les méthodes d'inventaire (*i.e.* le captage d'indices de présence *versus* les analyses des pelotes de réjection) suggèrent que leurs performances respectives sont influencées par la détectabilité des espèces de micromammifères dans leur environnement. Les résultats issus des analyses des pelotes de réjection reposent sur la composition des régimes alimentaires des espèces prédatrices (*i.e.* les rapaces nocturnes) et de la disponibilité en proies dans la matrice. De surcroît, il est plausible que la dynamique locale des populations de micromammifères dans chaque site soit influencée par des phénomènes de densité-dépendance, lesquels sont eux-mêmes conditionnés par la disponibilité des ressources environnementales (telles que le couvert végétal, la disponibilité alimentaire et les partenaires sexuels). En revanche, la nouvelle méthode d'inventaire indirecte non invasive dépend principalement des performances des capteurs déployés (la taille, la dimension, l'effort d'échantillonnage, le lieu de pose, le type d'appât, etc.) et des conditions d'échantillonnage (accessibilité, pénétrabilité). Ces facteurs pourraient expliquer les variations observées dans la composition des peuplements de micromammifères détectés par type de méthode d'inventaire à l'échelle des zones étudiées des trois sites. Enfin, il est à noter que la période d'échantillonnage de deux ans avec la méthode d'inventaire indirecte non invasive peut être insuffisante par rapport aux enquêtes menées à partir des analyses de pelotes de réjection, qui couvrent une période plus étendue (1947-1983).

Dans cette étude, les performances de détection des pièges photographiques ont amélioré l'inventaire en fournissant une richesse d'informations taxonomiques supplémentaires sur les petits et méso-carnivores (*e.g.* Claridge *et al.*, 2010). En effet, bien que cette méthode ait démontré son efficacité dans de nombreuses études (*e.g.* Torre *et al.*, 2005 ; Paull *et al.*, 2012 ; Swan *et al.*, 2014 ; Welbourne *et al.*, 2015), nous avons remarqué que ces performances de détection étaient limitées aux espèces de taille grande à moyenne. L'identification des micromammifères à partir de photographies représentaient des défis substantiels, car des mesures morphométriques voire des caractéristiques crâniennes et dentaires pour conforter les identifications sont nécessaires (Le Louarn, 1974). De plus, les espèces étudiées sont nocturnes, ce qui a privé l'opérateur des avantages d'une image de bonne qualité. Ensuite, nous avons remarqué que les espèces pouvaient être très furtives lors des prises, laissant des images floues de leur passage, ou très discrètes, les individus ne sont alors que partiellement visibles.

Enfin, les traitements des images ont exposé notre étude à de lourdes charges de tri des images, même si des progrès techniques sont en cours de développement (Rigoudy *et al.*, 2023).

### 3.3.5. Composition des peuplements et effets des garrigues aménagées

Cette étude confirme la faible richesse spécifique micromammalienne dans la communauté des garrigues. La prédominance du mulot sylvestre et de la souris d'Afrique du Nord dans les échantillons est conforme aux enquêtes précédemment menées dans les habitats de l'étage méso-méditerranéen, que ce soit dans les milieux ouverts ou forestiers (Britton *et al.*, 1976 ; Orsini, 1979a ; 1981 ; 1990 ; Cassaing, 1984 ; Torre *et al.*, 2018). Conformément à nos résultats, le mulot sylvestre, reconnu pour sa forte valence écologique, est l'espèce la plus répandue et abondante dans un large gradient d'habitats en région méditerranéenne française (Birkan, 1968 ; Treussier, 1975 ; Orsini, 1981). Les processus stochastiques liés à l'hétérogénéité des milieux et les conditions bioclimatiques méditerranéennes locales favorisent cette espèce dans les habitats où la compétition pour la ressource est presque inexistante (Orsini, 1979a ; Cassaing, 1982 ; Sunyer *et al.*, 2016).

La forte présence de la souris d'Afrique du Nord dans les échantillons suggère une coexistence avec mulot sylvestre dans les habitats méditerranéens xériques. Des études antérieures ont en effet montré que ces deux espèces syntopiques cohabitaient dans les garrigues méditerranéennes françaises (Orsini, 1981 ; Massoud *et al.*, 2021), justifiant leur capacité à partager les ressources disponibles, malgré quelques différences des préférences en matière de sélection de l'habitat. Nous avons comptabilisé plus de contacts de la souris d'Afrique du Nord dans les échantillons collectés en zones de garrigues aménagées, indiquant qu'elle sélectionne préférentiellement les habitats semi-ouverts et semi-arides (Orsini, 1981 ; Orsini *et al.*, 1982 ; Poitevin et Quéré, 2018).

Les autres espèces ont été détectées à des fréquences inférieures à 3% dans les échantillons, d'abord en raison des principes d'optimisation des stratégies spatiales peu compatibles avec les conditions d'accueil des garrigues — en particulier, sur le principe du rapport coût énergétique attendu et dépensé dans ce type de milieu pour la recherche d'un approvisionnement (nourriture, gîte, partenaire), sous l'effet des variations des ressources

disponibles dans le temps — ou parce que leur stratégie de déplacement ne permettait de les détecter que partiellement (*i.e.* les espèces fouisseuses comme *Talpa* sp., ou les espèces arboricoles (Gliridés)). D'ailleurs, l'absence quasi-totale d'espèces de musaraignes dans notre étude par rapport aux contenus des pelotes de réjection suggère qu'elles occupent soit des niches écologiques spécialisées, soit qu'elles se trouvent en limite d'aire de répartition, comme *Sorex coronatus* et *S. minutus*, au-delà des zones de garrigues méditerranéennes que nous avons échantillonnées. La littérature mentionne en effet que ces espèces ont généralement une préférence pour les habitats mésophiles à hygrophiles ouverts et pour les zones d'altitude dans l'aire climatique méditerranéenne (> 1 000 m), plutôt que pour les milieux forestiers semi-arides (Orsini, 1986 ; Poitevin et Quéré, 2018). Cette tendance est également observée chez quelques Rongeurs comme *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Microtus agrestis*, *M. arvalis* et *M. minutus* qui évitent les habitats secs de basses altitudes. Ainsi, les caractéristiques de l'habitat des garrigues semblent peu adaptées aux besoins spécifiques de ces espèces. Dans quelques cas particuliers, la compétition interspécifique semble être mise en évidence, comme celle décrite avec *Crociodura russula*, qui explique l'absence totale de *C. gueldenstaedtii* dans les résultats génétiques, cette dernière préférant se réfugier dans les milieux humides (Poitevin et Quéré, 2018).

Les enquêtes par piégeage photographique ont montré que les petits et méso-carnivores fréquentaient aussi bien les zones de garrigues aménagées que les zones non aménagées. Bien que des études aient démontré les bénéfices partagés des habitats hétérogènes sur la diversité des carnivores ibériques de taille moyenne (*e.g.* Delibes et Hiraldo, 1981 ; Beja *et al.*, 2007), une étude portugaise soutient l'idée que la gestion des milieux en mosaïque influençait positivement les méso-carnivores généralistes, en particulier ceux disposant d'un grand domaine vital, à la recherche d'une variété de ressources dans les paysages façonnés par l'hétérogénéité environnementale (Curveira-Santos *et al.*, 2017). Toutefois, nous ne pouvons écarter l'hypothèse d'une réduction d'activité d'espèces parmi les méso-carnivores dans l'exploration des espaces trop ouverts et fragmentés, probablement trop coûteuse pour la capture de micromammifères. En effet, l'analyse comparative du temps passé dans les zones de chaque site à partir du piégeage photographique montre que les schémas d'activité individuel sur la visite des pièges est relativement court et variaient d'une espèce à l'autre. Par

exemple, il est relevé que le renard roux passait plus de temps dans la zone aménagée sur le site de Montpeyroux alors que sur Bourg-Saint-Andéol, le site où la plus forte densité d'aménagement a été mesurée, la fouine l'évitait au profit de la zone non aménagée. Les analyses comparatives montraient que l'activité globale des micromammifères était supérieure aux abords des pièges photographique dans les zones non aménagées, mais une analyse plus fine mériterait d'être envisagée pour évaluer si cette tendance est généralisée ou si, en comparant la guildes des micromammifères à celles des petits et méso-carnivores les schémas d'activité varient au rythme des saisons dans ces deux types de zones.

Enfin, bien que nos données permettent difficilement de conclure sur l'effet de la réouverture des milieux pour le petit gibier dans la distribution spatiale des petits mammifères terrestres de garrigues, une étude espagnole a montré que la complexité des strates verticales de végétation dans les forêts matures méditerranéennes favorisait le cloisonnement des prédateurs terrestres généralistes dans les habitats fermés (Torre et Díaz, 2004). Ces derniers seraient donc avantagés par la déprise agricole des coteaux autrefois entretenus par la culture et l'élevage. En revanche, les populations de micromammifères des milieux trop fermés seraient défavorisées par une plus forte pression de prédation augmentant leur vulnérabilité, du fait d'un manque de couvert de végétation intermédiaire et buissonnante au sol (Camargo *et al.*, 2018 ; Torre *et al.*, 2022). Dans sa thèse, Treussier (1975) indique que les habitats préférés présentaient un optimum de recouvrement de la strate arborée situé entre 10 et 50%, alors qu'une strate trop ouverte ou trop fermée est défavorable. À Bourg Saint Andéol, dans la zone aménagée, la densité de réouverture dans les stations d'échantillonnage s'étendait sur un gradient d'occupation allant de 18 à 37 % par hectare. Dans ces mêmes unités de surface, la couverture de la strate arbustive et de la strate arborée variait respectivement de 4-29 % et 35-61% par hectare suivant les stations. L'amplitude d'occupation des réouvertures de milieux dans les stations de la zone aménagée de Lançon-Provence était plus importante (7-66% d'occupation /ha), et la surface en arbustes (7-50%/ha) était dominant sur l'occupation des arbres matures (1-11% /ha). En revanche, nous avons mesuré l'une des plus faibles occupations de réouverture dans les stations visitées dans la zone aménagée à Montpeyroux (1-19% /ha), avec une occupation assez variable des arbustes (11-34% /ha) et des strates arborées (24-52% /ha) suivants les stations. Dans les zones non aménagées, il existait aussi des placettes ouvertes

« naturellement », sous l'effet des structures de sol (lapiaz, roches affleurantes, éboulis, etc.), des contraintes climatiques chroniques sur la végétation (mortalité de la végétation sur pied) ou des catastrophes naturelles (incendies, maladies). Suivants les stations, cette part d'ouverture variaient de 4 à 31% par hectare à Bourg-Saint-Andéol, de 24 à 93% à Lançon-Provence et de 10 à 36 % à Montpeyroux.

À cette échelle d'analyse du paysage et sous l'effet des fortes variations de la composition et de la structure de l'habitat dans chaque station, il paraît difficile de percevoir l'impact de l'aménagement sur les petits mammifères terrestres des garrigues. Avec cette étude, nous pouvons seulement affirmer que les ouvertures de la végétation des garrigues par l'aménagement des milieux pour le petit gibier ne désavantage pas les micromammifères, ni même les petits et méso-carnivores dès lors qu'une part de végétation arborée et arbustive est conservée dans la matrice. En outre, le maintien d'une couverture végétale buissonnante, basse et modérément fragmentée par la réouverture des milieux pour le petit gibier, pourrait être une technique de gestion adaptée pour améliorer la capacité de charge<sup>22</sup> des micro-habitats des garrigues en faveur des micromammifères, en limitant les nuisances écologiques pour les petits et méso-carnivores qui vivent sur de plus grandes étendues, dans les habitats originellement défavorisés par la fermeture généralisée du paysage méditerranéen (Brotons *et al.*, 2018).

#### 3.4. Conclusion

Cette étude offre une démonstration convaincante de l'efficacité du tube-capteur R50, appuyée par l'utilisation d'outils biomoléculaires et le piégeage photographique pour l'inventaire non invasif des communautés de petits mammifères terrestres dans les milieux de garrigues. Nos observations indiquent que cette méthode peut être généralisée à l'ensemble des milieux méditerranéens. Cependant, il est impératif de planifier les périodes

---

<sup>22</sup> **La capacité de charge de l'habitat** peut être définie comme le nombre maximum d'individus d'une espèce donnée qu'un habitat spécifique et spatialement défini peut soutenir de manière durable, compte tenu des ressources disponibles, des conditions environnementales et des interactions avec d'autres espèces.

d'échantillonnage lorsque l'activité biologique des espèces ciblées est à son apogée, afin d'optimiser les chances de détection.

Dans ces habitats, l'utilisation conjointe de capteurs de poils et de pièges photographiques se révèlent bien plus efficaces pour l'inventaire des petits mammifères que l'emploi additionnel de capteurs à empreintes ou de capteurs de fèces, ces derniers montrant une efficacité limitée dans les zones au climat méditerranéen. En somme, cette méthode se révèle d'une grande utilité pour la surveillance des Rongeurs méditerranéens, en particulier des espèces ubiquistes, tout en conservant une performance appréciable pour la détection d'espèces plus discrètes telles que la pachyure étrusque.

Alors que les emplacements des sites de pose des capteurs n'ont pas démontré d'effets significatifs sur le succès des captages, de nombreuses études mettent en évidence l'importance de la structure de la végétation dans la distribution spatiale des petits mammifères. De manière concluante, nos enquêtes sur le terrain n'ont pas révélé de différences majeures entre zones aménagées et non aménagées, suggérant que l'effet des aménagements des milieux de garrigues pour les espèces de petit gibier de plaine, en particulier l'ouverture de la végétation par gyrobroyage mécanique, ne modifient pas la composition des communautés de petits mammifères des garrigues. Au contraire, la littérature aurait plutôt tendance à accorder des avantages aux espaces aménagés, en substituant l'habitat originel à de petites zones de refuges plus ouvertes où la conservation d'une végétation basse et dense au sol est respectée. Ces scénarios d'aménagement des milieux auraient tendance à limiter les risques de prédation pour les micromammifères et favoriser une plus grande disponibilité de ressources alimentaires pour ces espèces essentiellement granivores et insectivores.

## 3.5. Références

- Aubry, J., 1950. Deux pièges pour la capture de petits rongeurs vivants. *Mammal*, 14(3), 174-177.
- Barea-Azcon, J.M., Virgos, E., Ballesteros-Duperon, E., Moleon, M., and Chiroso, M., 2007. Surveying carnivores at large spatial scales: a comparison of four broad-applied methods. *Biodiversity Conservation*, 16(4), 1213-1230.
- Beja, P., Pais, M., and Palma, L., 2007. Rabbit *Oryctolagus cuniculus* habitats in Mediterranean scrubland: the role of scrub structure and composition. *Wildlife Biology*, 13(1), 28-37.
- Beja-Pereira, A., Oliveira, R., Alves, P.C., Schwartz, M.K., and Luikart, G., 2009. Advancing ecological understandings through technological transformations in non-invasive genetics. *Molecular ecology resources*, 9(5), 1279-1301.
- Benhamou, S., 1986. Déplacements des mammifères dans leur domaine vital : essai de modélisation. (Doctoral dissertation). *Université Aix-Marseille 2*, 201 p.
- Benhamou, S., and Jamon, M., 1988. Analyzing spatial relationships from trapping data. *Journal of mammalogy*, 69(4), 828-831.
- Birkan, M., 1968. Répartition écologique et dynamique des populations d'*Apodemus sylvaticus* et *Clethrionomys glareolus* en pinède à Rambouillet. *Revue d'Écologie Terre et Vie*, 3(1), 231-273.
- Bonjean, C., et Jemin, J., 2017. Écologie comparative de deux genettes communes (*Genetta genetta*) en Limousin : gîtes diurnes, domaine vital, sélection de l'habitat et régime alimentaire. *Plume de Naturaliste*, 1, 17-42.
- Brandt, M.I., 2020. Pourquoi pas les abysses ? : L'ADN environnemental pour l'étude de la biodiversité des grands fonds marins (Doctoral dissertation, Université de Montpellier), 277 p.
- Britton, J., Pasteur, N., et Thaler, L., 1976. Les souris du Midi de la France : caractérisation génétique de deux groupes de populations sympatriques. *C.R. Académie des sciences*, 283(16), 515-518.
- Brotons, L., Herrando, S., Sirami, C., Kati, V., and Díaz, M., 2018. Mediterranean forest bird communities and the role of landscape heterogeneity in space and time, *In: Mikusinski (Eds.). Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge University Press, Cambridge, 318-349.
- Bull, E.L., Holthausen, R.S., and Bright, L.R., 1992. Comparison of three techniques to monitor Marten. *Wildlife Society Bulletin*, 20(4), 406-410.
- Bunn, D.S., Warburton, A.B., and Wilson, R.D., 2010. The barn owl. *A&C Black*, Staffordshire, 264 p.
- Broquet T., and Petit, E., 2004. Quantifying genotyping errors in non-invasive population genetics. *Molecular Ecology*, 13(11), 3601-3608.
- Camargo, N.F.D., Sano, N.Y., and Vieira, E.M., 2018. Forest vertical complexity affects alpha and beta diversity of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 99(6), 1444-1454.
- Capt, S., Blant, M., et Marchesi, P., 2014. L'utilisation de tunnels à traces pour le monitoring des petits mammifères (carnivores, rongeurs). *Bulletin Murithienne*, 132, 113-119.

Adaptation d'une méthode pour l'inventaire des petits mammifères terrestres en garrigue

- Cassaing, J., 1982. Les populations sauvages de Souris du Midi de la France (*Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*) : approche étho-écologique et conséquences évolutives. (Doctoral dissertation), Université de Montpellier, 159 p.
- Cassaing, J., 1984. Interactions intra-et interspécifiques chez les souris sauvages du Midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* : conséquences sur la compétition entre les deux espèces. *Biologie du comportement*, 9(4), 281-293.
- Cassaing, J., et Croset, H., 1985. Organisation spatiale, compétition et dynamique des populations sauvages de souris (*Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Ruddy) du Midi de la France. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 50(5), 271-284.
- Cheyland, G., 1971. Le régime alimentaire de la Chouette hulotte *Strix aluco* à Salernes (Var). *Alauda*, 39(2), 150-155.
- Chiron, F., Hein, S., Chargé, R., Julliard, R., Martin, L., Roguet, A., and Jacob, J., 2018. Validation of hair tubes for small mammal population studies. *Journal of Mammalogy*, 99(2), 478-485.
- Claridge, A.W., Paull, D.J., and Barry, S.C., 2010. Detection of medium-sized ground-dwelling mammals using infrared digital cameras: an alternative way forward? *Australian Mammalogy*, 32(2), 165-171.
- Curveira-Santos, G., Marques, T. A., Björklund, M., and Santos-Reis, M., 2017. Mediterranean mesocarnivores in spatially structured managed landscapes: community organisation in time and space. *Agriculture, ecosystems and environment*, 237(1), 280-289.
- Dalen, L., Gotherstrom A., and Angerbjorn, A., 2004. Identifying species from faeces. *Conservation genetics*, 5(1), 109-111.
- De Lacoste N. et Travers W., 2022. Avis de la SFPEM sur le classement des petits carnivores indigènes « susceptibles d'occasionner des dégâts. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères (SFPEM), Bourges, 72 p.
- Delibes, M., and Hiraldo, F., 1981. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystems. In: Myers, K., and Macinnes, C.D., (Eds.) *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. University of Guelph, 614-622.
- Díaz, M., 1992. Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography*, 15(1), 77-85.
- Díaz, M., Torre, I., and Arrizabalaga, A., 2010. Relative roles of density and rainfall on the short-term regulation of Mediterranean wood mouse *Apodemus sylvaticus* populations. *Acta theriologica*, 55(3), 251-260.
- Duplantier, J.M., Orsini, P., Thohari, M., Cassaing, J., et Croset, H., 1984. Échantillonnage des populations de Muridés : influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques, *Mammalia*, 48(1), 129-141.
- Ferrand, L., 2019. Amélioration des techniques indirectes de suivi du Vison d'Europe (*Mustela lutreola*), Rapport de stage de 3ème année d'école d'ingénieur en Sciences et Génie de l'Environnement, Université de Lorraine, GREGE, 36 p.
- Ferreras, P., Díaz-Ruiz, F., Alves, P.C., and Monterroso, P., 2017. Optimizing camera-trapping protocols for characterizing mesocarnivore communities in south-western Europe. *Journal of Zoology*, 301(1), 23-31.

- Fons, R., Grabulosa, I., Saint Girons, M.C., Galan-Puchades, M.T., et Feliu, C., 1988. Incendie et cicatrisation des écosystèmes méditerranéens : dynamique du repeuplement en micromammifères. *Vie et Milieu*, 38(3-4) 259-280.
- Fons, R., Grabulosa, I., Marchand, B., Miquel, J., Feliu, C., et Mas-Coma, S., 1996. Mammifères et incendie en milieu méditerranéen : réponses de l'insectivore *Crocidura russula* (Soricidae) et du rongeur *Eliomys quercinus* (Gliridae) en forêt de chênes-lièges brûlées. *Vie et Milieu*, 46(3-4), 313-318.
- Fournier-Chambrillon C., Bout C., Ruys T., Caublot G., Cheron A., Dorfiac M., Palussière L., Saillard M., Simonnet F., Quelenec C., André A., Pigneur L.M., Michaux, J., et Fournier, P., 2019. Utilisation de tubes capteurs d'indices et de l'outil moléculaire comme méthode indirecte d'inventaire et de suivi des micromammifères. In : Leboulenger F., (coord) : « Actes des Premières Rencontres Nationales Petits Mammifères de la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères », Bourges, *Arvicola*, numéro spécial. 105-130.
- Foresman, K.R., and Pearson, D.E., 1998. Comparison of proposed survey procedures for detection of forest carnivores. *The Journal of Wildlife Management*, 62(4), 1217-1226.
- García, P., and Mateos, I., 2009. Evaluation of three indirect methods for surveying the distribution of the Least weasel *Mustela nivalis* in a Mediterranean area. *Small Carnivore Conservation*, 40(1), 22-26.
- Gillet, F., Cabria, M.T., Némoz, M., Blanc, F., Fournier-Chambrillon, C., Sourp, E., Vial-Novella, C., Aulagnier, S., and Michaux, J. R., 2015. PCR-RFLP identification of the endangered Pyrenean desman, *Galemys pyrenaicus* (Soricomorpha, Talpidae), based on faecal DNA. *Mammalia*, 79(4), 473-477.
- GREGE, Cistude Nature, et ULG, 2019. « Glirid'Haies » — Indicateurs de biodiversité en petits Mammifères dans les éléments linéaires du paysage. Rapport final de projet. LISEA Fondation Biodiversité. 62 pages + annexes.
- Gurnell, J., and Flowerdew, J.R., 1990. Live trapping small mammals. A practical guide. *The Mammal Society of London*, 3(1), 1-39.
- Gutiérrez, J., Lamelas, L., Aleix-Mata, G., Arroyo, M., Marchal, J.A., Palomeque, T., Lorite, P., and Sánchez, A., 2018. Complete mitochondrial genome of the Iberian Mole *Talpa occidentalis* (Talpidae, Insectivora) and comparison with *Talpa europaea*. *Genetica*, 146(1), 415-423.
- Harper, L.R., Handley, L.L., Carpenter, A.I., Ghazali, M., Di Muri, C., Macgregor, C.J., Logan, T.W., Alan, L., Beithaupt, T., Lire, D.S., McDevitt, A.D., and Hänfling, B., 2019. Environmental DNA (eDNA) metabarcoding of pond water as a tool to survey conservation and management priority mammals. *Biological conservation*, 238(1), 108225.
- Harris, R.L., and Nicol, S.C., 2010. The effectiveness of hair traps for surveying mammals: results of a study in sandstone caves in the Tasmanian southern midlands. *Australian Mammalogy*, 32(1), 62-66.
- Hebert, P.D., Cywinska, A., Ball, S.L., and DeWaard, J.R., 2003a. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the royal society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1512), 313-321.
- Jamon, M., 1985. Le partage de l'espace chez le mulot et son rôle dans la dynamique des populations. *Organisation sociale chez les vertébrés*, 1(38), 167-180.
- Jamon, M., 1986. The dynamics of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations in the Camargue, *Journal of Zoology*, 208(4), 569-582.

- Jamon, M., 1988. Gestion individuelle et partage social de l'espace chez *Apodemus sylvaticus* en Camargue. *Science et techniques de l'animal de laboratoire, Société Française d'Expérimentation Animale*, 13(1), 65-69.
- Kassambara, A., 2021. rstatix: Pipe-friendly framework for basic statistical tests. R package version 0.7.0.
- Kirkland, G.L., Sheppard, P.K., Shaughnessy, M.J., and Woleslagle, B.A., 1998. Factors influencing perceived community structure in nearctic forest small mammals. *Acta Theriologica*, 43(2), 121-135.
- Kohn, M.H., York, E.C., Kamradt, D.A., Haught, G, Sauvajot, R.M., and Wayne, R.K., 1999. Estimating population size by genotyping faeces. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266(1420), 657-663.
- Lagos, V.O., Contreras, L.C., Meserve, P.L., Gutiérrez, J.R., and Jaksic, F.M., 1995. Effects of predation risk on space use by small mammals: a field experiment with a Neotropical rodent, *Oikos*, 74(2), 259-264.
- Lavin, J.V., 2022. Environmental DNA metabarcoding and citizen science as a cost-effective and rapid tool for monitoring terrestrial mammalian species. (Doctoral dissertation), University of Salford, United Kingdom, 24 p.
- Léger, F., et Ruelle, S., 2010. La répartition de la Genette en France. *Faune Sauvage*, 287(1), 16-22.
- Le Louarn, H., 1974. Intérêt de l'étude du régime alimentaire des rapaces par l'examen des pelotes de réjection. *Revue Forestière Française*, 26(5), 361-368.
- Lenth, R., Buerkner, P., Herve, M., Love, J., Riebl, H., and Singmann, H., 2020. Emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means.
- Le Quilliec, P., and Croci, S., 2006. Piégeage de micromammifères : une nouvelle boîte-dortoir pour le piège non vulnérant INRA. *Cahier des Techniques de l'INRA*, 125-128.
- Lim, M., Blanc, F., Michaux, J., Pigneur, L.M., Gillet, F., Marc, D., Poncet, E., and Némoz, M., 2021. Étude comparative de la densité et du déplacement des Desmans des Pyrénées *Galemys pyrenaicus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) par une méthode non invasive. *Naturae*, 17(1), 233-242.
- Lima, M., Stenseth, N.C., Leirs, H., and Jaksic, F.M., 2003. Population dynamics of small mammals in semi-arid regions: a comparative study of demographic variability in two rodent species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1528), 1997-2007.
- Lin, Y.T.K., and Batzli, G.O., 2001. The influence of habitat quality on dispersal, demography, and population dynamics of voles. *Ecological Monographs*, 71(2), 245-275.
- Loggins, A.A., Shrader, A.M., Monadjem, A., and McCleery, R.A., 2019. Shrub cover homogenizes small mammals' activity and perceived predation risk. *Scientific reports*, 9(1), 16857.
- Lukacs, P.M., and Burnham, K.P., 2005. Review of capture-recapture methods applicable to non-invasive genetic sampling. *Molecular ecology*, 14(13), 3909-3919.
- Marchesi, P., Maddalena, T., Blant, M. et Holzgang, O., 2004 Situation des petits carnivores en Suisse et bases pour un programme de monitoring national. Rapport final Faune Concept, par le bureau Drosera SA, Sion. *OFEFP & SGW/SSBF*, 66p.

- Massoud, D., Lao-Pérez, M., Ortega, E., Burgos, M., Jiménez, R., and Barrionuevo, F.J., 2021. Divergent seasonal reproductive patterns in syntopic populations of two murine species in southern Spain, *Mus spretus* and *Apodemus sylvaticus*. *Animals*, 11(2), 1-16.
- Mazurkiewicz, M., 1991. Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands. *Acta Theriologica*, 36(3-4), 207-227.
- McCallum, J., 2013. Changing use of camera traps in mammalian field research: habitats, taxa and study types. *Mammal Review*, 43(3), 196-206.
- Mena, J.L., Yagui, H., Tejeda, V., Bonifaz, E., Bellemain, E., Valentini, A., and Lyet, A., 2021. Environmental DNA metabarcoding as a useful tool for evaluating terrestrial mammal diversity in tropical forests. *Ecological Applications*, 31(5), e02335.
- Monterroso, P., Alves, P.C., and Ferreras, P., 2014. Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 1403-1417.
- Montgomery, W.I., 1989a. Population regulation in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. I. Density dependence in the annual cycle of abundance. *Journal of Animal Ecology*, 58(2), 465-475.
- Mos, J., and Hofmeester, T.R., 2020. The Mostela: an adjusted camera trapping device as a promising non-invasive tool to study and monitor small mustelids. *Mammal Research*, 65(4), 843-853.
- Nams, V.O., and Gillis, E.A., 2003. Changes in tracking tube use by small mammals over time. *Journal of Mammalogy*, 84(4), 1374-1380.
- Nicolas, V., Hugot, J.P., and Cornette, R., 2021. New data on the distribution of the two mole species *Talpa aquitania* Nicolas, Matinez-Vargas and Hugot, 2017 and *T. europaea* Linnaeus, 1758 in France based on museum and newly collected specimens. *Zoosystema*, 43(24), 585-617.
- Oddy, D.M., Stolen, E.D., Gann, S.L., Legare, S. A., Weiss, S.K., and Holloway-Adkins, K.G., 2018. Increasing detection by reducing disturbance and excluding nontarget small mammal species: an occupancy study approach. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 9(2), 383-392.
- Orsini, P., 1978. Étude de la répartition et de l'écologie des micromammifères de la région Provence-Côte d'Azur par les pelotes de réjection de la Chouette effraie (*Tyto alba*). *Rapport de Certificat en écologie et génétique*. Nice. 15 p.
- Orsini, P., 1979a. Recherche sur les rongeurs de quelques formations à chênes du Midi de la France. *DEA, Écologie générale et appliquée*, Montpellier, 60 p.
- Orsini, P., 1981. Premiers échantillonnages de micromammifères en Provence. *Mammalia*, 42(2), 188-197.
- Orsini, P., Cassaing, J., Duplantier, J.M., and Croset, H., 1982. Premières données sur l'écologie des populations naturelles de souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Ruttly dans le Midi de la France. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 36(3), 321-336.
- Orsini, P., 1986. Premier inventaire des micromammifères du Parc National du Mercantour. Rapport dactylographié, Parc National du Mercantour, Nice, 43 p.
- Orsini, P., 1990. Richesse, diversité et abondance des peuplements de micromammifères des Alpes-Maritimes. *Vie et Milieu/Life and Environment*, 40(2-3), 229-233.

Orsini, P., et Poitevin, F., 1984. Essai de caractérisation de la région méditerranéenne française à partir du régime alimentaire de la Chouette Effraie (*Tyto alba*). In : Rapinyaires Mediterranis II. CRPR, 221-229

Palomares, F., Godoy, J.A., Piriz, A., O'Brien S.J., and Johnson, W.E., 2002. Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the Iberian lynx. *Molecular ecology*, 11, 2171-2182.

Paull, D.J., Claridge, A.W., and Cunningham, R.B., 2012. Effective detection methods for medium-sized ground-dwelling mammals: a comparison between infrared digital cameras and hair tunnels. *Wildlife Research*, 39(6), 546-553.

Pearson, D.E., and Ruggiero, L.F. 2003. Transect versus grid trapping arrangements for sampling small-mammal communities. *Wildlife Society Bulletin*, 31(2),454-459.

Poitevin, F., and Quéré, J.P., 2018. Insectivores et Rongeurs du Sud de la France, *Éditions Écologistes de l'Euzière*, Prades-le-lez, 408 p.

Prodon, R., Fons, R., and Athias-Binche, F., 1987. The impact of fire on vertebrates in Mediterranean area. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 58(1), 221-233.

Read, V.T., Malafant, K.W.J., and Myers, K., 1988. A comparison of grid and index-line trapping methods for small mammal surveys. *Wildlife Research*, 15(6), 673-687.

Reiners, T.E., Encarnação, J.A., and Wolters, V., 2011. An optimized hair trap for non-invasive genetic studies of small cryptic mammals. *European Journal of Wildlife Research*, 57(1), 991-995.

Richard, N., 2018. Inventaire des micromammifères de la Réserve Naturelle

Régionale des Gorges du Gardon, Rapport de stage Master 1 Génie de l'Environnement Naturel, Université de Reims Champagne-Ardenne, UFR Sciences Exactes et Naturelles, *Faune Sauvage et Environnement*, 67 p

Rigoudy, N., Dussert, G., Benyoub, A., Besnard, A., Birck, C., Boyer, J., Bollet, B., Bunz, Y., Caussimont, G., Chetouane, E., Carriburu, J.C., Cornette, P., Delestrade, A., De Backer, N., Dispan, L., Le Barh, M., Duhayer, J., Elder, J.F., Fanjul, J.B., Fonderflick, J., Froustey, N., Garel, M., Gaudry, W., Gérard, A., Gimenez, O., Hemery, A., Hemon, A., Jullien, J.M., Knitter, D., Malafosse, I., Margien, M., Ménard, L., Ouvrier, A., Pariset, G., Prunet, V., Rabault, J., Randon, M., Raulet, Y., Régnier, A., Ribière, R., Ricci, J.C., Ruelle, J., Schneylin, Y., Sentilles, J., Siefert, N., Smith, B., Terpereau, G., Touchet, P., Thuiller, W., Uzal, A., Vautrain, V., Vimal, R., Weber, J., Spataro, B., Miele, V., Chamaille-Jammes, S., 2023. The DeepFaune initiative: a collaborative effort towards the automatic identification of the European fauna in camera-trap images. *European Journal of Wildlife Research*, 69(113), 1-12.

Ruiz-González, A., Rubines, J., Berdión, O., and Gómez-Moliner, B.J., 2008. A non-invasive genetic method to identify the sympatric mustelids pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*): preliminary distribution survey on the northern Iberian Peninsula. *European Journal of Wildlife Research*, 54(2), 253-261.

Saint-Girons, M.C., et Spitz, F., 1966. A propos de l'étude des micromammifères par l'analyse des pelotes de rapaces. Intérêt et limites de la méthode. *Terre et Vie*, (1), 3-18.

Sarmiento, P.B., Cruz, J., Eira, C., and Fonseca, C., 2011. Modeling the occupancy of sympatric carnivorans in a Mediterranean ecosystem. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 119-131.

Souret, L., et Riols, C., 2018 Étude du régime alimentaire de la Genette commune (*Genetta genetta*) et de sa répartition en région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Faune PACA Publication*, 79, 53 p.

Spitz, F., 1969. Echantillonnage des populations de petits mammifères, *In: Lamotte et Bourlière, Problèmes d'écologie*, Masson, 153-188.

Spitz, F., Le Louarn, H., Foulet, A., et Dassoxtville, B., 1974. Standardisation des piégeages en lignes pour quelques espèces de Rongeurs. *Terre et Vie*, 28(4), 564-578.

Steele, B.B., Bayn Jr, R.L., and Grant, C.V., 1984. Environmental monitoring using populations of birds and small mammals: analyses of sampling effort. *Biological Conservation*, 30(2), 157-172.

Sunyer, P., Muñoz, A., Mazerolle, M.J., Bonal, R., and Espelta, J.M., 2016. Wood mouse population dynamics: Interplay among seed abundance seasonality, shrub cover and wild boar interference. *Mammalian Biology*, 81(1), 372-379.

Swan, M., Di Stefano, J., Christie, F., Steel, E., and York, A., 2014. Detecting mammals in heterogeneous landscapes: implications for biodiversity monitoring and management. *Biodiversity and Conservation*, 23(1), 343-355.

Torre, I., and Díaz, M., 2004. Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica*, 25(3), 137-142.

Torre, I., Arrizabalaga, A., and Flaquer, C., 2004. Three methods for assessing richness and composition of small mammal communities. *Journal of Mammalogy*, 85(3), 524-530.

Torre, I., Peris, A., and Tena, L., 2005. Estimating the relative abundance and temporal activity

patterns of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) by remote photography in Mediterranean post-fire habitats. *Galemys*, 17(NE), 51-52.

Torre, I., Raspall, A., Arrizabalaga, A., and Díaz, M., 2018. SEMICE: An unbiased and powerful monitoring protocol for small mammals in the Mediterranean region. *Mammalian Biology*, 88(1), 161-167.

Torre, I., Jaime-González, C., and Díaz, M., 2022. Habitat suitability for small mammals in mediterranean landscapes: How and why shrubs matter. *Sustainability*, 14(3), 1562.

Treussier, M., 1975. Contribution à l'étude du peuplement micromammalien de l'Aigoual et des Causses (Doctoral dissertation), Université de Montpellier, Montpellier, 174 p.

Treussier, M., 1977. Dynamics of a population of field mouse. *Acta Theriologica*, 22(12), 207-214.

Waits, L.P., and Paetkau, D., 2005. Non-invasive genetic sampling tools for wildlife biologists: a review of applications and recommendations for accurate data collection. *The Journal of Wildlife Management*, 69(4), 1419-1433.

Wheeler, R.E., and Torchiano, M., 2016. Permutation tests for linear models in R. *The Comprehensive R Archive Network*, 1(2), 1-36.

Welbourne, D.J., MacGregor, C., Paull, D., and Lindenmayer, D.B., 2015. The effectiveness and cost of camera traps for surveying small reptiles and critical weight range mammals: a comparison with labour-intensive complementary methods. *Wildlife Research*, 42(5), 414-425.

Williams, S.E., Marsh, H., and Winter, J., 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology*, 83(5), 1317-1329.

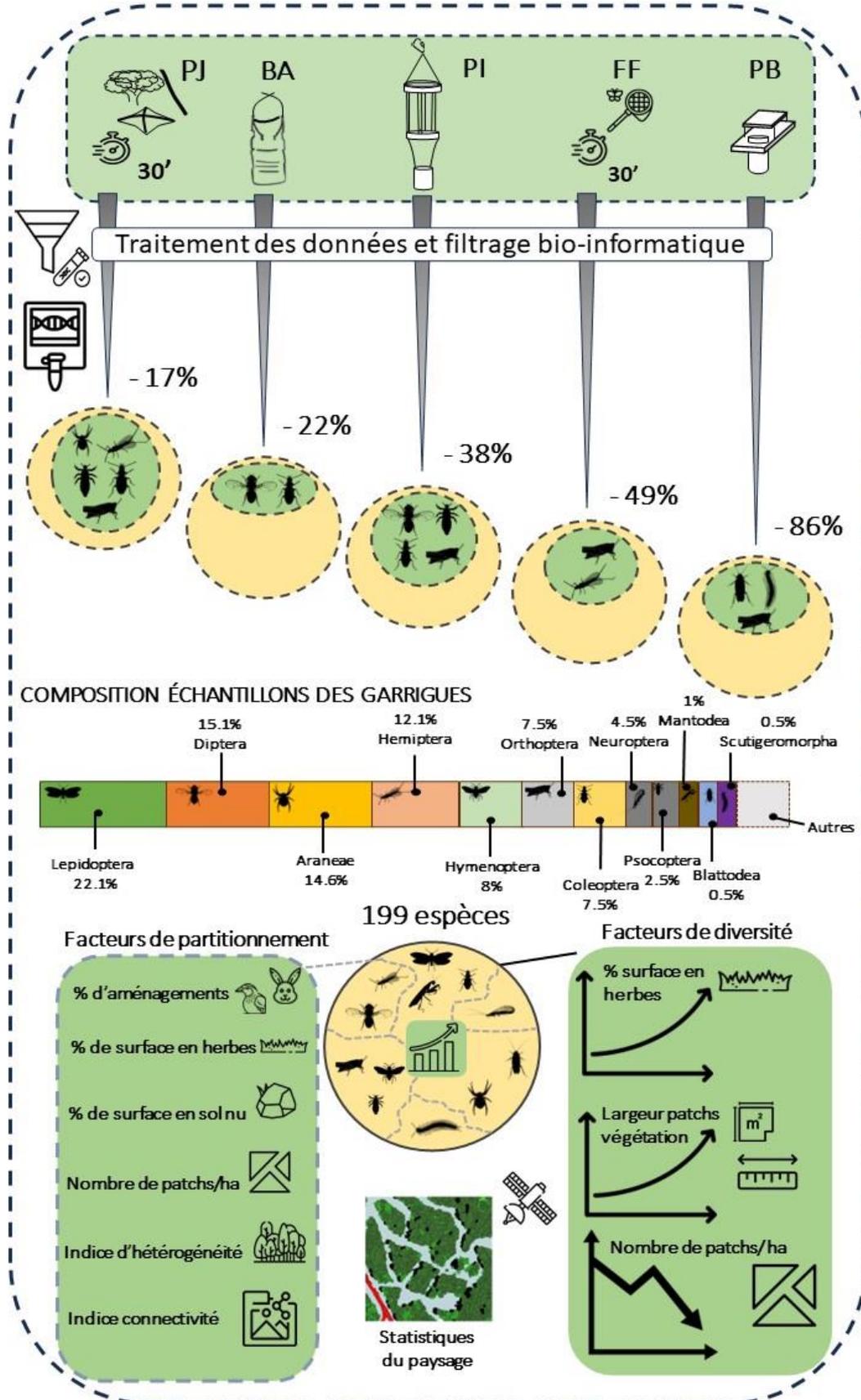


## Chapitre 4. Communautés des macro-arthropodes terrestres et volants

Caractérisation innovante des assemblages d'arthropodes par *metabarcoding* : comparaisons des méthodes de piégeage en garrigues aménagées et non aménagées.



Avec la collaboration de Guillaume Queney, Cécile Kaerle, ANTAGENE (La Tour-de-Salvagny, Lyon, France), Éric Sardet, parataxonomiste indépendant, Insecta (Sanilhac, France), Stéphane Aulagnier, CEFS (INRAE, Toulouse, France), Laurent Pelozuelo, LEFE (CNRS, Toulouse, France), Jean-Claude Ricci, IMPCF (Vergèze, France) et l'ensemble des équipes successives de terrain de l'IMPCF : Guillaume Aizac, Élodie Balandraud, Mathieu Crétet, Thomas Cruz, Quentin Gaulé, Rozenn Gouache et Frédéric Moreau.



Principaux résultats sur les macro-arthropodes terrestres

## Résumé

Les régions méditerranéennes reconnues comme *hotspot* de biodiversité s'exposent à des transformations rapides de leurs paysages, notamment à une augmentation de la densité de la végétation arbustive. Cette situation met en péril le devenir des écosystèmes agricoles méditerranéens et condamne les espèces inféodées à s'adapter aux paysages en mutation qui tendent vers une fermeture généralisée. L'objectif de cette étude visait à développer une nouvelle méthode d'inventaire de collecte associé à la détermination des spécimens de macro-arthropodes par *metabarcoding* en réponse des initiatives de gestion de l'habitat de garrigues pour la petite faune gibier. L'étude se focalise sur l'analyse de la composition des communautés de macro-arthropodes en exploitant des échantillons collectés dans trois garrigues du Sud-Est de la France. L'approche de *metabarcoding* a permis de caractériser 199 espèces des macro-arthropodes à partir de 276 échantillons exploitables, principalement composés d'Arachnides, de Lépidoptères et de Diptères. L'analyse par échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) basée sur les distances de Bray-Curtis a révélé des estimations très divergentes de la composition des communautés de macro-arthropodes dans les échantillons en fonction de la méthode de collecte utilisée et les sites d'étude. Dans le paysage local, les pourcentages de surfaces aménagées, le nombre moyen de *patches*, la proportion de surface en herbe et de sol nu étaient des facteurs explicatifs importants de l'organisation des macro-arthropodes dans les échantillons. De plus, la diversité des espèces de macro-arthropodes était corrélée positivement avec la proportion de surface en herbe et la largeur moyenne des *patches* dans les stations d'échantillonnage tandis que le nombre moyen de *patches* d'habitat exerçait un effet réducteur sur la diversité. Nous concluons que dans certaines conditions, les zones de garrigues aménagées peuvent agir comme des « structures-clés » pour la conservation des macro-arthropodes, au-delà des bénéfices déjà démontré pour les espèces de petit gibier. Ces résultats soulignent également le potentiel du *metabarcoding* pour la biosurveillance et l'évaluation de la biodiversité des écosystèmes restaurés.

**Mots-clés.** — techniques d'inventaire, *metabarcoding*, macro-arthropodes, richesse spécifique, garrigues, aménagement.

*Dans la section méthodologique de ce chapitre, nous présenterons seulement les hypothèses de travail et les démarches d'analyses envisagées sur les données. La méthode d'échantillonnage, les matériels utilisés ainsi que la procédure opérationnelle sont présentés dans la section B du chapitre Terrain d'étude et méthodes (Chapitre I.B.5.4).*

### Synthèse du protocole

Les prélèvements se sont étalés sur une période de deux ans, couvrant les années 2021 et 2022. Chaque année, nous avons organisé une campagne d'échantillonnage estivale (juillet-août) d'une durée de deux semaines en trois passages, simultanément dans quatre stations d'un hectare, et respectivement dans les zones aménagées et les zones non aménagées de chaque site, incluant un relevé hebdomadaire intermédiaire. Sur chaque station, cinq méthodes de piégeage ciblant les macro-arthropodes terrestres et volants ont été utilisées, relevant des méthodes de chasse passive ou active traditionnellement employée dans les études relatives à l'arthropofaune : une chasse passive avec le déploiement dans chaque station d'une série de « pitfalls » et de pièges à interception : **(i) la bouteille appâtée** (n=5), **(ii) le pot de Barber** (n=5), **(iii) le piège à interception CROSSTRAP® MINI avec pot collecteur** (n=2), placés au sol et dans la végétation aérienne. Ensuite, la seconde partie était dédiée à la chasse active avec, **(vi) un filet fauchoir** pendant 30 minutes par le balayage de la végétation basse (<1m), puis à l'aide **(v) d'un parapluie japonais** pendant 30 minutes par des battements de la végétation haute ( $\pm$  1-2 m). Les matinées étaient consacrées au piégeage passif, alors que les après-midis étaient dédiées à la chasse active, sur les mêmes stations visitées le matin même. Les méthodes de collecte adoptées suivent une approche d'échantillonnage intensive sur un laps de temps mesuré (30 minutes) ou un nombre de capteurs-pièges déployés sur une superficie d'échantillonnage limitée (un hectare). Nous avons utilisé le *metabarcoding* pour faciliter l'identification taxonomique.

## Les objectifs et les hypothèses de travail

Dans cette étude, il convenait de mesurer la richesse spécifique et de caractériser l'organisation des peuplements des macro-arthropodes dans trois garrigues et de les comparer entre des zones aménagées et des zones non aménagées. Bien qu'aucune méthode standardisée ne soit aujourd'hui disponible pour satisfaire un inventaire complet des peuplements des macro-arthropodes dans les garrigues, une étude comparative est proposée pour évaluer les performances de chaque type de pièges utilisé, sur la base d'indicateur taxonomique mesurés dans les échantillons et d'une comparaison de similarité des captures à partir du *metabarcoding*. Les données recueillis sur deux années ont été examinées pour répondre à deux questions fondamentales : (i) les méthodes de capture sont-elles adéquates pour évaluer les relations entre la qualité de l'habitat aménagée et la structure des peuplements de macro-arthropodes des garrigues ; (ii) les données obtenues à partir des cinq méthodes de captures convergent-elles vers une approximation réaliste des peuplements de macro-arthropodes des garrigues ou présentent-elles des divergences ? Les performances et les biais méthodologiques d'échantillonnage des matériels de piégeage utilisés ont donc été comparés et discutés.

Par ailleurs, grâce à la technique du *metabarcoding* et aux statistiques du paysage, nous avons exploré l'effet d'une ou plusieurs variables environnementales mesurées des garrigues sur la distribution spatiale et la diversité des macro-arthropodes dans les zones aménagées et les zones non aménagées. Nous avons formulé l'hypothèse que les zones de garrigues abritaient des communautés des macro-arthropodes riches et fonctionnelles, incluant de nombreuses variantes sur la répartition et la composition taxonomique dès l'échelle stationnaire. Parce que ces espèces ont une faible capacité de dispersion et une durée de vie limitée, la qualité de l'habitat doit être un critère de répartition prépondérant. De ce fait, il convient de vérifier si les actions de gestion des milieux par la réouverture de la végétation, par réorganisation de la strate horizontale et verticale sous forme de *patches*<sup>23</sup> d'habitats peuvent être des paramètres explicatifs de répartition spatiale et de diversité chez les macro-arthropodes dans les garrigues.

---

<sup>23</sup> Le *patch* ou tache d'habitat fait référence à l'unité fonctionnelle d'une espèce où persiste les ressources vitales disponibles pour son maintien et sa survie.

## 4.1. Synthèse de connaissances

### 4.1.1. Écologie du paysage et relations habitats-espèces

Dans les écosystèmes, les macro-arthropodes terrestres rampants et volants peuvent être utilisés comme des marqueurs écologiques des milieux perturbés et leur petite taille les rend sensibles aux conditions locales de l'environnement (McGeoch *et al.*, 2011 ; Gerlach *et al.*, 2013). Ce groupe taxonomique est de ce fait reconnu comme une composante importante de la biodiversité mesurable, en particulier dans les milieux agricoles (*e.g.* Judt *et al.*, 2019 ; Massaloux, 2020 ; Porter *et al.*, 2022) et forestiers (Sirami *et al.*, 2008b ; Sola *et al.*, 2016). Certaines espèces d'invertébrés manifestent une affinité particulière pour les parcelles à végétation dense. Ces habitats peuvent fournir une multitude de biens et services pour ces espèces — un abri, un site de pontes, une protection contre des prédateurs — tandis que d'autres les évitent parce qu'elles n'y retrouvent pas les ressources attendues (Schmitz, 1998 ; Mazia *et al.*, 2006). En outre, la diversité des préférences écologiques au sein des guildes de macro-arthropodes peut apporter des bio-indications pertinentes sur les perturbations environnementales, en particulier leur utilité en tant qu'indicateurs de la structure du paysage (Burel et Baudry, 1999). Il existe notamment des preuves suggérant que la mesure de variables structurelles de la végétation à des échelles spatiales spécifiques est nécessaire pour distinguer les patterns écologiques de l'habitat qui agissent sur la diversité compositionnelle des assemblages de macro-arthropodes dans le paysage (*e.g.* Halaj *et al.*, 2000 ; Tanabe *et al.*, 2001). Par exemple, il a été observé dans un habitat donné, que l'abondance et la diversité des taxons pouvaient être étroitement associées à la présence des "structures-clés" (Tews *et al.*, 2004). Dans les modèles paysagers, ces structures fournissent des ressources et un abri à diverses guildes trophiques. Par conséquent, identifier et préserver ces structures clés dans la végétation peut s'avérer être une étape fondamentale dans le cadre des efforts de conservation de la biodiversité et de l'aménagement des milieux.

### 4.1.2. Méconnaissances taxonomiques et mise à l'écart des invertébrés dans les politiques de conservation

L'état actuel des connaissances montre que la représentation incomplète des invertébrés dans les schémas d'expertise de terrain peut remettre en question la validité des mesures de

conservation prises à l'échelle des écosystèmes (*e.g.* Cardoso *et al.*, 2011, 2012 ; Stork, 2018). En effet, les connaissances sur les macro-arthropodes terrestres restent limitées à quelques groupes facilement observables : Odonates, Orthoptères et Rhopalocères (Iorio *et al.*, 2022), principalement en raison du manque de spécialistes de terrain et de moyens financiers, auxquels s'ajoutent les nombreuses lacunes ou les difficultés techniques pour l'identification taxonomique des spécimens par morphométrie conventionnelle (May, 2010 ; Cardoso *et al.*, 2011). Or, bien que des déclin alarmants aient été mentionnés (*e.g.* Hallmann *et al.*, 2017 ; Seibold, *et al.*, 2019) ce *phylum* est souvent oublié des études d'impact et suscite peu d'intérêt pour la société alors qu'ils sont fondamentaux, autant pour la définition des mesures de conservation futures que pour l'acquisition de nouvelles connaissances de la systématique et de la phylogénie des espèces ou bien des services écosystémiques (Mammola *et al.*, 2020 ; Iorio *et al.*, 2022).

#### 4.1.3. Apports et limites des technologies biomoléculaires pour l'inventaire taxonomique

Depuis une vingtaine d'années, l'avènement des techniques moléculaires comme le *metabarcoding* offre de nouvelles opportunités pour l'inventaire du vivant et de la biosurveillance (Pompanon *et al.*, 2011 ; Taberlet *et al.*, 2012 ; Drummond *et al.*, 2015 ; Creer *et al.*, 2016 ; Deiner *et al.*, 2017 ; Liu *et al.*, 2020). Cet outil moderne permet de soutenir la recherche sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, incluant des problématiques d'études liées à l'évaluation de l'impact environnemental et de la conservation (*e.g.* Kelly *et al.*, 2014 ; Deiner *et al.*, 2017). Il représente aussi un bon compromis vis-à-vis des contraintes budgétaires et des lourdeurs logistiques liées à l'emploi des méthodes d'identifications morphométriques conventionnelles. En règle générale, l'inventaire des communautés d'insectes et d'autres invertébrés débute par l'échantillonnage sur le terrain, au moyen de diverses techniques de collecte actives ou passives (Bonneil *et al.*, 2009 ; Masloski, 2014 ; Samways *et al.*, 2007). L'ADN des spécimens est ensuite extrait des échantillons, puis amplifié par le biais de la réaction de polymérisation en chaîne (PCR), séquencé et enfin soumis à une étape de détermination via une plateforme de séquençage de nouvelle génération à haut débit (*e.g.* Mata *et al.*, 2021). Cette prouesse technologique et scientifique donne aujourd'hui la possibilité de connaître à résolution taxonomique variable, l'identité d'une large communauté de macro-arthropodes échantillonnés en milieu naturel (Lamb *et al.*, 2018 ; Liu

*et al.*, 2020 ; van Klink *et al.*, 2022), moins couteuse et plus rapide que l'expertise traditionnelle par morphométrie et pour un effort limité (Braukmann *et al.*, 2019 ; Marquina *et al.*, 2019).

Aujourd'hui la détection et la détermination taxonomique à partir d'ADN acquis dans l'environnement montrent de nombreuses performances bien documentées, au point de surpasser les autres techniques d'inventaires conventionnelles (Watts *et al.*, 2019), les biais des différents protocoles d'échantillonnage, de traitements et d'analyses lié au *metabarcoding* sont souvent discutés (*e.g.* Thomsen et Willerslev, 2015 ; Braukmann *et al.*, 2018 ; Li *et al.*, 2023). Généralement, le traitement bio-informatique des données génétiques comprend diverses étapes de filtrage de qualité et de fiabilité, au cours desquelles des chimères ou des artefacts d'ADN induits pendant la PCR, ou même des contaminations croisées entre les échantillons peuvent apparaître, et ainsi affecter la précision des assignations taxonomiques (Brandt, 2020). Par exemple, les limitations du *metabarcoding* résident souvent dans sa capacité à détecter toutes les espèces présentes dans un échantillon poolé. La caractérisation génétique de la communauté nécessite des précautions d'interprétations car la biomasse corporelle d'un individu varie d'une espèce collectée à l'autre, et même d'un stade de développement à l'autre, augmentant ainsi les risques de masquer celles avec un plus faible nombre de copies d'ADN cible contenu dans l'échantillon (Elbrecht *et al.*, 2017). Par ailleurs, les différents traitements méthodologiques supplémentaires liés aux objectifs d'une étude peuvent aussi en affecter les conclusions, en particulier lorsqu'il s'agit de supprimer les séquences de faibles abondances (*e.g.* Murray *et al.*, 2015 ; Thomsen et Willerslev, 2015). Enfin, il arrive parfois que le manque de séquences de référence dans les banques utilisées pour réaliser les assignations taxonomiques limite la profondeur de résolution du *metabarcoding* (Kvist, 2013).

#### 4.1.4. Défis méthodologiques de l'échantillonnage des macro-arthropodes en garrigues

L'échantillonnage des communautés de macro-arthropodes par voie moléculaire s'avère être une tâche difficile et, pour garantir une interprétation fiable des résultats, il est essentiel de bien identifier les artefacts et les sources potentielles de biais méthodologiques issues des divers protocoles d'échantillonnage et des méthodes de traitement des données sur les

résultats obtenus (Bonneil *et al.*, 2009 ; Samways *et al.*, 2010a). Plusieurs études relèvent le manque de standardisation et d'évaluation objective des méthodes utilisées pour un échantillonnage de la diversité des macro-arthropodes dans une végétation particulièrement contrastée (Buffington et Redak 1998 ; Wikars *et al.*, 2005 ; Doxon *et al.*, 2011 ; Swart *et al.*, 2017). Il convient d'évoquer les nombreuses opportunités pour développer les connaissances scientifiques et naturalistes des macro-arthropodes terrestres et volants présents dans l'une des régions méditerranéennes les plus riches en diversité d'espèces (Myers *et al.*, 2000). L'adoption d'une série de mesures pour espérer parvenir à un échantillonnage exhaustif des peuplements de macro-arthropodes dans plusieurs types de végétation doit être envisagée (Standen, 2000 ; Hyvärinen *et al.*, 2006 ; Masloski, 2014). En principe, les méthodes sont utilisées pour la collecte de quelques taxons d'intérêt et les techniques d'échantillonnage tiennent compte des comportements biologiques des spécimens ciblés (McGavin, 1997) mais aussi de la taille (Doxon *et al.*, 2011) ou encore des conditions météorologiques (New, 1998). De nombreuses recommandations émanant de la communauté scientifique et naturalistes suggèrent de recourir à une combinaison de divers types de pièges afin d'assurer une collecte exhaustive, même pour un seul taxon (*e.g.* Buffington et Redak, 1998 ; Hyvärinen *et al.*, 2006 ; Randel *et al.*, 2006 ; Doxon *et al.*, 2011).

## 4.2. Matériels et méthodes

### 4.2.1. Traitement de données

Le jeu de données fournit une traçabilité complète du processus de collecte des échantillons, classés par catégorie de pièges, dans les sites d'étude et dans les zones, jusqu'à l'identification taxonomique par *metabarcoding* des échantillons composés de spécimens en vrac poolés. Chaque échantillon correspond au contenu d'un ou plusieurs pièges du même type dans une station d'une zone et d'un site. Il contient exclusivement des informations détaillées de la taxonomie des séquences ADN à partir de matériels biologiques de macro-arthropodes amplifié, incluant des indicateurs bio-informatiques et génétiques en accord avec les objectifs de l'étude (**Section B.5.4.1**). Une assignation taxonomique des différentes séquences obtenues à partir d'un échantillon a été effectuée avec notre partenaire, le laboratoire ANTAGENE. Celui-ci a suivi la démarche classique consistant à comparer les séquences inconnues à des séquences de références stockées dans les banques GenBank et privées (**Section B.5.4.3**).

#### 4.2.2. Analyses de données

Les analyses statistiques sont réalisées avec le logiciel R v.4.3.0 (R Core Team, 2023). Des analyses descriptives ont été produites à l'aide de la librairie « *ggplot2* » pour comparer la répartition des contacts d'espèces de macro-arthropodes dans les échantillons, présentés au niveau de l'ordre dans les différents traitements : i) les types de pièges, ii) les sites d'étude, iii) les types de zones, iv) les stations échantillonnées.

Des indices de biodiversité (alpha et bêta) basés sur les données de composition d'espèces de macro-arthropodes au niveau de l'ordre ont été représentés pour chaque traitement à l'aide de diagrammes de Venn et de la librairie « *ggVennDiagram* » (Chen et Boutros, 2011). D'abord, des indices de diversité alpha d'échantillons ont été mesurés et comparés par type de pièges. La normalité des données n'étant pas vérifiée, les résultats de diversité alpha ont été soumis à des tests de Kruskal-Wallis (Myles et Wolf, 1973) avec un ajustement de correction de Bonferonni.

Pour comparer les assemblages d'espèces obtenus pour les différents traitements, nous avons calculé une matrice de distances de Bray-Curtis basée sur les abondances d'espèces de macro-arthropodes dans les échantillons (log+1), puis nous avons effectué une analyse par échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) à l'aide de la librairie R « *vegan* » (Dixon, 2003). Des analyses de similarité (ANOSIM) basées sur les distances entre les modalités incluses dans chaque traitement des échantillons ont été testées avec 999 permutations (Clarke and Green, 1988). De façon complémentaire, une analyse de variance multivariée (PermAnova) avec 999 permutations a été utilisée pour vérifier si la composition des peuplements de macro-arthropodes dans les échantillons différait entre modalités de chaque traitement (Anderson, 2014). Lorsque les résultats étaient significatifs, des analyses multiples de comparaisons par paires ont été réalisées à l'aide de la librairie « *parwiseAdonis* » avec un ajustement de correction de Holm sur les P-values (Martinez, 2019). Enfin, nous avons cherché à déterminer la liste de macro-arthropodes indicateurs au niveau de l'ordre qui étaient associées aux modalités de chaque traitement, à l'aide de la librairie R « *indicspecies* » et de la fonction « *multipatt* » avec 999 permutations (De Caceres *et al.*, 2016).

Pour décrire les caractéristiques écologiques du paysage sur chaque station échantillonnée, douze variables environnementales ont été calculées à l'aide de l'extension *LecoS* sur Qgis 3.18® (Jung, 2016). Nous avons ensuite superposé ces variables environnementales sur l'ordination d'une NMDS à l'aide de la librairie « *envfit* » pour examiner les relations entre une série d'indices statistiques du paysage mesurée sur chaque station (**Section B.5.4.3.3**) et le partitionnement des espèces de macro-arthropodes contenus dans les échantillons, pour chaque site, dans les zones aménagées et les zones non aménagées. Enfin, des tests de corrélation de Pearson ont été utilisés pour identifier les variables environnementales qui expliquaient la diversité d'espèces contenue dans les échantillons.

### 4.3. Résultats

#### 4.3.1. Collecte et qualité des échantillons

Les campagnes de terrain dans les garrigues ont permis de collecter un total de 616 échantillons d'ADN de macro-arthropodes pour un effort de 4032 journées pièges (168 pièges, 24 journées piégées). Parmi ces 616 échantillons, 514 ont été exploitables par le *metabarcoding* soit 83%. Ensuite, 238 échantillons ont été exclus du jeu de données sur l'effet d'une série de traitements bio-informatiques (**Section B.5.4.3**). Le jeu de données final contient 276 échantillons d'ADN, composés de 199 espèces de macro-arthropodes pour un total de 3 518 782 *copies*. Au total, 191 tubes-échantillons ont été exclus des analyses génétiques en raison d'un nombre de *copies* trop faibles (< 1000 *copies* de séquences ADN) pour être conservés, tandis que 47 échantillons supplémentaires ont été écartés des analyses en raison de doutes sur l'identité des espèces listées, sur avis des parataxonomistes consultés, et/ou en raison d'un manque d'informations sur leur répartition en France dans les bases de données officielles existantes (**Filtre 3, Section B.5.4.4**). Finalement, ce sont 53% des échantillons triés et traités par ANTAGENE et moi-même qui ont été conservés pour les analyses statistiques (Tableau 11). Ce sont les échantillons issus des pots de Barber et des filets fauchoirs qui étaient de moins bonne qualité pour la PCR. Les niveaux de richesses spécifiques moyens des méthodes de capture mesurés par échantillon étaient proches les uns des autres, sauf pour la méthode du parapluie japonais qui était supérieur à la moyenne des richesses spécifiques de toutes les

méthodes de captures combinés (Tableau 11). Ensemble, elles permettent en moyenne de répertorier  $3,11 \pm 0,92$  espèces de macro-arthropodes par échantillon, sous l'effet d'une série de filtres méthodologiques appliquées sur les données.

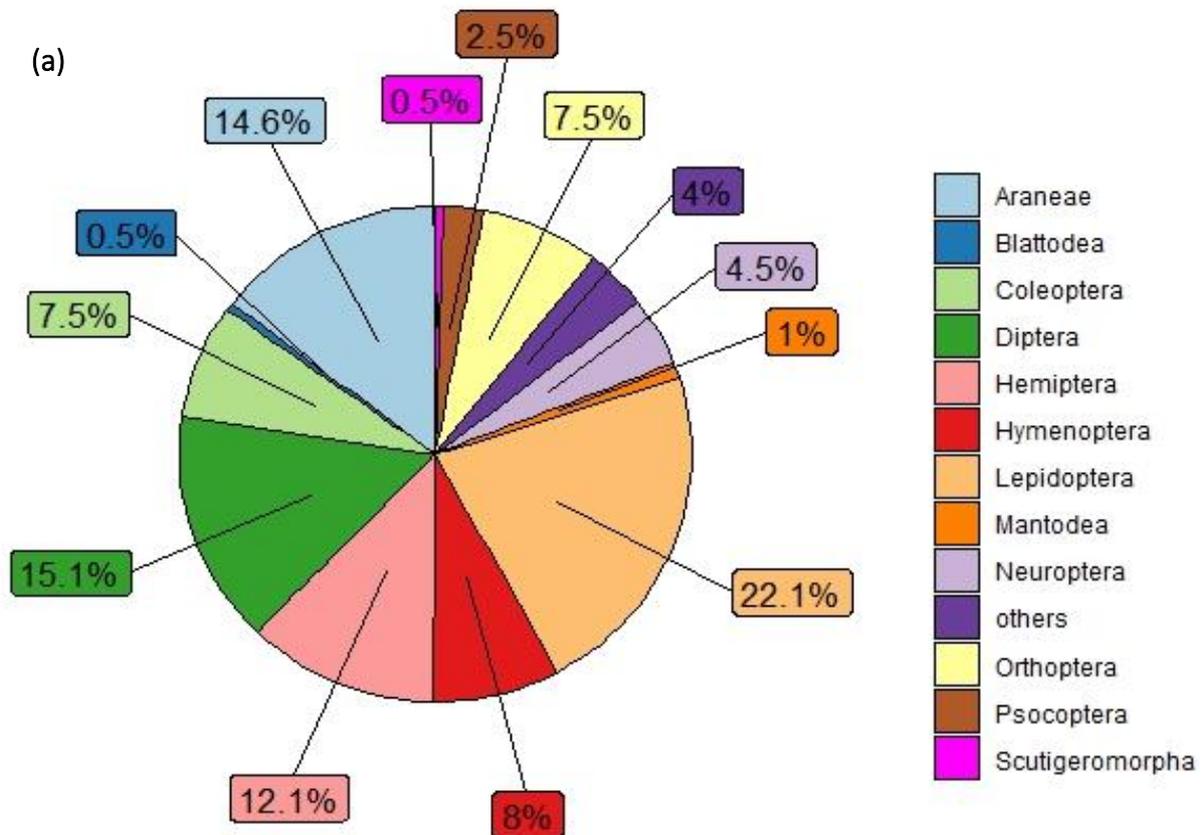
Tableau 11. — **Synthèse des échantillons traités par *metabarcoding* et conservés pour les analyses de données par type de capteur-piège.** Les échantillons ont été sélectionnés en fonction du critère de qualité des séquences génétiques, de la précision de l'assignation taxonomique, puis des données de répartition biogéographique publiées, ainsi que de l'expertise de para-taxonomistes professionnels (O. Courtin, S. Danflous, N. Henon, T. Hollingworth, C. Lebas, JP. Morel, L. Pelozuelo, E. Sardet). Les filtres méthodologiques appliqués sur les données sont présentés en détail dans la méthode générale (Section.B.5.4.3). BA= Bouteille appâtée, PB= Pot de Barber, PI= Piège à Interception, FF= Filet Fauchoir, PJ= Parapluie Japonais. Le signe « \* » signifie « nombre de passage de 30 minutes »

	PASSIFS			ACTIFS		Total
	BA	PB	PI	FF	PJ	
<b>Nombre de capteur-pièges déployés et relevés</b>	<b>240</b>	<b>240</b>	<b>96</b>	<b>72*</b>	<b>72*</b>	-
<b>Analyses génétiques des échantillons (ANTAGENE)</b>	<b>138</b>	<b>158</b>	<b>68</b>	<b>66</b>	<b>84</b>	<b>514</b>
<i>Filtre 1 : match% (<math>\geq 98\%</math>) avec résolution à l'espèce</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Filtre 2 : Nombre d'échantillons contenant des séquences en deçà du seuil d'abondance fixé</i>	19	130	19	18	5	191
<i>Filtre 3 : Avis d'expert et recherches documentées sur la biogéographie des espèces</i>	12	6	6	14	9	47
<b>Total échantillons exclus des analyses de données</b>	<b>31</b>	<b>136</b>	<b>25</b>	<b>32</b>	<b>14</b>	<b>238</b>
<b>Echantillons conservés après filtrage des données</b>	<b>107</b>	<b>22</b>	<b>43</b>	<b>34</b>	<b>70</b>	<b>276</b>
(cibles de $1000 < x < 5000$ occurrences) — qualité acceptable	17	7	10	15	8	57
(cibles de $5\ 000 < x < 10\ 000$ occurrences) — bonne qualité	23	3	13	6	12	57
(cibles $\geq 10\ 000$ occurrences) — très bonne qualité	67	12	20	13	50	162
<b>Exploitabilité des échantillons (en %)</b>	<b>78</b>	<b>14</b>	<b>62</b>	<b>51</b>	<b>83</b>	<b>53</b>
<b>Richesse spécifique moyenne par échantillon</b>	<b>2,74 ±</b>	<b>2,63 ±</b>	<b>2,69 ±</b>	<b>2,50 ±</b>	<b>4,40 ±</b>	<b>3,11 ±</b>
(nombre d'espèces moyennes ± écart-type par échantillon)	<b>0,74</b>	<b>0,69</b>	<b>0,62</b>	<b>0,80</b>	<b>1,12</b>	<b>0,92</b>
<b>Nombre total d'espèces détectées dans les échantillons</b>	<b>89</b>	<b>24</b>	<b>59</b>	<b>41</b>	<b>67</b>	<b>199</b>

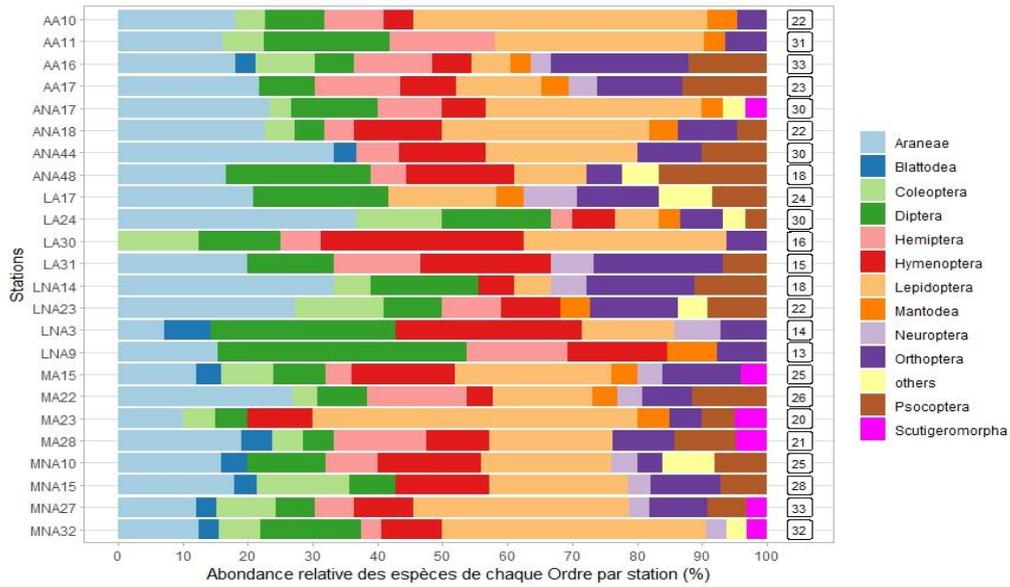
#### 4.3.2. Contenus taxonomiques des échantillons retenus

La composition des communautés représentées dans chaque échantillon a été analysée, ainsi que pour l'ensemble des communautés de macro-arthropodes des zones de garrigues aménagées et non aménagées (Figure 53a). Les listes des espèces contactées au niveau de l'ordre sont présentées en matériel supplémentaire (Tableau S1) ainsi que leurs abondances dans les échantillons dans chaque station (Tableau S2). Les échantillons contiennent

principalement des espèces appartenant aux ordres Lepidoptera (22.1%), Diptera (15.1%) et Araneae (14.6%), (Figure 53a). Quarante-six pourcents des 199 espèces détectées ne sont apparues qu'une seule fois dans les échantillons. Les niveaux d'abondance taxonomique au sein des échantillons provenant des différentes stations échantillonnées sont très divers (Figure 10b). Notons que les araignées sont absentes des échantillons de la station LA30, alors qu'aucune espèce de Lepidoptera et de Diptera n'a été détectée en LNA23, LNA9 et en ANA44 respectivement (Figure 53b). Dans l'ensemble, les échantillons proviennent des bouteilles appâtées (78%) et du parapluie japonais (83%), (Figure 53c). Les pots de Barber fonctionnent bien pour la collecte des macro-arthropodes terrestres, mais la mauvaise qualité génétique des échantillons a limité leur détection dans l'inventaire des garrigues (Tableau 11). Aucun échantillon de ce type de piège acquis à Lançon-Provence n'était exploitable par analyse génétique.



(b)



(c)

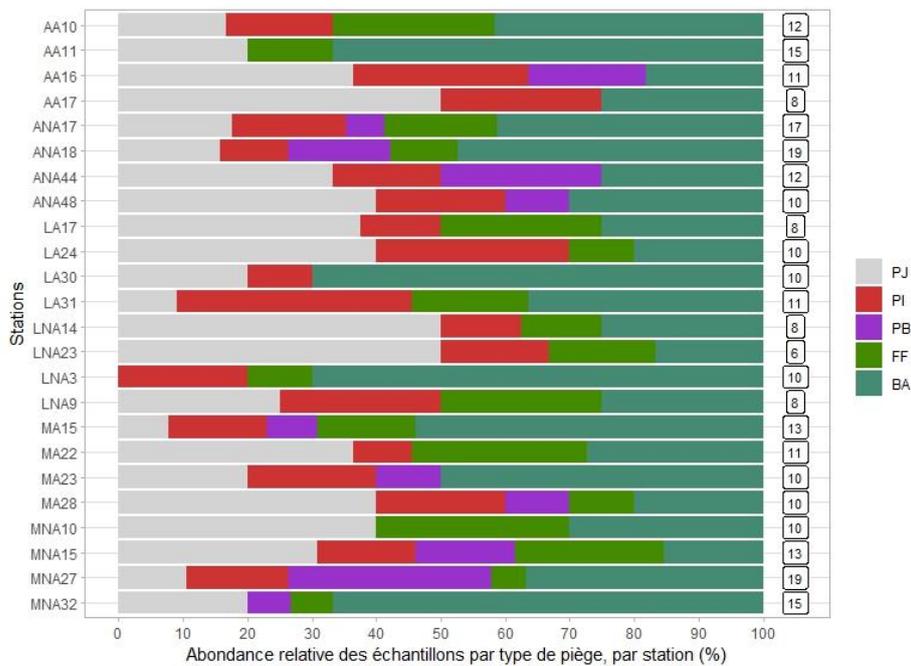


Figure 53. — Synthèse de la composition des communautés de macro-arthropodes de garrigues au niveau de l'ordre dans les échantillons. (a) Proportion d'espèces de chaque ordre contenu dans les échantillons (N=199). (b) Composition des communautés de macro-arthropodes au niveau de l'ordre dans les échantillons de chaque station. Les étiquettes présentent le nombre total d'espèces assignées aux échantillons par station. (c) Abondance d'échantillons par type de pièges dans les stations. Les étiquettes présentent le nombre total d'échantillons conservés pour les analyses par station. Le contenu des échantillons par station est présenté dans le Tableau S1. La classe « others » regroupe un cortège d'espèces à faible effectif d'apparition dans les échantillons (Thysanoptera, Julida, Pseudoscorpiones, Trombidiformes, Entomobryomorpha, Sarcoptiformes).

### 4.3.3. Comparaisons des échantillons collectés par différentes méthodes

#### 4.3.3.1. Analyses de la diversité alpha par méthode de capture

La richesse spécifique (diversité alpha) moyenne détectée dans chaque échantillon varie significativement entre les cinq méthodes de capture (Figure 54 ; Kruskal-Wallis,  $\chi^2= 36.72$ ,  $p < 0.001$ ). Aucune différence significative n'est relevée entre la diversité taxonomique des échantillons par type de piège et les sites (Figure S1a, Kruskal-Wallis,  $\chi^2= 3.39$ ,  $p= 0.18$ ). En revanche, même si les échantillons collectés par technique de piégeage ont capté autant d'espèces de macro-arthropodes dans les deux types de zones de garrigues, la richesse taxonomique moyenne des échantillons collectés par le filet fauchoir était significativement supérieure dans les zones aménagées (Figure S1b, Kruskal-Wallis, FF-zone,  $\chi^2= 5.79$ ,  $p= 0.01$ ). Cette diversité dans les zones aménagées comprend principalement des échantillons d'espèces appartenant aux ordres des Neuroptera (26,6%), des Orthoptera (25,6%), des Mantodea (25%) et des Hemiptera (13,7%).

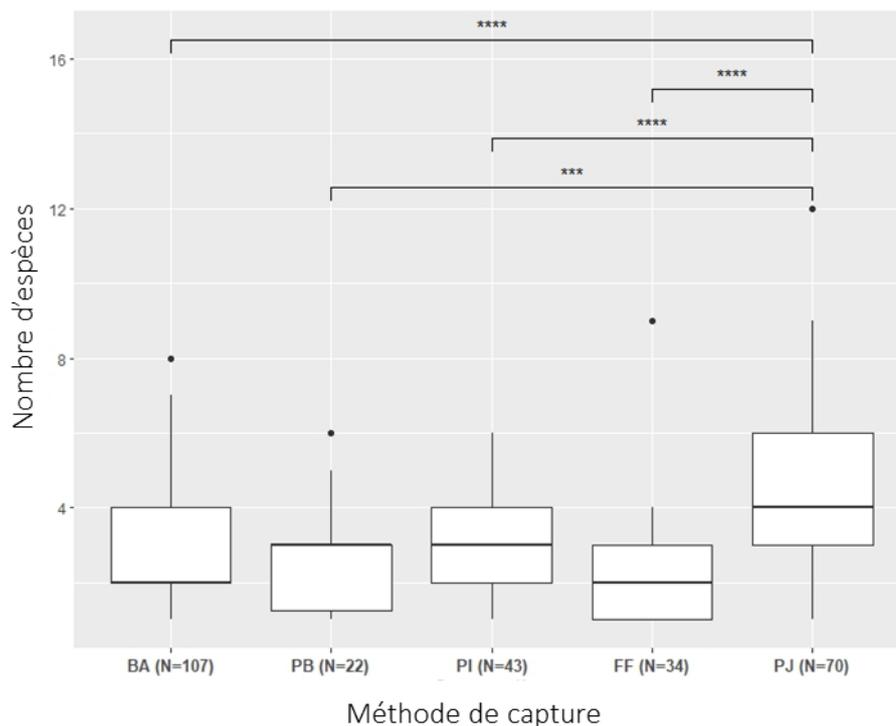
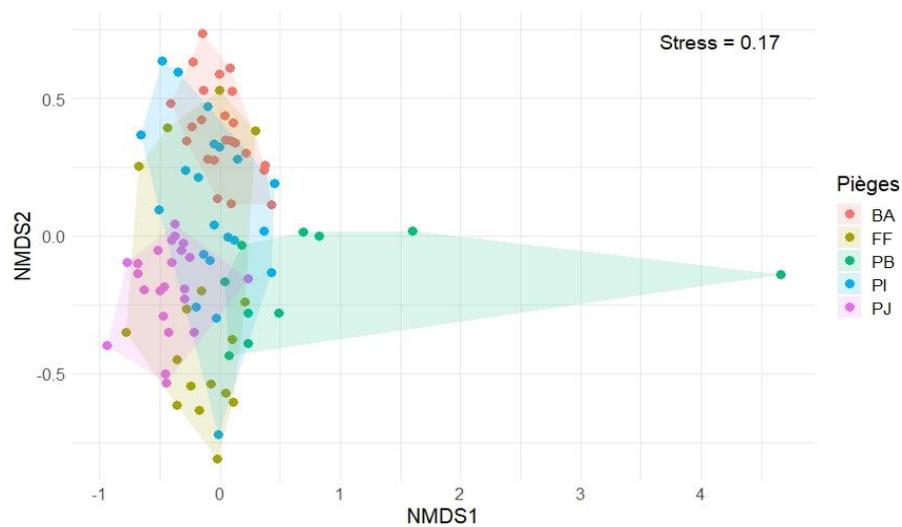


Figure 54. — Estimation de la richesse spécifique (diversité alpha) par échantillon en fonction du type de collecte (22≤N≤107). Les P-values des tests par paire de Kruskal-Wallis au seuil de significativité  $\alpha= 1\%$ , avec ajustement de correction de « Bonferonni » sont présentées sous la forme d'astérisque(s) : \*\*\*\*  $p \leq 0.001$ , \*\*\*  $p \leq 0.01$ . BA = Bouteille appâtée ; PB = Pot de Barber ; PI = Piège à interception ; FF = Filet Fauchoir ; PJ = Parapluie Japonais.

4.3.3.2. *Analyses des performances de détection des méthodes à partir des échantillons*

Bien qu'il existe un fort chevauchement, l'analyse par NMDS basée sur les distances de Bray-Curtis montre des différences significatives dans la composition des échantillons collectés en fonction de la modalité de capture des macro-arthropodes dans les 24 stations visitées (Figure 55 ; ANOSIM,  $R^2 = 0.50$ ,  $p = 0.001$ ). Chaque modalité de capture était donc un paramètre explicatif de la répartition des espèces de macro-arthropodes dans les échantillons (PermAnova,  $F = 11.90$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.001$ ). Les analyses de comparaisons multiples par paire de catégorie de pièges signalent que ces différences sont hautement significatives pour toutes les combinaisons de pièges (Figure 55).



Traitements	F	R	p. value
BA vs. FF	15	0,27	$p = 0,01$
BA vs. PI	6,48	0,13	$p = 0,01$
BA vs. PJ	28,07	0,38	$p = 0,01$
BA vs. PB	11,34	0,25	$p = 0,01$
FF vs. PI	4,46	0,10	$p = 0,01$
FF vs. PJ	10,41	0,21	$p = 0,01$
FF vs. PB	4,8	0,15	$p = 0,01$
PI vs. PJ	12,74	0,23	$p = 0,01$
PI vs. PB	5,35	0,15	$p = 0,01$
PJ vs. PB	12,76	0,28	$p = 0,01$

Figure 55. —Analyse par NMDS de la dissimilarité des communautés de macro-arthropodes dans les échantillons des stations visitées parmi les différentes méthodes de collecte, à partir d'une matrice de dissimilarité Bray-Curtis. Les analyses multiples de dissimilarité sur les données, avec ajustement de Holm sont présentées (ANOSIM, test de similitude). BA = Bouteille appâtée ; FF = Filet Fauchoir PB = Pot de Barber ; PI = Piège à interception ; PJ = Parapluie Japonais.

Les résultats génétiques démontrent la présence d'espèces caractéristiques à l'une ou l'autre modalité de capture des macro-arthropodes (Figure 56a). Les espèces appartenant aux ordres Scutigermorpha et Blattodea étaient caractéristiques des échantillons collectés dans les pots de Barber (Figure 56b ; Scutigermorpha:  $s = 0.74$ ,  $p = 0.001$  ; Blattodea:  $s = 0.56$ ,  $p =$

0.001), tandis que les espèces d'Araneae étaient plus fréquemment trouvées dans les échantillons récolté au parapluie japonais (Figure 56b ;  $s = 0.83$ ,  $p = 0.001$ ). Les échantillons provenant des bouteilles appâtées et pièges à interception présentaient un plus grand nombre de contacts d'espèces de Diptera et de Lepidoptera (Figure 56b ; Diptera:  $s = 0,7$ ,  $p = 0.001$  ; Lepidoptera:  $s = 0.75$ ,  $p = 0.001$ ), alors que ceux capturés au filet fauchoir et parapluie japonais contenaient davantage d'espèces d'Hemiptera (Figure 56b;  $s = 0.58$ ,  $p = 0.013$ ). Dans les échantillons des pièges *PI* et *PJ*, on relève un plus grand nombre de contacts d'espèces de Psocoptera (Figure 56b ;  $s = 0.66$ ,  $p = 0.001$ ). Les espèces de Coleoptera étaient principalement trouvées dans les bouteilles appâtées, pièges à interception et parapluie japonais (Figure 56b ;  $s = 0.60$ ,  $p = 0.004$ ). Les échantillons d'Orthoptera étaient présents dans tous les types de pièges, à l'exception des bouteilles appâtées (Figure 56b ;  $s = 0.73$ ,  $p = 0.001$ ), tandis que les spécimens de Hymenoptera collectés étaient moins associés aux échantillons provenant des captures au filet fauchoir (Figure 56b ;  $s = 0.68$ ,  $p = 0.02$ ).

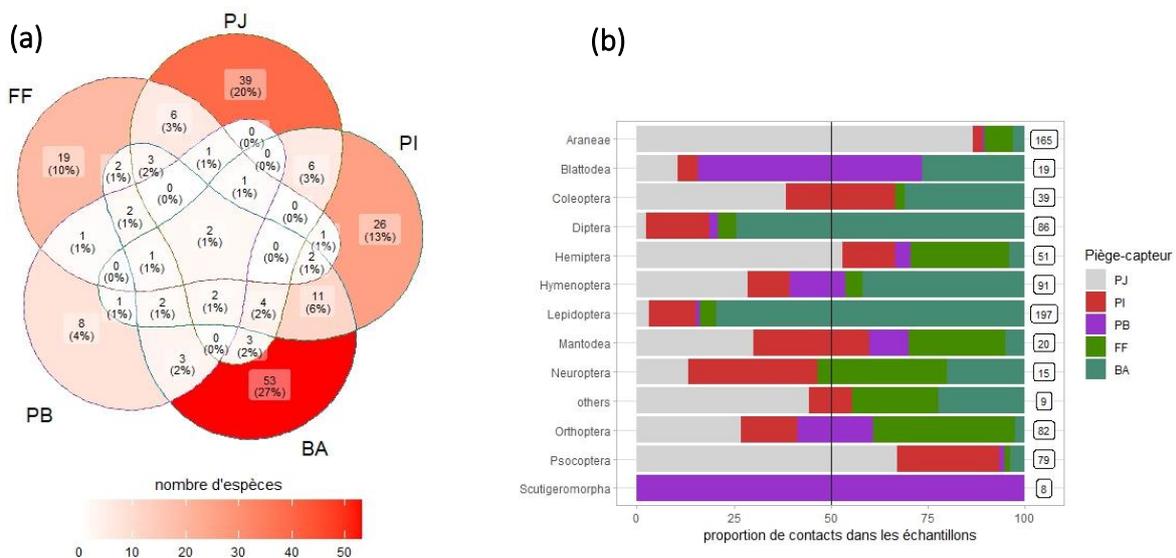


Figure 56. — Répartition des taxons de macro-arthropodes dans les échantillons collectés en garrigues en fonction des méthodes de capture. (a). Répartition des espèces de macro-arthropodes exclusives et communes aux types de pièges. (b). Abondance relative (%) des espèces de macro-arthropodes au niveau de l'ordre dans les échantillons par méthode de capture. Les étiquettes renseignent le nombre d'apparition de chaque ordre en fonction des modalités de capture (N=276). La liste des espèces exclusives et la proportion d'échantillons associée dans les stations sont présentées Tableau S1 et S2. La classe « others » regroupe un cortège d'espèces à faible effectif d'apparition dans les échantillons (Thysanoptera, Julida, Pseudoscorpiones, Trombidiformes, Entomobryomorpha, Sarcoptiformes). PJ= Parapluie Japonais, PI= Piège à Interception, PB= Pot de Barber, FF= Filet Fauchoir, BA= Bouteille Appâtée.

#### 4.3.4. Comparaisons spatiales des échantillons collectés

##### 4.3.4.1 Comparaisons entre les sites d'étude

Dans cette étude, 104 échantillons d'arthropodes proviennent de Bourg-Saint-Andéol (BSA), 71 de Lançon-Provence (LP) et 101 de Montpeyrroux (MP). Les espèces de macro-arthropodes collectées sont assez caractéristiques de la garrigue de chaque site d'étude : environ 20% des échantillons d'espèces sont trouvés exclusivement sur un site (Figure 57a). Le facteur « *site* » est aussi un paramètre explicatif hautement significatif de la richesse taxonomique dans les échantillons collectés dans les garrigues (Figure S2a ; PermAnova,  $F=2.73$   $df=2$ ,  $p= 0.004$ ). Cependant, le facteur « *station* » ne permet pas d'expliquer la répartition de cette richesse dans les échantillons (Figure S2c ; PermAnova,  $F=0.91$ ,  $df=23$ ,  $p= 0.72$ ) bien que la richesse taxonomique diffère d'une station à l'autre (Figure S3). Les peuplements de macro-arthropodes ont moins de taxons en communs entre les sites de *BSA* et *LP* par rapport aux sites *LP-MP* et *BSA-MP* (Figure 57a). Ce sont donc entre les sites de *LP* et *MP* que les compositions taxonomiques sont significativement différentes (Figure S2a ; PermAnova,  $F= 4.50$ ,  $df= 1$ ,  $p= 0.002$ ). Enfin, les analyses génétiques démontrent que les espèces de Mantodea sont plutôt caractéristiques du site de *BSA* (Figure 57b ;  $s= 0.45$ ,  $p=0.04$ ) alors que les espèces de Blattodea et de Scutigeroforma de *MP* (Figure 57b ; Blattodea,  $s= 0.43$ ,  $p=0.004$  ; Scutigeroforma,  $s= 0.34$ ,  $p= 0.03$ ). On retrouve davantage d'espèces de Lepidoptera dans les sites de *BSA* et *MP* que dans *LP* (Figure 57b ;  $s= 0.67$ ,  $p= 0.009$ ).

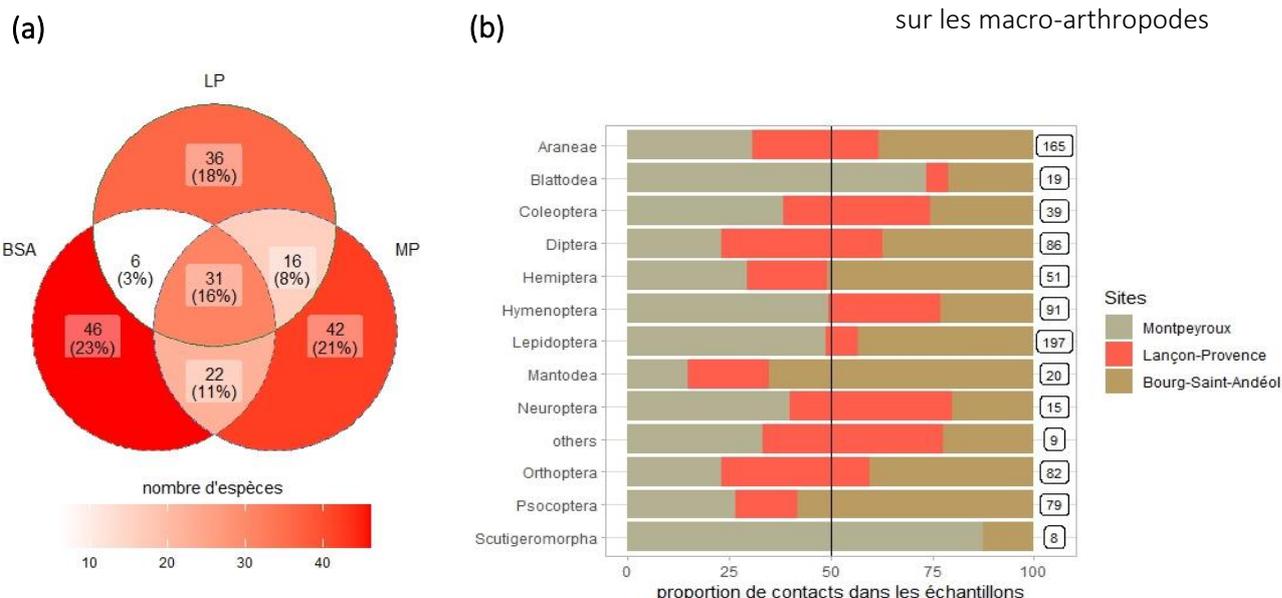


Figure 57. — Répartition des taxons de macro-arthropodes dans les échantillons collectés en garrigues dans les sites d'études. (a) Répartition des espèces de macro-arthropodes propres à un site ou commune à plusieurs sites (b) Abondance relative (%) des espèces de macro-arthropodes au niveau des différents ordres dans les échantillons des sites de Bourg-Saint-Andéol (BSA), Lançon-Provence (LP) et Montpeyrroux (MP). Les étiquettes renseignent le nombre d'apparition de chaque ordre en fonction des modalités de capture (N=276). La liste des espèces et la proportion d'échantillons associée dans les stations est présentée Tableau S2.

#### 4.3.4.2. Comparaisons entre les zones de garrigues

Parmi les 199 espèces détectées dans cette étude, 40% des espèces de macro-arthropodes sont communs aux zones aménagées et non aménagées (Figure 58a). Cinquante-trois espèces ont été recensées exclusivement dans les zones aménagées, parmi lesquelles seules 14 ont été détectées à plusieurs reprises dans les échantillons (Tableau S1). En revanche, 66 espèces sont spécifiques aux zones non aménagées, avec 15 d'entre elles référencées plus d'une fois dans ces échantillons exclusifs (Tableau S1). Les proportions d'échantillons de macro-arthropodes varient fortement d'un ordre à l'autre, mais cette proportion se situe globalement autour de 50% de contacts dans les échantillons en zones aménagées et en zones non aménagées (Figure 58b). Ainsi, le facteur « zone » n'était pas un paramètre explicatif de la diversité spécifique des macro-arthropodes dans les échantillons collectés dans les garrigues (Figure S2b ; PermAnova,  $F=0.36$ ,  $df=1$ ,  $p=0.86$ ).

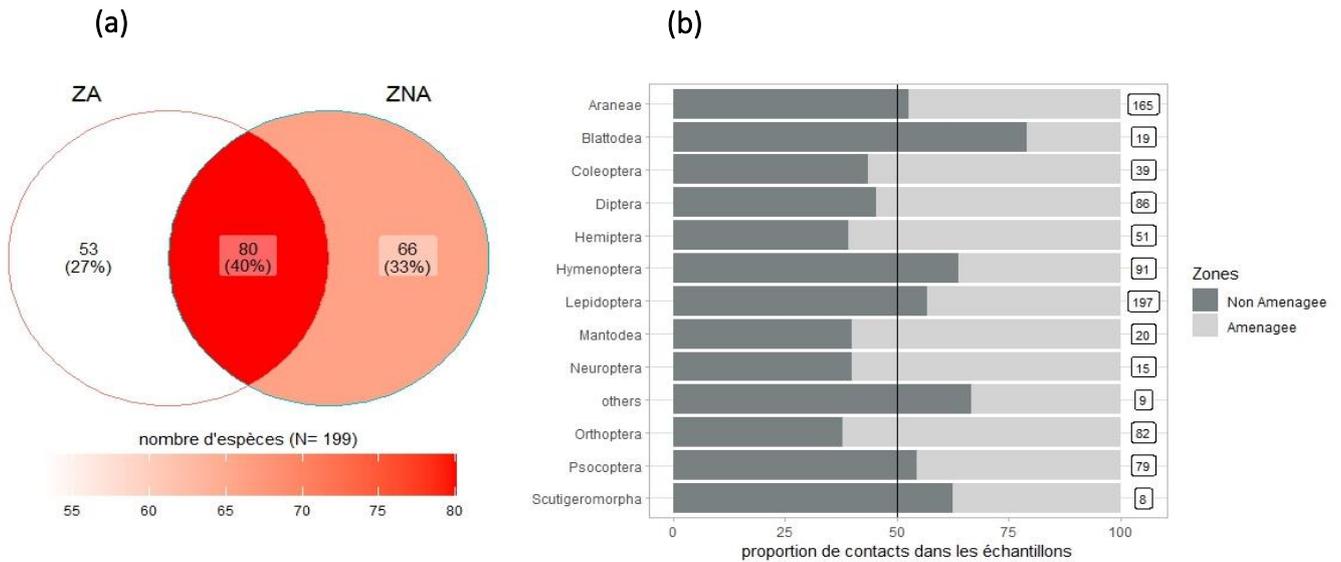


Figure 58. — Répartition des taxons de macro-arthropodes dans les échantillons collectés dans les zones de garrigues aménagées (ZA) et les zones non aménagées (ZNA). (a) Répartition des espèces de macro-arthropodes selon les types de zones (b) Abondance relative (%) des espèces d'arthropodes au niveau de l'ordre dans les échantillons. Les étiquettes renseignent le nombre d'apparition de chaque ordre en fonction des modalités de capture (N=276). La liste des espèces et la proportion d'échantillons associée dans les stations sont présentées Tableau S1 et Tableau S2.

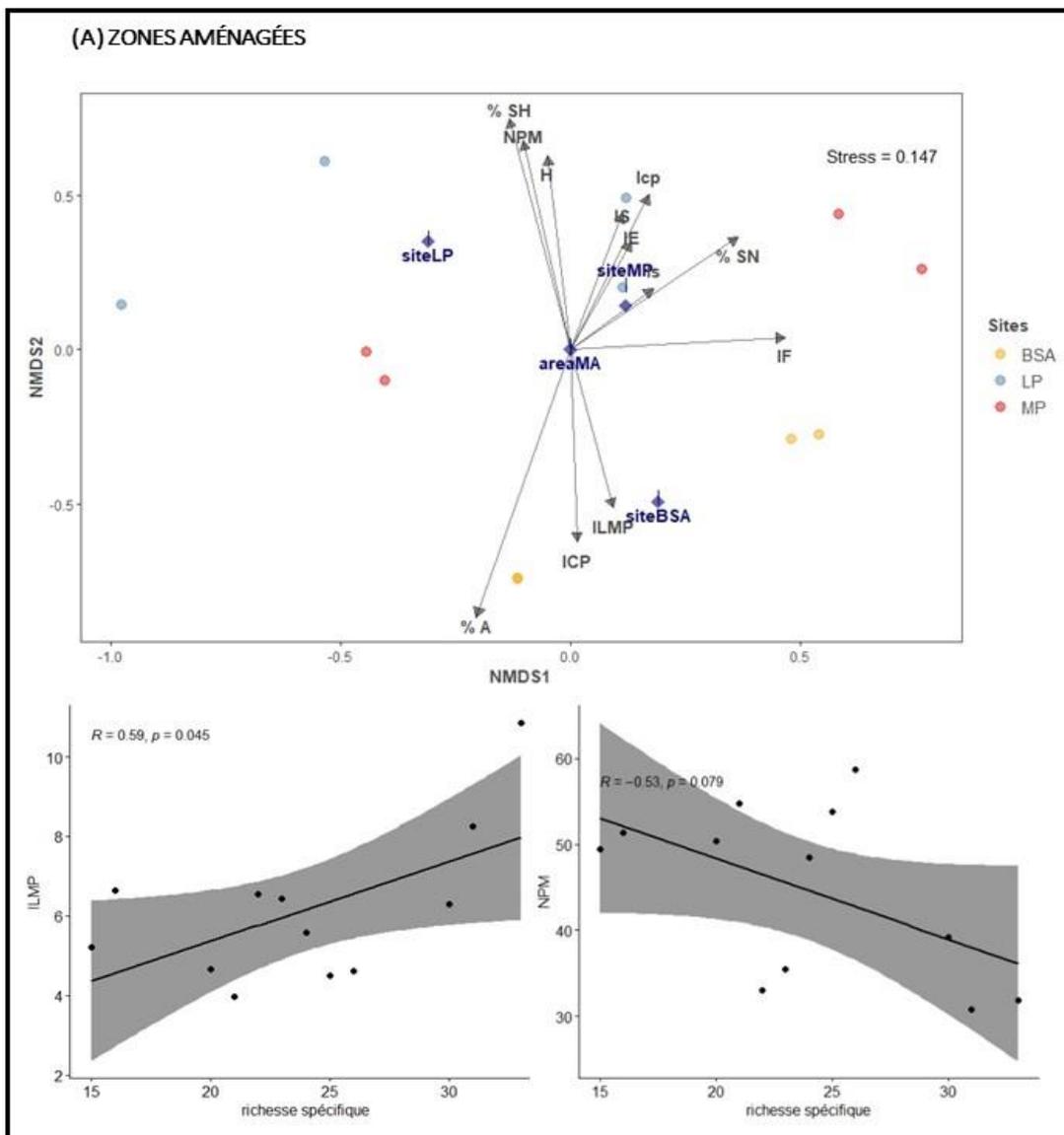
#### 4.3.5. Relations entre les métriques de paysage et la composition des échantillons

L'ordination NMDS montre une séparation claire des espèces de macro-arthropodes dans les échantillons entre les sites (ANOSIM,  $R^2= 0.37$ ,  $p=0.004$ ) mais pas entre les zones aménagées et non aménagées (ANOSIM,  $R^2= 0.06$ ,  $p= 0.27$ ) ni entre les stations (ANOSIM,  $R^2= - 0.04$ ,  $p= 0.85$ ). En conséquence, les spécimens collectés dans les échantillons de Lançon-Provence se distinguent de ceux prélevés dans les garrigues de Bourg-Saint-Andéol et de Montpeyrroux.

Dans les stations des zones aménagées, le *pourcentage d'aménagements* (Tableau S3 ; % A,  $r^2= 0.85$ ,  $p= 0.001$ ), le *pourcentage de surface en herbe* (Tableau S3 ; % SH,  $r^2= 0.62$ ,  $p=0.004$ ) et le *nombre de patchs moyens* (Tableau S3 ; NPM,  $r^2= 0.50$ ,  $p=0.04$ ) sont les variables environnementales qui expliquent significativement le partitionnement taxonomique des espèces de macro-arthropodes détectées dans les échantillons. Enfin, l'indice de *connectivité dans le paysage* (ICP) et l'*hétérogénéité des milieux* (H) montrent des relations proches de la significativité (Tableau S3). À mesure que le *nombre moyen de patchs* de végétation

augmentent dans les stations, la diversité des espèces dans les échantillons diminue (NPM, Figure 59A, Pearson,  $R = -0.53$ ,  $p = 0.07$ ). En revanche, cette diversité augmente avec la largeur moyenne des patchs (ILMP, Figure 59A, Pearson,  $R = 0.59$ ,  $p = 0.04$ ).

En zones non aménagées, c'est le pourcentage de surface en herbe (Tableau S3 ; % SH,  $r^2 = 0.73$ ,  $p = 0.007$ ) et le pourcentage de surface en sol nu (Tableau S3 ; % SN,  $r^2 = 0.50$ ,  $p = 0.03$ ) qui expliquent significativement le partitionnement des macro-arthropodes dans les échantillons. Une corrélation positive et hautement significative est relevée entre le pourcentage de surface en herbe (% SH) et la diversité des espèces contenues dans les échantillons de chaque station (Figure 59B, Pearson,  $R = 0.81$ ,  $p < 0.001$ ).



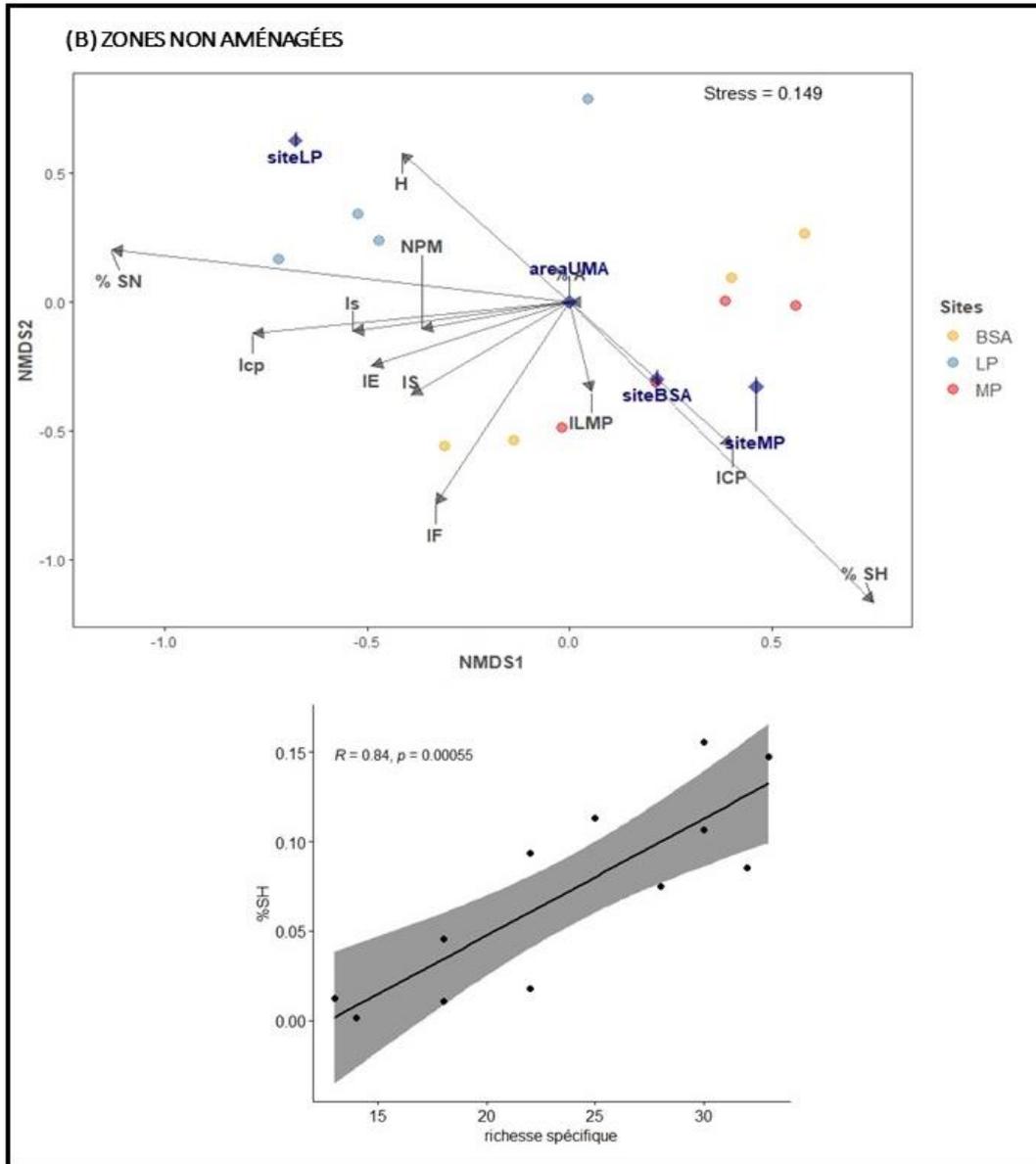


Figure 59. — Analyses des relations par échelles multidimensionnelles non métriques (NMDS) du partitionnement des communautés de macro-arthropodes en fonction des caractéristiques du paysage. (A) Dans les stations en zones aménagées (N=12). (B) Dans les stations en zones non aménagées (N=12). Les flèches représentent les vecteurs ajustés pour les variables environnementales calculées à l'aide de la fonction *envfit*. La direction de la flèche indique la direction dans laquelle le gradient de la variable environnementale était maximal. La longueur de la flèche est proportionnelle au carré du coefficient de corrélation ( $r^2$ ). Les corrélations de Pearson significatives ( $P < 0.10$ ) testant la diversité d'espèces et les variables environnementales sont présentées. Les acronymes utilisés correspondent : Pourcentage d'aménagement (% A) ; Pourcentage de surface en herbe (% SH) ; Pourcentage de surface en sol nu (% SN) ; Indice de Shannon (IS) ; Indice d'Équitabilité (IE) ; Indice de Simpson (Is) ; Nombre de *Patches* Moyens (NPM) ; Indice de Largeur Moyen des *Patches* (ILMP) ; Indice de fragmentation (IF) ; Indice de connectivité du paysage (ICP) ; Indice d'hétérogénéité (H) ; Indice de connectivité entre *patches* de végétation (Icp) ; areaMA= zones aménagées ; areaUMA= zones non aménagées ; BSA= Bourg-Saint-Andéol ; LP= Lançon-Provence ; MP= Montpeyroux.

#### 4.4. Discussion

Cette étude est l'une des premières à proposer par voie moléculaire un large inventaire taxonomique visant à caractériser les assemblages de macro-arthropodes terrestres dans les habitats de garrigues en région méditerranéenne. Les contraintes d'accès imposées par la végétation dense et épineuse dans ces types de milieux évoquent les nombreux défis pouvant compromettre la collecte d'échantillons et rendre plus laborieuses les tentatives d'échantillonnage. Bien que la plupart des études antérieures sur la biodiversité des invertébrés terrestres aient rarement utilisé plus de trois méthodes de collecte (*e.g.* Doxon *et al.*, 2011 ; deWaard *et al.*, 2019 ; Hausmann *et al.*, 2020 ; Hwang *et al.*, 2022 ; Kaczmarek *et al.*, 2022), nous avons considéré que l'utilisation de cinq techniques d'échantillonnage différentes, associées au *metabarcoding*, pourraient améliorer les performances de l'inventaire à travers les différentes strates végétales des garrigues.

##### 4.4.1. *Metabarcoding* et biais méthodologique

Dans cette étude, les différentes méthodes de collecte et les traitements bio-informatiques associés ont généré plusieurs biais posant des difficultés d'interprétation des résultats obtenus, en particulier pour la détection des taxons rares et cryptiques (*e.g.* Elbrecht et Leese, 2015 ; Piñol *et al.*, 2015), mais également sur les séries de modalités à comparer, c'est-à-dire entre les types de pièges, les sites, les zones et les stations. Bien qu'au départ, la quantité totale d'échantillons collectés différait d'un modèle de capture à l'autre, les opportunités de détection des espèces rampantes au sol ont été sous-évaluées par rapport aux macro-arthropodes volants ou résidants dans la canopée des arbres, comme en témoigne la quantité d'échantillons de pots de Barber collectés et exclus des analyses. Pour ce modèle, l'exposition prolongée des pièges à des températures élevées au sol et la réflexion directe des rayons du soleil pourraient avoir altéré la qualité de l'ADN des échantillons entre les relevés. Cette première observation souligne les défis liés à la qualité des échantillons de spécimens poolés en vrac et son impact sur l'interprétation des résultats génétiques sur la qualité écologique des milieux.

Conformément à nos prévisions, les différentes méthodes de capture ont eu de forts effets sur la caractérisation des communautés de macro-arthropodes détectées dans les garrigues.

Cependant, l'échantillonnage passif complique les comparaisons entre méthodes de capture, car le nombre d'unité-piège n'était pas équivalent entre les modèles. Seuls deux unités-piège à interception ont été utilisés par station pour satisfaire les contraintes budgétaires alors que les pots de Barber et les bouteilles appâtées étaient présents au nombre de cinq. De plus, nous suspectons que le parcours suivi lors de l'échantillonnage actif dans la garrigue, entravé par la pénétrabilité dans la végétation d'une station d'échantillonnage à l'autre, a involontairement introduit un biais d'échantillonnage supplémentaire dans la méthodologie de collecte. En effet, la hauteur et la densité de la végétation influencent la composition et le nombre d'invertébrés collectés dans les échantillons (*e.g.* Hossain *et al.*, 1999 ; Henderson *et al.*, 1977). Ainsi, les variations taxonomiques enregistrées entre les méthodes d'échantillonnage dans les stations de chaque site peuvent être attribuées à la fois aux stratégies d'occupation des macro-arthropodes dans la végétation et à la région échantillonnée dans la colonne de végétation (Doxon *et al.*, 2011). Il est plausible que les espèces caractérisées par une capacité de dispersion limitée, ainsi que celles fortement inféodées aux régions de végétations denses et épaisses dans la canopée ont été sous-échantillonnées et/ou évitées par rapport aux espèces évoluant dans les milieux plus ouverts et dans les écotones (lisières, bord de chemin, etc.). Cependant, le fait de contraindre l'échantillonnage à une unité de surface, avec une quantité de pièges limitée ou par unité de temps de prospection était un bon compromis pour pallier ce problème, car il a permis de standardiser l'effort d'échantillonnage sur l'ensemble des stations visitées.

#### 4.4.2. Composition taxonomique des communautés de macro-arthropodes des garrigues aménagées et non aménagées

Les Lépidoptères, les Diptères et les Arachnides constituent les trois groupes de macro-arthropodes les plus diversifiés et les plus abondants dans les échantillons des garrigues. Ensemble, ces trois ordres représentés dans nos échantillons par 103 espèces réparties en 44 familles, regroupent près de 52% des espèces détectées au cours de l'inventaire. Ils représentent également les trois principales guildes d'invertébrés : les pollinisateurs, les consommateurs primaires phytophages et les prédateurs (Duelli et Obrist, 2005). Le plus grand nombre d'espèces est observé à Montpeyroux (315 contacts, 91 familles et 111 espèces) et le mille-pattes *Scutigera coleoptrata* (Scutigeroforma) et la blatte *Loxoptera decipiens*

(Blattodea) y étaient fortement associées. Dans Bourg-Saint-Andéol, 339 contacts ont été dénombrés, réparties en 62 familles et 105 espèces dans les échantillons, avec une forte présence de la mante religieuse *Mantis religiosa* et de la mante *Ameles decolor* (Mantodea). Enfin, 207 contacts ont été identifiés dans les échantillons de Lançon-Provence, distribués en 55 familles et 89 espèces. Aucun ordre n'y était particulièrement dominant. En définitive, les similitudes et les différences de composition relevés entre les communautés de macro-arthropodes de chaque site mériterait l'acquisition de données supplémentaires pour avérer les distinctions taxonomiques des assemblages caractéristiques dans chaque garrigue. Des recherches complémentaires pourraient d'ailleurs être menées pour rechercher les paramètres écologiques pertinents qui conditionnent les différences d'assemblages d'espèces à l'échelle des garrigues.

Les différences taxonomiques relevées dans les échantillons collectés par les cinq méthodes de capture étaient évidentes, car celles-ci ne ciblent pas les mêmes cortèges d'espèces dans la végétation (Swart *et al.*, 2017). En effet, chaque méthode de capture a permis de prélever des fractions taxonomiques distinctes des assemblages de macro-arthropodes dans chaque site. Bien que la bouteille appâtée et le parapluie japonais ont montré une abondance supérieure d'espèces de macro-arthropodes et des échantillons de meilleure qualité pour la PCR, les cinq méthodes de capture ont tout de même collecté une proportion non négligeable (4-27 %) d'espèces exclusives, suggérant ainsi que chaque méthode se complètent mutuellement, à l'inverse d'une utilisation indépendante d'un type de piège qui peut mener à une sous-estimation de la richesse taxonomique sur chaque site (*e.g.* Hyvärinen *et al.*, 2006 ; Swart *et al.*, 2017). D'ailleurs, les performances de capture des cinq méthodes de piégeage étaient d'autant plus marquées que le groupe taxonomique considéré comprenait un plus grand nombre d'espèces rares dans les échantillons.

#### 4.4.3. Relations entre le paysage et les assemblages de macro-arthropodes l'échelle locale du site

Les peuplements de macro-arthropodes des garrigues sont assez semblables entre les zones aménagées et les zones non aménagées, suggérant que la réouverture des milieux n'a pas modifié leur composition taxonomique à différents niveaux de végétation dans l'habitat originel. Seuls les prélèvements au filet fauchoir ont montré des richesses taxonomiques plus

élevés dans les zones aménagées. Cette méthode cible les macro-arthropodes des strates basses ou proche du sol (Bonneil *et al.*, 2009). Par conséquent, les macro-arthropodes capturés dans les paysages plus ouverts, en particulier ceux localisés dans les végétations basses proche du sol, ou dans la strate intermédiaire et peu dense ont formé des assemblages plus riches et diversifiés dans les échantillons.

Plus généralement, le partitionnement des espèces de macro-arthropodes dans les échantillons dépend d'une série de descripteurs spatiaux du paysage au niveau local. De nombreuses études indiquent que les caractéristiques des paysages affectaient les modèles de distribution de la biodiversité dès l'échelle locale (*e.g.* Tscharrntke *et al.*, 2012). Ainsi, les attributs locaux de l'habitat peuvent être des facteurs écologiques de structuration et de diversité des assemblages d'espèces dans le paysage (Hansen, 2000 ; Harrison et Cornell, 2008). Dans notre étude, la proportion d'aménagement (%AM) et de surfaces en herbes (%SH), ainsi que le nombre de *patches* d'habitat moyens (NPM) mesurés dans les stations en garrigues aménagées contribuent à l'organisation spatiale des guildes de macro-arthropodes dans chaque site, en supplémentant la communauté originelle des garrigues à une gamme d'espèces caractéristiques des micro-habitats gérées par l'ouverture (Sola *et al.*, 2016). De plus, la largeur (LPM) et le nombre (NPM) de *patches* d'habitat moyens étaient deux facteurs explicatifs de la diversité d'espèces dans les échantillons. Ainsi, les stratégies de gestion par débroussaillage alvéolaire préservent une partie de la complexité, de l'hétérogénéité structurelle et de l'héritage de l'habitat d'origine, tout en contribuant à créer un éventail de conditions d'habitats favorables aux macro-arthropodes terrestres et volants. La coexistence dans un espace réduit d'espèces de milieux ouverts et d'espèces de milieux fermés est donc assurée.

Le même phénomène est constaté dans les zones non aménagées où les espèces de macro-arthropodes s'organisent le long d'un gradient d'habitats dépendant du pourcentage de surface en herbe et du pourcentage de sol nu (%SH) à l'échelle des stations. La part de surfaces en herbe dans les milieux fermés est fortement corrélée à l'enrichissement de la communauté par l'arrivée de nouvelles espèces colonisatrices des milieux ouverts. Ces observations sont conformes à nos attentes et soutiennent l'idée que les qualités structurelles d'un paysage hétérogène associé à une matrice de végétation plus ouverte ont des effets bénéfiques sur la

diversité de macro-arthropodes des garrigues, car ils permettent de maintenir une gamme d'espèces caractéristiques dans chaque zone (Sattler *et al.*, 2010 ; Stein *et al.*, 2014). Ainsi, nous supposons que les arrangements spatiaux comprenant des zones de végétation haute associées à des micro-habitats de végétations basses et spontanées offrent de nombreuses opportunités pour la coexistence des macro-arthropodes et généralisent une plus grande diversité spécifique au niveau des communautés par rapport aux paysages plus homogènes (*e.g.* Smith et Lundholm, 2012 ; Stein *et al.*, 2014). Les surfaces en herbes représentent des refuges pour de nombreux cortèges d'espèces des milieux ouverts. Par exemple, certains Tettigoniidae comme la Phanéroptère médionale (*Phaneroptera nana*) et la Phanéroptère liliacée (*Tylopsis lilifolia*) utilisent les tiges et les feuilles de graminées pour pondre leurs œufs (Gillon et Gillon, 1967) et certaines larves de lépidoptères se développent et se nourrissent des racines de graminées. Les plantes mellifères de ces zones profitent aux espèces pollinisatrices (Hyménoptères, Diptères, Coléoptères et Lépidoptères) alors que les Mantidae parcourent ces espaces à la recherche de proies potentielles (criquets, blattes, mouches, papillons etc.).

À ce stade d'avancement de l'étude, il est probable que le processus de fermeture des milieux des garrigues à l'échelle des paysages, caractérisé par une uniformisation de la couverture végétale arborée et de la perte progressive des végétations spontanées des strates inférieures, puisse provoquer une dilution transitoire du pool d'espèces (simplification des guildes) vers une capacité d'accueil sélective à tous les niveaux de la strate de végétation. Par exemple, Penone *et al.*, (2019) expliquent que la densité du couvert forestier en région tempérée aurait tendance à réduire la diversité des guildes d'arthropodes carnivores ainsi que la diversité et l'abondance des espèces phytophages. Ils ajoutent que ces tendances négatives pourraient être liées aux effets directs du couvert de végétation sur la diminution du rayonnement solaire et de la température (Salmon *et al.*, 2008 ; Henneron *et al.*, 2017 ; Gols *et al.*, 2021). Ainsi, l'effet des facteurs climatiques sur le métabolisme ectotherme des macro-arthropodes peut jouer un rôle déterminant autant sur leur répartition que sur le développement de leurs populations (*e.g.* Rebaudo *et al.*, 2016).

#### 4.5. Conclusion

Nous avons décrit la composition des communautés de macro-arthropodes des garrigues et nous avons comparé cinq méthodes de collecte dans des zones aménagées et non aménagées dans trois sites du Sud-Est de la France. Bien que des améliorations méthodologiques doivent être envisagées, nous avons épargné l'inventaire des contraintes de pénétrabilité dans les différentes strates de végétations pour la collecte des macro-arthropodes. Aujourd'hui, le *metabarcoding* offre aux écologues de nouvelles perspectives d'analyses taxonomiques, mais une compréhension complète de la méthodologie d'échantillonnage est nécessaire à la précision et l'efficacité d'usage des outils moléculaires, en particulier dans le domaine des inventaires de la biodiversité. Dans les garrigues, la composition des peuplements de macro-arthropodes restait relativement similaire entre les zones aménagées et non aménagées. Cependant, nous avons constaté une influence des conditions environnementales locales du paysage sur la répartition des macro-arthropodes terrestres et volants dans chaque site. L'aménagement de petites zones ouvertes dans la garrigue entraîne des changements spatiaux sur la structure des peuplements, avec la disparition de certaines espèces et l'apparition de nouvelles espèces provenant des habitats environnants. Ces changements peuvent entraîner des perturbations mesurables sur le potentiel fonctionnel des macro-arthropodes à l'échelle de l'écosystème. Ainsi, l'effet de la richesse floristique des garrigues sur la composition taxonomique des communautés de macro-arthropodes mériterait d'être exploré pour mieux comprendre l'impact des aménagements sur le potentiel fonctionnel des assemblages à différents niveaux trophiques (herbivorie, prédation, décomposition) dans les zones comparées (Ebeling *et al.*, 2018).

## 4.6. Références

- Anderson, M.J., 2014. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley statsref: statistics reference online*, 1-15
- Bonneil, P., Nageleisen, L.M., et Bouget, C., 2009. Catalogue des méthodes d'échantillonnage entomologique. *In : L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail « Inventaires Entomologiques en Forêt », Rapport technique Office National des Forêts*, 36-52.
- Brandt, M.I., 2020. Pourquoi pas les abysses? L'ADN environnemental pour l'étude de la biodiversité des grands fonds marins (*Doctoral dissertation, Montpellier*), 277 p.
- Braukmann, T.W., Ivanova, N.V., Prosser, S.W., Elbrecht, V., Steinke, D., Ratnasingham, S., deWaard, J.R., Sones, J.E., Zakharov, E.V., and Hebert, P.D., 2018. Revealing the complexities of metabarcoding with a diverse arthropod mock community. *BioRxiv*, 433607.
- Buffington, M.L., and Redak, R.A., 1998. A comparison of vacuum sampling versus sweep-netting for arthropod biodiversity measurements in California coastal sage scrub. *Journal of Insect Conservation*, 2(1), 99-106.
- Burel, F., and Baudry, J., 1999. Écologie du paysage – Concepts, méthodes et applications. *Editions Tec et Doc, Lavoisier*, 360 p.
- Cardoso, P., Erwin, T.L., Borges, P.A., and New, T.R., 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological conservation*, 144(11), 2647-2655.
- Cardoso, P., Borges, P.A., Triantis, K.A., Ferrández, M.A., and Martín, J.L., 2012. The underrepresentation and misrepresentation of invertebrates in the IUCN Red List. *Biological Conservation*, 149(1), 147-148.
- Chen, H., and Boutros, P.C., 2011. VennDiagram: A package for the generation of highly-customizable Venn and Euler diagrams in R. *BMC Bioinformatics*, 12(35), 1-7.
- Clarke K.R., and Green, R.H., 1988. Statistical design and analysis for a biological effects study. *Marine Ecology Progress Series*, 46(1-3), 213-226.
- Creer, S., Deiner, K., Frey, S., Porazinska, D., Taberlet, P., Thomas, W. K., Potter, C., and Bik, H.M., 2016. The ecologist's field guide to sequence-based identification of biodiversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(9), 1008-1018.
- De Caceres, M., Jansen, F., and De Caceres, M.M., 2016. Package « indicpecies ». *indicators*, 8(1). 1-29
- Deiner, K., Bik, H.M., Mächler, E., Seymour, M., Lacoursière-Roussel, A., Altermatt, F., Créer, S., Bista, I., Lodge, D.M., de Vère, N., Pfrender, M.E., and Bernatchez, L., 2017. Environmental DNA metabarcoding: Transforming how we survey animal and plant communities. *Molecular ecology*, 26(21), 5872-5895.
- deWaard, J. R., Levesque-Beaudin, V., deWaard, S. L., Ivanova, N.V., McKeown, J.T., Miskie, R., Naik, S., Perez, H.J., Ratnasingham, S., Sobel, C.N., Sones, J.E., Steinke, C., Telfer, A.C., Young, A.D., Zakharov, V.E. and Hebert, P.D., 2019. Expedited assessment of terrestrial arthropod diversity by coupling Malaise traps with DNA barcoding. *Genome*, 62(3), 85-95.
- Dixon, P., 2003. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of vegetation science*, 14(6), 927-930.

- Doxon, E.D., Davis, C.A., and Fuhlendorf, S.D., 2011. Comparison of two methods for sampling invertebrates: vacuum and sweep-net sampling. *Journal of Field Ornithology*, 82(1), 60-67.
- Drummond, A.J., Newcomb, R.D., Buckley, T.R., Xie, D., Dopheide, A., Potter, B.C., Heled, J., Ross, H.A., Tooman, L., Grosser, S., Duckchul, P., Démétrás, N.J., Stevens, M.I., Russell, J.C., Anderson, S.H., Carter, A., and Nelson, N., 2015. Evaluating a multigene environmental DNA approach for biodiversity assessment. *GigaScience*, 4(1), s13742-015.
- Duelli, M.K. and Obrist, P., 2005. Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 19(1), 2201-2220.
- Ebeling, A., Rzanny, M., Lange, M., Eisenhauer, N., Hertzog, L.R., Meyer, S.T., and Weisser, W.W., 2018. Plant diversity induces shifts in the functional structure and diversity across trophic levels. *Oikos*, 127(2), 208-219.
- Elbrecht, V., and Leese, F., 2015. Can DNA-based ecosystem assessments quantify species abundance? Testing primer bias and biomass-sequence relationships with an innovative metabarcoding protocol. *PLoS ONE*, 10(7), e0130324.
- Elbrecht, V., Peinert, B., and Leese, F., 2017. Sorting things out: Assessing effects of unequal specimen biomass on DNA metabarcoding. *Ecology and Evolution*, 7(17), 6918–6926.
- Gerlach, J., Samways, M., and Pryke, J., 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation*, 17(1), 831-850.
- Gillon, Y., and Gillon, D., 1967. Cycle annuel des effectifs et des biomasses d'Arthropodes de la strate herbacée. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 3(1), 262-277.
- Gols, R., Ojeda-Prieto, L.M., Li, K., van Der Putten, W.H., and Harvey, J.A., 2021. Within-patch and edge microclimates vary over a growing season and are amplified during a heatwave: Consequences for ectothermic insects. *Journal of Thermal Biology*, 99(1), 103006.
- Halaj, J., Ross, D.W., and Moldenke, A.R., 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos*, 90(1), 139-152.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Horre, T., and De Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS one*, 12(10), e0185809.
- Hansen, R.A., 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*, 81(4), 1120-1132.
- Harrison, S., and Cornell, H., 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology letters*, 11(9), 969-979.
- Hausmann, A., Segerer, A.H., Greifenstein, T., Knubben, J., Morinière, J., Bozicevic, V., Doczkal, D., Gunter, A., Ulruich, W., and Habel, J.C., 2020. Toward a standardized quantitative and qualitative insect monitoring scheme. *Ecology and evolution*, 10(9), 4009-4020.
- Henderson, I.F., and Whitaker, T.M., 1977. The efficiency of an insect suction sampler in grassland. *Ecological Entomology*, 2(1), 57-60.

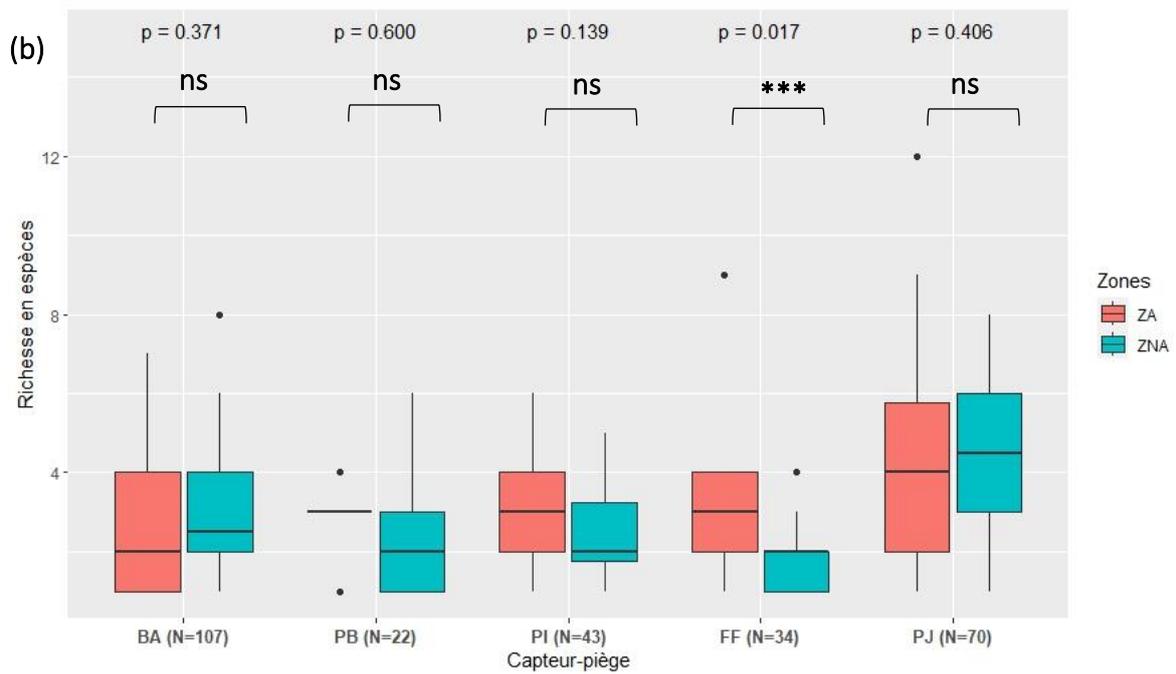
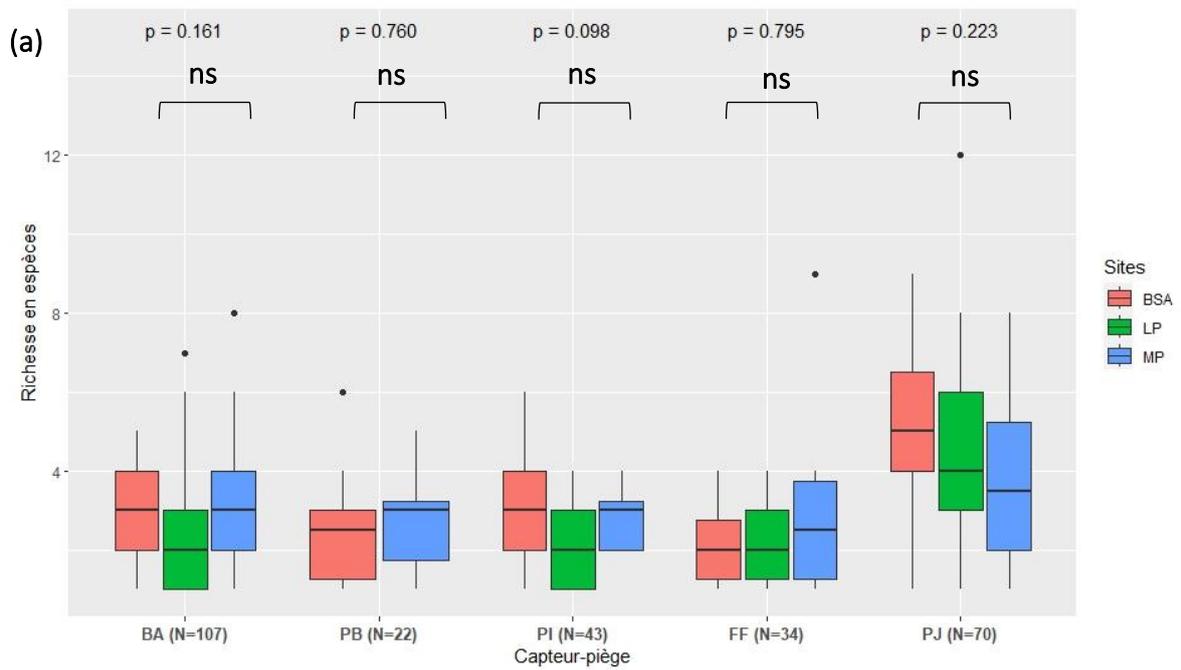
- Henneron, L., Aubert, M., Archaux, F., Bureau, F., Dumas, Y., Ningre, F., Richter, C., Balandier, P., and Chauvat, M., 2017. Forest plant community as a driver of soil biodiversity: experimental evidence from collembolan assemblages through large-scale and long-term removal of oak canopy trees *Quercus petraea*. *Oikos*, 126(3), 420-434.
- Hollander, M., and Douglas A.W., 1973. Nonparametric statistical methods. *John Wiley & Sons*. New York, 115-120.
- Hossain, Z., Gurr, G.M., and Wratten, S.D., 1999. Capture efficiency of insect natural enemies from tall and short vegetation using vacuum sampling. *Annals of Applied Biology*, 135(2), 463-467.
- Hwang, J.H., Yim, M.Y., Kim, S.Y., Ji, S.J., and Lee, W.H., 2022. Sweep sampling comparison of terrestrial insect communities associated with herbaceous stratum in the riparian zone of the Miho River, Korea. *Insects*, 13(6), 497.
- Hyvärinen, E., Kouki, J., and Martikainen, P., 2006. A comparison of three trapping methods used to survey forest dwelling *Coleoptera*. *European Journal of Entomology*, 103(2), 397.
- Iorio, É., Dusoulier, F., Soldati, F., Noël, F., Guilloton, J.A., Doucet, G., Ponel, P., Dupont, P., Krieg-Jacquier, R., Chemin, S., Tillier, P. et Touroult, J., 2022. Les Arthropodes terrestres dans les études d'impact : limites actuelles et propositions pour une meilleure prise en compte des enjeux de conservation. *Naturae*, 2022(4), 43-99.
- Judt, C., Guzmán, G., Gómez, J.A., Cabezas, J. M., Entrenas, J.A., Hiver, S., Zaller, Z.A.G., and Paredes, D., 2019. Diverging effects of landscape factors and inter-row management on the abundance of beneficial and herbivorous arthropods in Andalusian vineyards (Spain). *Insects*, 10(10), 320.
- Jung, M., 2016. LecoS - A python plugin for automated landscape ecology analysis. *Ecological informatics*, 31(1), 18-21.
- Kaczmarek, M., Entling, M.H., and Hoffmann, C., 2022. Using malaise traps and metabarcoding for biodiversity assessment in vineyards: Effects of weather and trapping effort. *Insects*, 13(6), 507.
- Kelly, R.P., Port, J.A., Yamahara, K.M., Martone, R.G., Lowell, N., Thomsen, P., Mach, M.E., Bennett, M., Prahler, E., and Crowder, L.B., 2014. Harnessing DNA to improve environmental management. *Science*, 344(6191), 1455-1456.
- Kvist, S., 2013. Barcoding in the dark? A critical view of the sufficiency of zoological DNA barcoding databases and a plea for broader integration of taxonomic knowledge. *Molecular phylogenetics and evolution*, 69(1), 39-45.
- Lamb, P.D., Hunter, E., Pinnegar, J.K., Creer, S., Davies, R.G., and Taylor, M.I., 2018. How quantitative is metabarcoding: a meta-analytical approach. *Molecular Ecology*, 28(2), 420-430.
- Li, M., Lei, T., Wang, G., Zhang, D., Liu, H., and Zhang, Z., 2023. Monitoring insect biodiversity and comparison of sampling strategies using metabarcoding: A case study in the Yanshan Mountains, China. *Ecology and Evolution*, 13(4), e10031.
- Liu, M., Clarke, L.J., Baker, S.C., Jordan, G.J., and Burridge, C.P., 2020. A practical guide to DNA metabarcoding for entomological ecologists. *Ecological entomology*, 45(3), 373-385.
- Mammola, S., Riccardi, N., Prié, V., Correia, R., Cardoso, P., Lopes-Lima, M., and Sousa, R., 2020. Towards a taxonomically unbiased European Union biodiversity strategy for 2030. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1940), 20202166.

- Marquina, D., Esparza-Salas, R., Roslin, T., and Ronquist, F., 2019. Establishing arthropod community composition using metabarcoding: surprising inconsistencies between soil samples and preservative ethanol and homogenate from Malaise trap catches. *Molecular ecology resources*, 19(6), 1516-1530.
- Martinez, A.P., 2019 pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.3 Disponible à <https://github.com/pmartinezarbizu/pairwiseAdonis>
- Masloski, K.E., 2014. Comparative sampling methods and community composition of grasshoppers (*Orthoptera: Acrididae*) in Northern Bobwhite habitat. *Degree of Master of Science. Oklahoma State University*, 121 p.
- Massaloux, D., 2020. Influence du paysage et de la parcelle sur les diversités de carabes et d'autres arthropodes en céréales et prairies permanentes (Doctoral dissertation, Paris), *Institut agronomique, vétérinaire et forestier de France*, 219 p.
- Mata, V.A., Ferreira, S., Campos, R.M., da Silva, L.P., Veríssimo, J., Corley, M.F., and Beja, P., 2021. Efficient assessment of nocturnal flying insect communities by combining automatic light traps and DNA metabarcoding. *Environmental DNA*, 3(2), 398-408.
- May, R.M., 2010. Tropical arthropod species, more or less? *Science*, 329(5987), 41-42.
- Mazía, C.N., Chaneton, E.J., and Kitzberger, T., 2006. Small-scale habitat use and assemblage structure of ground-dwelling beetles in a Patagonian shrub steppe. *Journal of Arid Environments*, 67(2), 177-194.
- McGavin, G.C., 1997. Expedition field techniques insects and other terrestrial arthropods. *Geography outdoors: the centre supporting field research, exploration and outdoor learning. Kensington Gore, London: Royal Geographical Society*. 96 p.
- McGeoch, M.A., Sithole, H., Samways, M.J., Simaika, J.P., Pryke, J.S., Braschler, B., Picker, M., Uys, C., Armstrong, J.A., Dippenaar-Schoeman, A.S., Engelbrecht, I.A., and Hamer, M., 2011. Conservation and monitoring of invertebrates in terrestrial protected areas. *Koedoe African protected area conservation and science*, 53(2), 1-13
- Murray, D.C., Coghlan, M.L., and Bunce, M., 2015. From benchtop to desktop: Important considerations when designing amplicon sequencing workflows. *PLoS ONE*, 10(4), e0124671.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., and Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- New, T.R., 1998. Invertebrate surveys for conservation. *Oxford University Press, New York*, 349 p.
- Penone, C., Allan, E., Soliveres, S., Felipe-Lucia, M.R., Gossner, M.M., Seibold, S., Simons, N.K., Schall, P., van der Plas, F., Manning, P., Manzanedo, R.D., Boch, S., Prati, D., Ammer, C., Bauhus, J., Buscot, F., Ehbrecht, M., Goldmann, K., Jung, K., Müller, J., Pena, R., Pollé, A., Renner, S.C., Ruess, L., Schönig, I., Schrupf, M., Solly, E.F., Tschapka, K., Weiser, W.W., Wubet, T., and Fischer, M., 2019. Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features. *Ecology letters*, 22(1), 170-180.
- Piñol, J., Mir, G., Gomez-Polo, P., and Agustí, N., 2015. Universal and blocking primer mismatches limit the use of high-throughput DNA sequencing for the quantitative metabarcoding of arthropods. *Molecular Ecology Resources*, 15(4), 819-830.

- Pompanon, F., Coissac, E., et Taberlet, P., 2011. Métabarcoding, une nouvelle façon d'analyser la biodiversité. *Biofutur*, 319(1), 30-32.
- Porter, L., Kahlil, S., Forneck, A., Winter, S., and Griesser, M., 2022. Effects of ground cover management, landscape elements and local conditions on Carabid (*Coleoptera: Carabidae*) diversity and vine vitality in temperate vineyards. *Agronomy*, 12(6), 1328.
- Randel, C.J., Aguirre, R.B., Peterson, M.J., and Silvy, N.J., 2006. Comparison of two techniques for assessing invertebrate availability for wild turkeys in Texas. *Wildlife Society Bulletin*, 34(3), 853-855.
- Rebaudo, F., Faye, E., and Dangles, O., 2016. Microclimate data improve predictions of insect abundance models based on calibrated spatiotemporal temperatures. *Frontiers in Physiology*, 7(1), 139.
- Salmon, S., Artuso, N., Frizzera, L., and Zampedri, R., 2008. Relationships between soil fauna communities and humus forms: response to forest dynamics and solar radiation. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(7), 1707-1715.
- Samways, M.J., 2007. Insect conservation: a synthetic management approach. *Annual Review Entomology*, 52(1), 465-487.
- Samways, M.J., McGeoch, M.A., and New, T.R., 2010a. Insect conservation: a handbook of approaches and methods. *Oxford University Press*, 425 p.
- Sattler, T., Duelli, P., Obrist, M.K., Arlettaz, R., and Moretti, M., 2010. Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. *Landscape ecology*, 25(1), 941-954.
- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarli, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J.C., Linsenmair, K.E., Naus, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.D., Vogt, J., Wöllauer, S., and Weisser, W.W., 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671-674.
- Sirami, C., Jay-Robert, P., Brustel, H., Valladares, L., Le Guilloux, S., and Martin, J.L., 2008a. Saproxylic beetle assemblages of old Holm-oak trees in the Mediterranean region: role of a keystone structure in a changing heterogeneous landscape. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 101-114.
- Smith, T.W., and Lundholm, J.T., 2012. Environmental geometry and heterogeneity–diversity relationships in spatially explicit simulated communities. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 732-744.
- Schmitz, O.J., 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs. *The American Naturalist*, 151(4), 327-342.
- Sola, F.J., Peri, P.L., Huertas, L., Martínez Pastur, G.J., and Lencinas, M.V., 2016. Above-ground arthropod community structure and influence of structural-retention management in southern Patagonian scrublands, Argentina. *Journal of Insect Conservation*, 20(1), 929-944.
- Standen, V., 2000. The adequacy of collecting techniques for estimating species richness of grassland invertebrates. *Journal of Applied Ecology*, 37(5), 884-893.
- Stein, A., Gerstner, K., and Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*, 17(7), 866-880.
- Stork, N.E., 2018. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annual review of entomology*, 63(1), 31-45.

- Swart, R.C., Pryke, J.S., and Roets, F., 2017. Optimising the sampling of foliage arthropods from scrubland vegetation for biodiversity studies. *African Entomology*, 25(1), 164-174.
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Brochmann, C., and Willerslev, E., 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Molecular ecology*, 21(8), 2045-2050.
- Tanabe, S.I., Masanori, J.T. and Vinokurova, A.V., 2001. Tree shape, forest structure and diversity of drosophilid community: comparison between boreal and temperate birch forests. *Ecological Research*, 16(1), 369-385.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., and Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.
- Thomsen, P.F., and Willerslev, E., 2015. Environmental DNA, An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biological conservation*, 183(1), 4-18.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Krémen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Dewenter, I.S., Thiès, C., van der Putten, W.H., and Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological reviews*, 87(3), 661-685.
- van Klink, R., August, T., Bas, Y., Bodesheim, P., Bonn, A., Fossøy, F., Høye, T., Jongejans, E., Menz, M.H.M., Miraldo, A., Roslin, T., Roy, H.E., Ruczyński, I., Schigel, D., Schäffler, L., Sheard, J.K., Svenningsen, C., Tschan, G.F., Wäldchen, J., Zizka, V.M.A., Åström, J., and Bowler, D.E., 2022. Emerging technologies revolutionise insect ecology and monitoring. *Trends in ecology and evolution*, 37(10), 872-885.
- Watts, C., Dopheide, A., Holdaway, R., Davis, C., Wood, J., Thornburrow, D., and Dickie, I.A., 2019. DNA metabarcoding as a tool for invertebrate community monitoring: a case study comparison with conventional techniques. *Austral Entomology*, 58(3), 675-686.
- Wikars, L.O., Sahlin, E., and Ranius, T., 2005. A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (*Coleoptera*) in logs and high stumps of Norway spruce. *The Canadian Entomologist*, 137(3), 304-324.

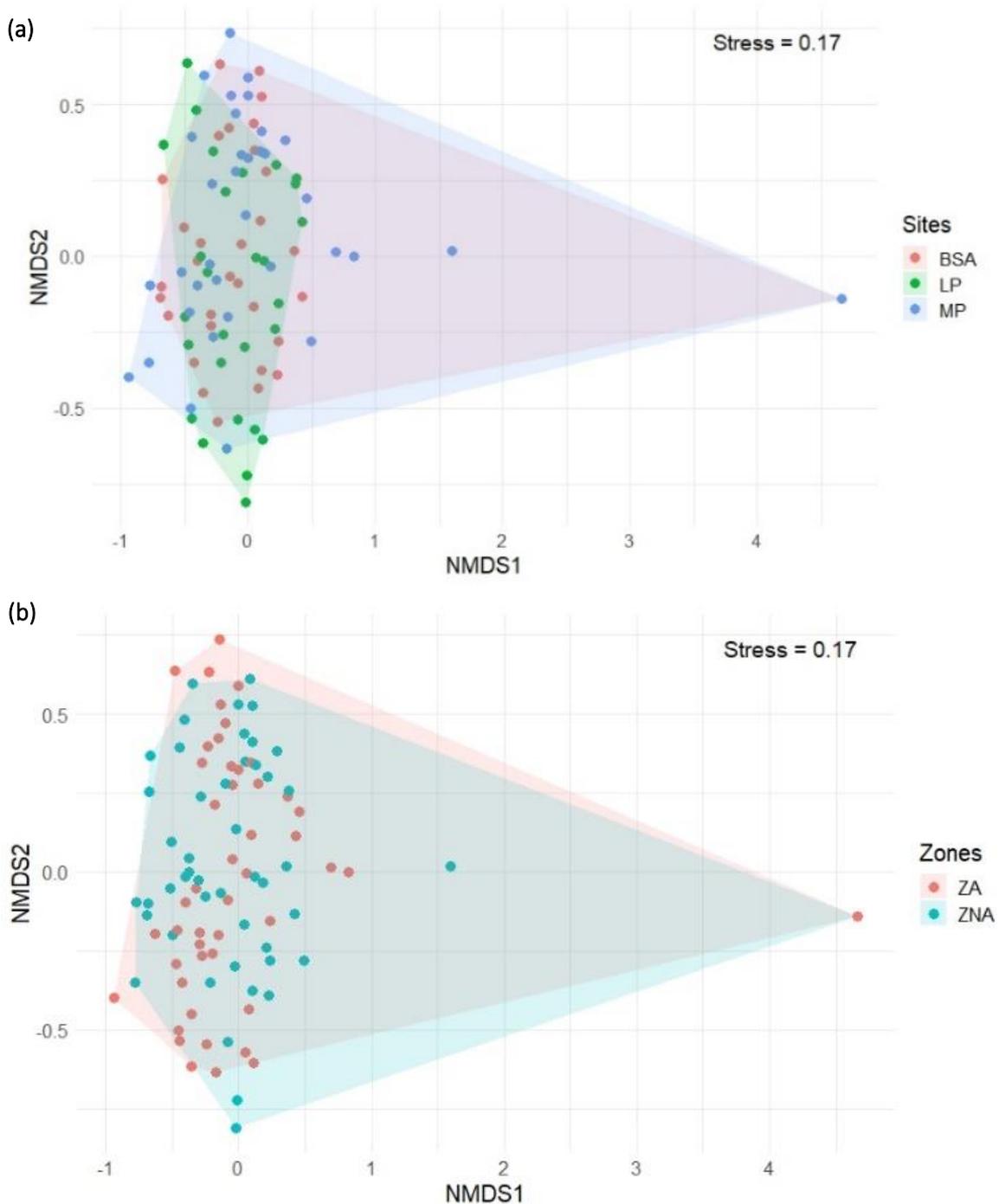
4.7. Matériels supplémentaires



(c)

TYPE DE PIÈGES	BA	PB	PI	FF	PJ
ZA	51	5	23	16	34
ZNA	56	17	20	18	36
BSA	41	10	16	10	27
LP	27	0	15	10	19
MP	39	12	12	14	24

Figure S1. — Estimation de la diversité alpha dans chaque échantillon collecté (N=276) par type de piège (a) dans les zones aménagées (ZA) et non aménagées (ZNA). (b) dans sites d'étude de Bourg-Saint-Andéol (BSA), Lançon-Provence (LP) et Monpeyroux (MP). (c) Le nombre d'échantillons conservés pour ces analyses est présenté par type de capteur et par zone. Les P-values des tests par paire de Kruskal-Wallis au seuil de significativité  $\alpha=1\%$ , avec ajustement de correction de « Bonferonni » sont présentés sous la forme d'astérisque(s) : \*\*\*  $p \leq 0,01$ .



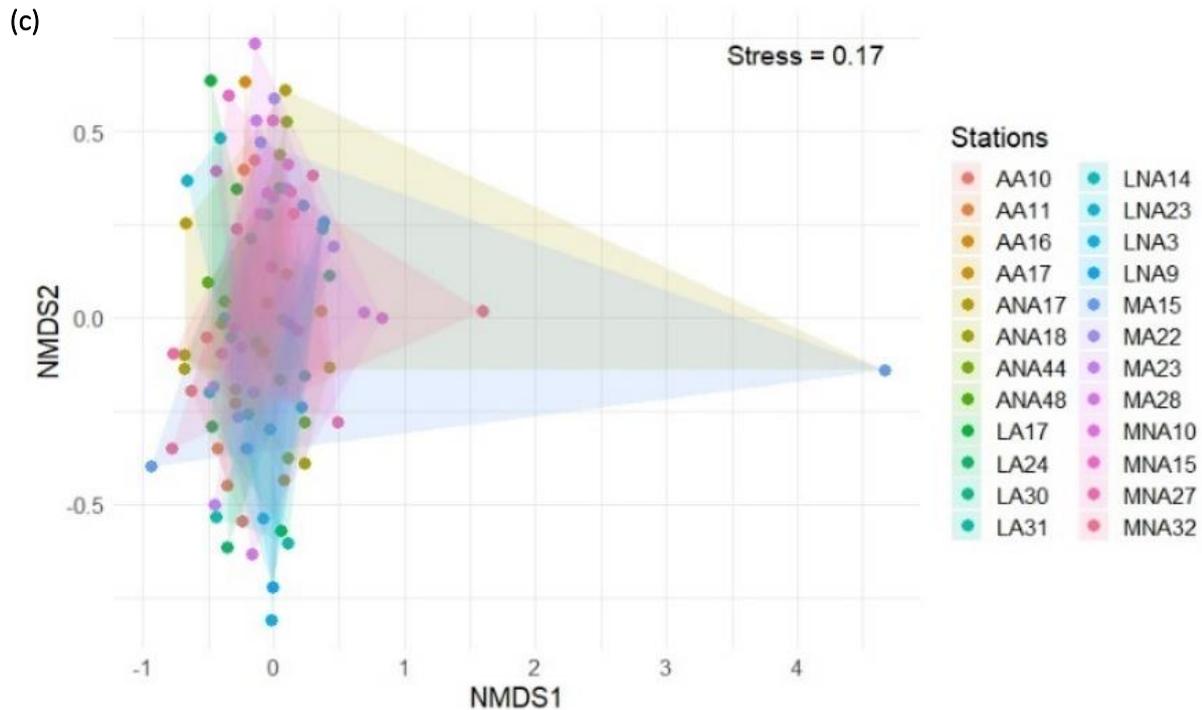


Figure S2. — Analyses par NMDS des échantillons de macro-arthropodes collectés dans les garrigues.

**(a)** Comparaisons des échantillons d'espèces de macro-arthropodes en fonction des sites d'étude de Bourg-Saint-Andéol (BSA), Lançon-Provence (LP) et Montpeyroux (MP). **(b)** Comparaisons des échantillons d'espèces d'arthropodes en fonction des zones aménagées (ZA) et des zones non aménagées (ZNA) **(c)** Comparaisons des échantillons d'espèces de macro-arthropodes en fonction des stations visitées. Les stations sont identifiées d'un acronyme du site, de la zone et d'un identifiant numérique. AA : station localisée à Bourg-Saint-Andéol, dans une zone aménagée ; ANA : station localisée à Bourg-Saint-Andéol, dans une zone non aménagée ; LA : station localisée à Lançon-Provence, dans une zone aménagée ; LNA : station localisée à Lançon-Provence, dans une zone non aménagée ; MA : station localisée à Montpeyroux, dans une zone aménagée ; MNA : station localisée à Montpeyroux, dans une zone non aménagée.

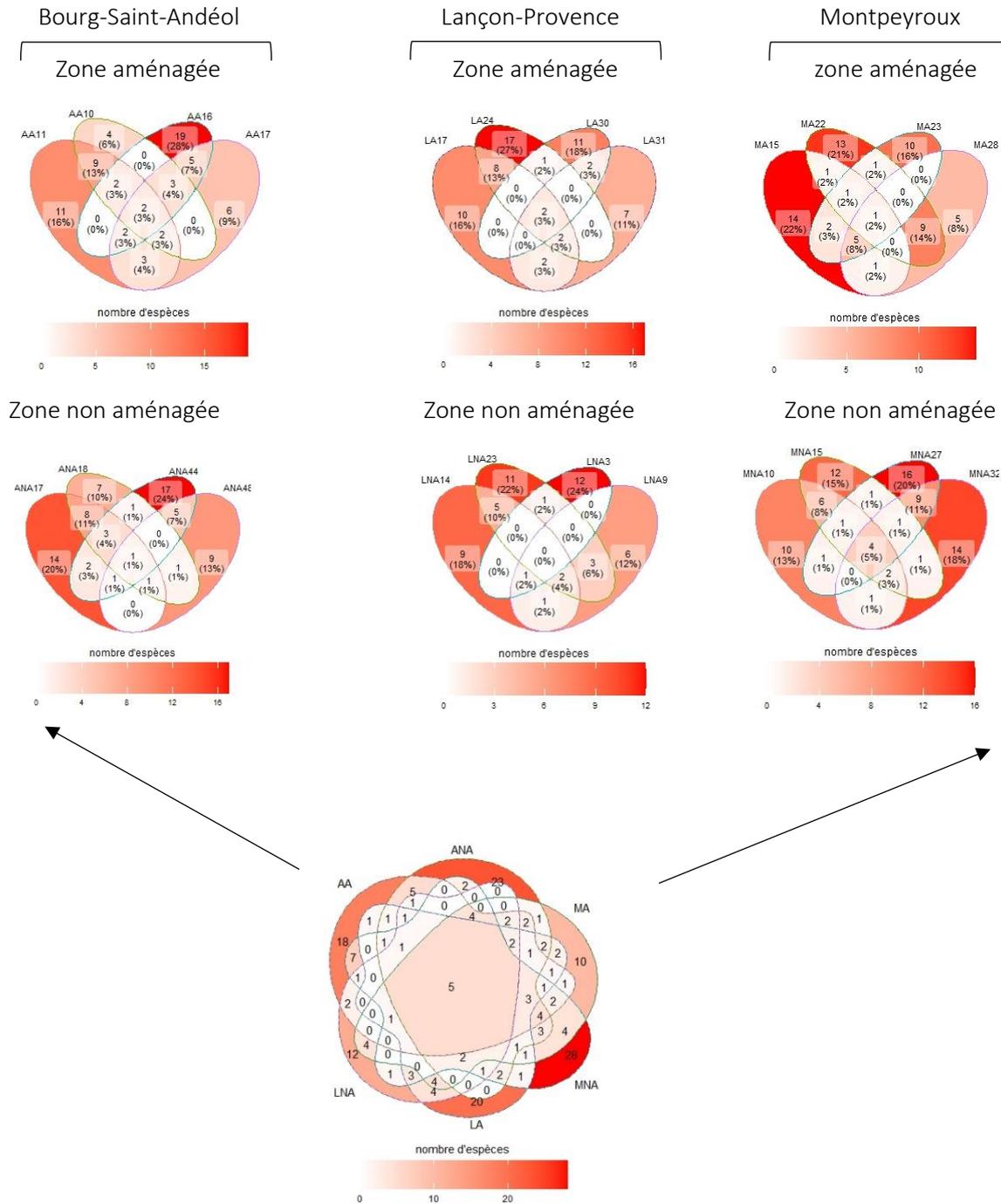


Figure S3. — Comparaisons des espèces de macro-arthropodes détectées dans les échantillons des stations visitées dans les garrigues. La proportion d'échantillons d'espèces est présentée par station (%). Les stations sont identifiées d'un acronyme du site, de la zone et d'un identifiant numérique. AA : station localisée à Bourg-Saint-Andéol, dans une zone aménagée ; ANA : station localisée à Bourg-Saint-Andéol, dans une zone non aménagée ; LA : station localisée à Lançon-Provence, dans une zone aménagée ; LNA : station localisée à Lançon-Provence, dans une zone non aménagée ; MA : station localisée à Montpeyroux, dans une zone aménagée ; MNA : station localisée à Montpeyroux, dans une zone non aménagée.

Tableau S1. — Synthèse des espèces de macro-arthropodes détectées dans les garrigues. Le signe « + » signale la présence de l'espèce dans l'un des échantillons collectés par type de Zones : zones aménagées (ZA), zones non aménagées (ZNA) dans les sites de : Bourg-Saint-Andéol (BSA), Lançon-Provence (LP) et Montpeyroux (MP), par méthodes d'échantillonnage : Bouteilles appâtées (BA), Pot de Barber (PB), Pièges à interception (PI), Filet Fauchoir (FF) et Parapluie Japonais (PJ). Le nombre de contacts (n) dans les échantillons est présenté par espèce. Le signe « \* » indique que l'espèce est exclusive à une zone.

Ordre	Famille	espèce - nom scientifique	Zones		Sites			Méthodes d'échantillonnage					Contact	
			ZA	ZNA	BSA	LP	MP	BA	PB	PI	FF	PJ	n	
Araneae	<b>Anyphaenidae</b>	<i>Anyphaena sabina</i>	+	+	+	+	+	+				+	14	
	<b>Araneidae</b>	<i>Argiope lobata</i>	+	+		+							+	2
		<i>Mangora acalypha</i> *		+	+								+	3
		<i>Zilla diodia</i> *		+	+								+	6
		<b>Cheiracanthiidae</b>	<i>Cheiracanthium mildei</i>	+	+	+		+					+	3
	<b>Clubionidae</b>	<i>Clubiona comta</i> *		+			+						+	1
		<i>Porrhoclubiona diniensis</i>	+	+		+	+						+	5
		<i>Porrhoclubiona leucaspis</i> *	+			+							+	2
	<b>Dictynidae</b>	<i>Nigma puella</i> *		+	+								+	1
	<b>Gnaphosidae</b>	<i>Callilepis schuszeri</i> *		+	+					+				1
	<b>Oxyopidae</b>	<i>Oxyopes heterophthalmus</i> *	+		+		+					+		2
		<i>Oxyopes nigripalpis</i> *		+			+						+	1
	<b>Philodromidae</b>	<i>Philodromus fuscolimbatus</i>	+	+	+	+	+						+	12
		<i>Philodromus lividus</i>	+	+	+	+	+						+	27
		<i>Thanatus atratus</i> *	+				+					+		1
		<i>Thanatus vulgaris</i> *	+		+							+		2
	<b>Salticidae</b>	<i>Evarcha jucunda</i> *		+	+								+	1
		<i>Heliophanus tribulosus</i>	+	+	+	+	+				+		+	6
		<i>Icius hamatus</i>	+	+	+	+	+	+				+	+	33
		<i>Philaeus chrysops</i>	+	+	+		+	+				+	+	5
		<i>Saitis barbipes</i> *		+	+								+	1
	<b>Theridiidae</b>	<i>Dipoena melanogaster</i> *		+	+								+	1
		<i>Kochiura aulica</i>	+	+	+	+	+					+	+	17
		<i>Lasaeola convexa</i>	+	+	+	+		+			+		+	4
		<i>Parasteatoda lunata</i> *		+	+						+		+	2
	<b>Thomisidae</b>	<i>Misumena vatia</i> *		+	+								+	3
		<i>Synema globosum</i>	+	+	+		+					+	+	6
<i>Tmarus staintoni</i> *		+			+	+				+		+	2	
<b>Uloboridae</b>	<i>Hyptiotes flavidus</i> *	+			+							+	1	
<b>Blattodea</b>	<b>Ectobiidae</b>	<i>Loboptera decipiens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	19	

Ordre	Famille	espèce - nom scientifique	Zones		Sites			Méthodes d'échantillonnage					Contact	
			ZA	ZNA	BSA	LP	MP	BA	PB	PI	FF	PJ	n	
Coleoptera	Cerambycidae	<i>Cerambyx cerdo</i> *		+						+			1	
		<i>Trichoferus fasciculatus</i>	+	+			+	+	+				7	
	Chrysomelidae	<i>Bruchidius bimaculatus</i> *	+		+							+	1	
		<i>Chrysolina americana</i>	+	+			+	+			+	+	3	
		<i>Longitarsus nigrofasciatus</i> *	+		+							+	1	
	Coccinellidae	<i>Adalia decempunctata</i>	+	+			+	+				+	4	
		<i>Coccinella septempunctata</i>	+	+	+	+	+		+			+	10	
	Curculionidae	<i>Hylurgus micklitzi</i> *	+				+				+		1	
		<i>Hypoborus ficus</i>	+	+							+		2	
		<i>Orthotomicus erosus</i> *	+				+				+		2	
		<i>Rhynchophorus ferrugineus</i> *		+				+			+		2	
		<i>Sitophilus oryzae</i> *		+				+					1	
	Oedemeridae	<i>Nacerderdes raymondi</i> *	+		+						+		1	
	Scarabaeidae	<i>Protaetia cuprea</i>	+	+	+		+		+				2	
		<i>Protaetia morio</i> *		+			+				+		1	
	Diptera	Acroceridae	<i>Acrocera orbiculus</i>	+	+			+				+		2
Anthomyiidae		<i>Anthomyia confusanea</i> *		+			+	+	+				2	
		<i>Anthomyia pluvialis</i>	+	+	+		+		+		+		5	
		<i>Delia platura</i>	+	+	+	+	+		+		+		7	
		<i>Pegomya winthemi</i> *	+				+		+				1	
Chloropidae		<i>Oscinella nigerrima</i> *		+			+					+	1	
		<i>Trachysiphonella ruficeps</i> *		+			+		+				1	
Drosophilidae		<i>Drosophila suzukii</i>	+	+	+	+	+		+				9	
		<i>Drosophila testacea</i> *		+	+				+				1	
		<i>Phortica variegata</i> *	+		+				+				1	
Heleomyzidae		<i>Suillia flagripes</i>	+	+	+	+			+				3	
		<i>Suillia variegata</i> *		+			+		+				1	
Lonchaeidae		<i>Silba fumosa</i> *		+			+		+				1	
Muscidae		<i>Musca vitripennis</i> *		+			+					+	+	2
		<i>Muscina levida</i> *	+				+		+					1
Phoridae		<i>Megaselia berndseni</i> *		+			+				+		1	
Polleniidae	<i>Pollenia paupera</i> *	+				+		+				1		
	<i>Pollenia vagabunda</i>	+	+	+	+			+		+		15		
Rhiniidae	<i>Stomorphina lunata</i> *		+			+		+				1		

Ordre	Famille	espèce - nom scientifique	Zones		Sites			Méthodes d'échantillonnage					Contact	
			ZA	ZNA	BSA	LP	MP	BA	PB	PI	FF	PJ	n	
Diptera	Sarcophagidae	<i>Sarcophaga albiceps</i> *		+	+			+					1	
		<i>Sarcophaga belgiana</i>	+	+	+		+	+					2	
		<i>Sarcophaga cultellata</i> *	+			+		+					1	
		<i>Sarcophaga hirticus</i>	+	+			+	+					2	
		<i>Sarcophaga minima</i>	+	+			+	+					5	
		<i>Sarcophaga pandellei</i>	+	+			+	+	+				12	
	Sciaridae	<i>Bradysia tilicola</i> *					+				+		1	
		<i>Cratyna keilini</i> *	+				+				+		1	
	Sciomyzidae	<i>Euthycera cribrata</i>	+	+	+			+	+				2	
	Stratiomyidae	<i>Hermetia illucens</i> *		+	+			+					1	
Ulidiidae	<i>Physiphora alceae</i> *		+		+	+	+			+		2		
Entomobryomorpha	Entomobryidae	<i>Entomobrya nivalis</i> *		+	+					+		1		
Hemiptera	Anthocoridae	<i>Anthocoris nemoralis</i> *	+		+							+	1	
	Aphididae	<i>Cinara maghrebica</i> *	+			+							+	1
		<i>Hoplocallis picta</i> *	+				+						+	1
		<i>Lachnus roboris</i>	+	+	+	+	+						+	7
		<i>Periphyllus bulgaricus</i> *			+		+					+		1
		<i>Therioaphis trifolii</i> *	+				+					+		1
	Cicadellidae	<i>Synophropsis lauri</i>	+	+	+							+	+	4
		<i>Thamnotettix dilutior</i> *	+				+		+					1
	Cicadidae	<i>Cicada orni</i>	+	+		+	+				+		4	
	Coreidae	<i>Gonocerus acuteangulatus</i>	+	+	+			+			+		+	7
		<i>Gonocerus juniperi</i>	+	+	+		+						+	2
	Delphacidae	<i>Laodelphax striatellus</i> *	+		+					+				1
	Geocoridae	<i>Geocoris erythrocephalus</i> *		+		+							+	1
	Issidae	<i>Issus coleoptratus</i> *		+	+						+			1
	Oxycarenidae	<i>Macroplox preysleri</i> *		+		+							+	1
	Pentatomidae	<i>Carpocoris mediterraneus</i> *	+				+					+		2
		<i>Carpocoris pudicus</i> *			+	+						+		3
		<i>Codophila varia</i> *	+				+					+		1
		<i>Halyomorpha halys</i>	+	+		+	+						+	2
		<i>Holcogaster fibulata</i>	+	+	+		+						+	5
		<i>Staria lunata</i> *	+		+							+		1
	Phylloxeridae	<i>Phylloxera coccinea</i> *	+				+				+		1	
	Reduviidae	<i>Rhynocoris cuspidatus</i> *		+			+			+			1	
	Rhopalidae	<i>Myrmus miriformis</i> *	+		+						+		1	

Ordre	Famille	espèce - nom scientifique	Zones		Sites			Méthodes d'échantillonnage					Contact	
			ZA	ZNA	BSA	LP	MP	BA	PB	PI	FF	PJ	n	
Hymenoptera	<b>Apidae</b>	<i>Apis mellifera</i> *	+				+				+		1	
	<b>Formicidae</b>	<i>Camponotus cruentatus</i> *	+		+	+	+	+	+	+				5
		<i>Camponotus foreli</i> *		+		+						+		1
		<i>Camponotus lateralis</i> *		+	+		+	+				+		3
		<i>Camponotus piceus</i> *	+		+							+		1
		<i>Camponotus pilicornis</i>	+	+		+	+	+						4
		<i>Camponotus sylvaticus</i> *		+		+		+						1
		<i>Cataglyphis cursor</i> *		+		+		+						1
		<i>Crematogaster scutellaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	29
		<i>Messor barbarus</i>	+			+						+		1
		<i>Pheidole pallidula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		22
		<i>Plagiolepis pygmaea</i>	+	+	+		+	+	+		+			4
		<i>Temnothorax continentalis</i> *		+	+								+	1
	<i>Tetramorium bicarinatum</i> *		+	+						+			1	
	<b>Vespidae</b>	<i>Polistes dominula</i>	+	+		+	+	+						7
		<i>Vespula germanica</i>	+	+	+	+	+	+	+					9
	Julida	<b>Julidae</b>	<i>Brachyiulus pusillus</i> *		+			+						1
	Lepidoptera	<b>Autostichidae</b>	<i>Apatema baixerasi</i> *	+				+				+		1
			<i>Apatema mediopallidum</i> *		+			+	+					1
<i>Oegoconia novimundi</i> *			+		+						+		1	
<b>Blastobasidae</b>		<i>Blastobasis glandulella</i>	+	+	+	+	+					+		5
		<i>Blastobasis phycidella</i>	+	+		+	+	+			+			7
		<i>Hypatopa segnella</i>	+	+	+		+	+			+			6
<b>Crambidae</b>		<i>Cydalima perspectalis</i>	+	+			+	+	+	+	+	+	27	
<b>Drepanidae</b>		<i>Watsonalla cultraria</i> *		+	+			+					1	
<b>Erebidae</b>		<i>Catephia alchymista</i> *		+			+	+						1
		<i>Catocala conjuncta</i>	+	+	+		+	+			+			10
		<i>Catocala conversa</i>	+	+		+		+			+			2
		<i>Catocala fraxini</i>	+	+	+	+	+	+			+			18
		<i>Eilema caniola</i> *		+			+	+						1
		<i>Polypogon plumigeralis</i> *	+				+	+						3
		<i>Zanclognatha zelleralis</i>	+	+	+		+	+						2
<b>Geometridae</b>		<i>Campaea honoraria</i> *		+	+			+					1	
<b>Lecithoceridae</b>		<i>Lecithocera nigrana</i> *	+			+					+		1	
<b>Lycaenidae</b>		<i>Hypaurotis quercus</i> *	+		+			+					1	
<b>Meessiidae</b>		<i>Infurcitinea atrifasciella</i> *		+		+					+		1	

CHAPITRE IV  
Méthode d'inventaire & Effets de la gestion  
sur les macro-arthropodes

Ordre	Famille	espèce - nom scientifique	Zones		Sites			Méthodes d'échantillonnage					Contact	
			ZA	ZNA	BSA	LP	MP	BA	PB	PI	FF	PJ	n	
<b>Lepidoptera</b>	<b>Noctuidae</b>	<i>Agrotis ipsilon</i> *		+			+						2	
		<i>Amphipyra pyramidea</i> *	+		+			+					2	
		<i>Autographa gamma</i> *		+			+	+					1	
		<i>Mythimna albipuncta</i> *		+			+	+					2	
		<i>Mythimna ferrago</i>	+	+	+		+	+					5	
		<i>Noctua comes</i>	+	+			+	+					3	
		<i>Odice jucunda</i> *	+				+				+		1	
	<b>Nymphalidae</b>	<i>Arethusana arethusa</i> *		+			+	+					1	
		<i>Brintesia circe</i> *		+			+	+					1	
		<i>Hipparchia statilinus</i>	+	+	+		+	+					4	
		<i>Pararge aegeria</i> *		+	+			+					1	
	<b>Psychidae</b>	<i>Bacotia claustrella</i> *		+	+							+	1	
		<i>Penestoglossa dardoinella</i> *	+				+				+		1	
	<b>Pyalidae</b>	<i>Endotricha flammealis</i>	+	+	+	+	+	+					14	
		<i>Ephestia parasitella</i>	+	+	+	+		+			+		4	
		<i>Hypsopygia rubidalis</i>	+	+	+	+	+	+			+		5	
		<i>Phycita roborella</i>	+	+	+			+					7	
	<b>Sesiidae</b>	<i>Synanthedon vespiformis</i>	+	+	+	+	+	+					6	
	<b>Tortricidae</b>	<i>Clepsis consimilana</i>	+	+	+		+	+			+		3	
		<i>Cydia amplana</i> *	+			+		+					1	
		<i>Cydia fagiglandana</i>	+	+	+		+	+		+			5	
		<i>Cydia splendana</i> *		+			+	+					1	
		<i>Ditula angustiorana</i>	+	+	+		+	+			+		27	
	<b>Ypsolophidae</b>	<i>Ypsolopha ustella</i>	+	+	+	+	+	+			+		8	
	<b>Mantodea</b>	<b>Amelidae</b>	<i>Ameles decolor</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	16
		<b>Mantidae</b>	<i>Mantis religiosa</i> *	+		+	+	+			+	+		4
	<b>Neuroptera</b>	<b>Chrysopidae</b>	<i>Apertochrysa prasina</i> *		+			+				+		1
<i>Cunctochrysa baetica</i> *			+				+					+	1	
<b>Coniopterygidae</b>		<i>Coniopteryx haematica</i> *		+			+					+	1	
<b>Hemerobiidae</b>		<i>Symphorobius elegans</i> *	+		+					+			1	
<b>Mantispidae</b>		<i>Mantispa scabricollis</i> *		+			+				+		1	
		<i>Mantispa styriaca</i> *	+		+	+					+		3	
<b>Myrmeleontidae</b>		<i>Gymnocnemia variegata</i> *		+			+	+					2	
		<i>Macronemurus appendiculatus</i> *	+				+	+			+		4	
		<i>Neuroleon egenus</i> *		+			+	+					1	

CHAPITRE IV  
Méthode d'inventaire & Effets de la gestion  
sur les macro-arthropodes

Ordre	Famille	espèce - nom scientifique	Zones		Sites			Méthodes d'échantillonnage					Contact
			ZA	ZNA	BSA	LP	MP	BA	PB	PI	FF	PJ	n
Orthoptera	Acrididae	<i>Calliptamus barbarus</i>	+	+	+	+	+		+		+		8
		<i>Dociostaurus genei*</i>	+			+					+		1
		<i>Dociostaurus jagoi</i>	+	+	+	+	+		+		+	+	13
		<i>Oedaleus decorus*</i>	+		+				+				1
		<i>Oedipoda germanica</i>	+	+		+	+				+		4
		<i>Omocestus raymondi</i>	+	+		+	+				+		3
	Gryllidae	<i>Gryllomorpha dalmatina*</i>		+	+		+		+				3
		<i>Gryllomorpha uclensis</i>	+	+	+				+		+		5
		<i>Nemobius sylvestris*</i>		+	+				+				1
	Mogoplistidae	<i>Arachnocephalus vestitus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	32
		<i>Mogoplistes brunneus*</i>		+			+	+	+				2
	Tettigoniidae	<i>Decticus albifrons*</i>	+		+							+	1
		<i>Platycleis albopunctata</i>	+	+	+	+				+	+		2
		<i>Tylopsis lilifolia*</i>	+			+					+	+	2
<i>Yersinella raymondi</i>		+	+	+		+				+	+	4	
Pseudoscorpiones	Cheliferidae	<i>Rhacochelifer maculatus*</i>		+			+				+	1	
Psocoptera	Caeciliusidae	<i>Valenzuela burmeisteri</i>	+	+	+	+	+			+		+	3
	Ectopsocidae	<i>Ectopsocus californicus</i>	+	+	+	+	+	+		+		+	27
	Psocidae	<i>Loensia pearmani</i>	+	+	+	+	+	+		+	+		9
	Stenopsocidae	<i>Graphopsocus cruciatus</i>	+	+	+	+	+			+		+	35
	Trogiidae	<i>Lepinotus reticulatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+			5
Sarcoptiformes	Cymbaeremaeidae	<i>Cymbaeremaeus cymba*</i>		+	+						+		1
	Micreremidae	<i>Micreremus brevipes*</i>	+			+						+	2
Scutigeromorpha	Scutigeridae	<i>Scutigera coleoptrata</i>	+	+	+		+			+		8	
Thysanoptera	Aeolothripidae	<i>Aeolothrips intermedius*</i>	+			+		+					1
	Thripidae	<i>Tenothrips frici*</i>		+		+					+		1
Trombidiformes	Eriophyidae	<i>Abacarus hystrix*</i>		+		+						+	1

Tableau S2. — Proportion de contact de chaque espèce d'arthropodes (N=199) par ordre dans les échantillons (N=276) de chaque station de garrigues visitées. Le TOTAL correspond au nombre de contacts d'espèces comptabilisé dans les échantillons.

■ abondance > 50%    ■ 25% ≤ abondance ≤ 50%    ■ abondance < 25%.

	espèces	AA10	AA11	AA16	AA17	ANA17	ANA18	ANA44	ANA48	LA17	LA24	LA30	LA31	LNA14	LNA23	LNA3	LNA9	MA15	MA22	MA23	MA28	MNA10	MNA15	MNA27	MNA32	TOTAL
Araneae	<i>Anyphaena sabina</i>	0.00	0.00	0.25	0.17	0.00	0.00	0.14	0.00	0.38	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.40	0.00	0.00	0.17	14
	<i>Argiope lobata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2
	<i>Callilepis schuszeri</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Cheiracanthium mildei</i>	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	3
	<i>Clubiona comta</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	1
	<i>Dipoena melanogaster</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Evarcha jucunda</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Heliophanus tribulosus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.20	0.00	0.10	0.00	0.00	6
	<i>Hyptiotes flavidus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Icius hamatus</i>	0.25	0.17	0.13	0.17	0.22	0.25	0.29	0.00	0.25	0.17	0.00	0.33	0.11	0.10	0.00	0.50	0.00	0.23	0.33	0.00	0.30	0.40	0.50	0.00	33
	<i>Kochiura aulica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.13	0.22	0.00	0.33	0.22	0.20	0.00	0.00	0.50	0.00	0.67	0.20	0.20	0.00	0.00	0.00	17
	<i>Lasaeola convexa</i>	0.25	0.17	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4
	<i>Mangora acalypha</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3
	<i>Misumena vatia</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.13	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3
	<i>Nigma puella</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Oxyopes heterophthalmus</i>	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2
	<i>Oxyopes nigripalpis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Parasteatoda lunata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2
	<i>Philaeus chrysops</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.20	0.00	5
	<i>Philodromus fuscilimbatus</i>	0.00	0.00	0.13	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.13	0.06	0.00	0.00	0.33	0.30	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	12
	<i>Philodromus lividus</i>	0.00	0.33	0.25	0.33	0.22	0.38	0.07	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.11	0.20	0.00	0.00	0.15	0.00	0.40	0.20	0.40	0.20	0.17	0.00	27
	<i>Porrhoclubiona diniensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5
	<i>Porrhoclubiona leucaspis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2
	<i>Saitis barbipes</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Synema globosum</i>	0.25	0.00	0.13	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	6
	<i>Thanatus atratus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
<i>Thanatus vulgaris</i>	0.25	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2	
<i>Tmarus staintoni</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2	
<i>Zilla diodia</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.13	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6	
<b>Blattodea</b>	<i>Loxoptera decipiens</i>	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	19
Coleoptera	<i>Adalia decempunctata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	1.00	0.33	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4	
	<i>Bruchidius bimaculatus</i>	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Cerambyx cerdo</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	1	
	<i>Chrysolina americana</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	3
	<i>Coccinella septempunctata</i>	1.00	0.50	0.00	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.50	0.00	10
	<i>Hylurgus micklitzii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Hypobarus ficus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.20	0.00	0.00	2
	<i>Longitarsus nigrofasciatus</i>	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Nacerdes raymondi</i>	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Orthotomicus erosus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2
	<i>Protaetia cuprea</i>	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	2
	<i>Protaetia morio</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	1
	<i>Rhynchophorus ferrugineus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40	0.00	0.00	2
	<i>Sitophilus oryzae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	1
	<i>Trichoferus fasciculatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.50	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7





CHAPITRE IV  
Méthode d'inventaire & Effets de la gestion  
sur les macro-arthropodes

<b>Mantodea</b>	<i>Ameles decolor</i>	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	16
	<i>Mantis religiosa</i>	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4
<b>Neuroptera</b>	<i>Apertochrysa prasina</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1	
	<i>Coniapteryx haematica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1	
	<i>Cunctochrysa baetica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1	
	<i>Gymnocnemia variegata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	2	
	<i>Macronemurus appendiculatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4
	<i>Mantispa scabricollis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Mantispa styriaca</i>	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3
	<i>Neuroleon egenus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
<i>Symphorobius elegans</i>	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1	
<b>Orthoptera</b>	<i>Arachnocephalus vestitus</i>	0.00	0.25	0.18	0.57	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.67	1.00	0.50	0.50	0.00	1.00	1.00	0.40	0.67	1.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	32	
	<i>Calliptamus barbarus</i>	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.60	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.50	0.00	0.00	8	
	<i>Decticus albifrons</i>	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1	
	<i>Dociostaurus genei</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1	
	<i>Dociostaurus jagoi</i>	1.00	0.75	0.18	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	13	
	<i>Gryllomorpha dalmatina</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	3	
	<i>Gryllomorpha uclensis</i>	0.00	0.00	0.18	0.29	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5	
	<i>Mogoplistes brunneus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.25	0.00	2	
	<i>Nemobius sylvestris</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1	
	<i>Oedaleus decorus</i>	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1	
	<i>Oedipoda germanica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.40	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4	
	<i>Omocestus raymondi</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	3	
	<i>Platycleis albopunctata</i>	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2	
	<i>Tylopsis lilifolia</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2	
<i>Yersinella raymondi</i>	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.33	0.00	0.00	4		
<b>Pseudoscorpiones</b>	<i>Rhacochelifer maculatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1	
<b>Psocoptera</b>	<i>Ectopsocus californicus</i>	0.00	0.00	0.45	0.13	0.00	0.00	0.38	0.46	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.60	0.00	0.50	0.33	0.60	0.00	0.00	27		
	<i>Graphopsocus cruciatus</i>	0.00	0.00	0.36	0.63	0.00	0.00	0.46	0.38	0.75	1.00	0.00	0.00	0.67	0.67	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.50	0.67	0.40	0.00	0.00	35	
	<i>Lepinotus reticulatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	5		
	<i>Loensia pearmani</i>	0.00	0.00	0.09	0.25	0.00	0.00	0.15	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	9	
	<i>Valenzuela burmeisteri</i>	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	3		
<b>Sarcoptiformes</b>	<i>Cymbaeremaeus cymba</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1	
	<i>Micreremus brevipis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2	
<b>Scutigeromorpha</b>	<i>Scutigera coleoptrata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	8		
<b>Thysanoptera</b>	<i>Tenothrips frici</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1	
<b>Trombidiformes</b>	<i>Abacarus hystrix</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1	

Tableau S3. — Analyses NMDS-*envfit* mesurant les relations entre les variables environnementales et le contenu taxonomique des échantillons collectés dans les garrigues. Pourcentage d'aménagement (% A) ; Pourcentage de surface en herbes (% SH) ; Pourcentage de surface en sol nu (% SN) ; Indice de Shannon (IS) ; Indice d'Équitabilité (IE) ; Indice de Simpson (Is) ; Nombre de *Patches* Moyens (NPM) ; Indice de Largeur Moyen des *Patches* (ILMP) ; Indice de fragmentation (IF) ; Indice de connectivité du paysage (ICP) ; Indice d'hétérogénéité (H) ; Indice de connectivité entre *patches* de végétation (lcp). Les caractéristiques des indices sont décrites Tableau 6. Les résultats significatifs sont présentés sous la forme d'astérisque(s) : \*\*\*  $p \leq 0,001$  \*\*  $p \leq 0,01$  \*  $p \leq 0,05$  #  $0,05 \geq p \geq 0,10$ .

variables	NMDS1	NMDS2	r <sup>2</sup>	Pr(>r)	
<b>Zones aménagées</b>					
% A	-0,23117	-0,97291	0,8499	0,001	***
% SH	-0,17679	0,98425	0,6215	0,004	**
% SN	0,70725	0,70696	0,2845	0,199	
IS	0,24651	0,96914	0,2229	0,332	
IE	0,35291	0,93566	0,1495	0,488	
Is	0,67455	0,73823	0,0762	0,692	
NPM	-0,15246	0,98831	0,5039	0,045	*
ILMP	0,17618	-0,98436	0,2909	0,205	
IF	0,99631	0,08586	0,2361	0,318	
ICP	0,02317	-0,99973	0,4164	0,083	#
H	-0,08061	0,99675	0,4269	0,075	#
lcp	0,32213	0,94669	0,3008	0,172	
<b>Zones non aménagées</b>					
% A	0	0	0	1	
% SH	0,54043	-0,84139	0,7309	0,007	**
% SN	-0,98436	0,17615	0,5018	0,037	*
IS	-0,73534	-0,6777	0,1073	0,608	
IE	-0,89206	-0,45191	0,114	0,597	
Is	-0,97831	-0,20716	0,1135	0,606	
NPM	-0,96218	-0,2724	0,055	0,774	
ILMP	0,14832	-0,98894	0,0473	0,827	
IF	-0,38743	-0,9219	0,2756	0,236	
ICP	0,58064	-0,81416	0,1807	0,428	
H	-0,58285	0,81258	0,1927	0,405	
lcp	-0,98793	-0,15491	0,239	0,27	



# Chapitre 5

## Discussion générale

### 5.1. Les enjeux de la thèse

Ce travail de thèse avait pour objet de mesurer les conséquences de la gestion de l'habitat en faveur de la petite faune gibier sur un plus grand nombre de groupes d'espèces non ciblées en contexte méditerranéen. Depuis quelques années à des fins cynégétiques, les gestionnaires mettent en œuvre des programmes expérimentaux visant à aménager des parcelles agricoles et forestières, en réaffectant, réhabilitant ou restaurant des habitats favorables au développement des populations locales d'espèces de petit gibier et de la faune sauvage en général (*e.g.* Ponce-Boutin *et al.*, 2006, 2009). Or, nous avons évoqué précédemment en introduction que les initiatives d'aménagement de l'habitat produisaient diverses perturbations écologiques et fonctionnelles souvent mal mesurées.

Bien qu'il existe quelques études décrivant l'impact de la gestion des milieux par la chasse sur la biodiversité (Tableau 1), elles ne résument qu'une fraction du phénomène mesuré. L'évaluation des impacts de la gestion des habitats sur la biodiversité s'avère complexe en raison des relations dynamiques entre les communautés végétales, fauniques et l'habitat. De plus, l'effet global des modes de gestion, qu'ils soient uniques ou combinés, dépend étroitement des modalités spécifiques à la gestion des habitats (**Section B.3**). Des mesures de gestion méticuleusement planifiées, adaptées au contexte écologique local et conformes aux objectifs de conservation, peuvent induire des effets bénéfiques sur la biodiversité (Gallo et Pejchar, 2016).

Face aux projets d'aménagement de l'habitat, le seuil de réversibilité de l'écosystème visé peut varier suivant les spécificités de la perturbation liée à la gestion — l'étendue, l'amplitude, l'intensité et la durée — entre gains et pertes écologiques sur le niveau de biodiversité (Holling, 1973 ; Walker *et al.*, 2004). Dans certains cas, ces initiatives de gestion de l'habitat peuvent altérer la diversité des éléments du paysage et des processus fonctionnels associés, entraînant

une dégradation de la qualité de l'habitat (pertes de niches écologiques<sup>24</sup>, discontinuités écologiques, fragmentation, etc.) sur la coexistence des espèces dans les communautés. Dans la meilleure des situations, elle pourrait augmenter la capacité de charge de l'habitat et conditionner de nouvelles niches écologiques pour un cortège d'espèces non ciblées qu'il convient d'identifier. Ainsi, la gestion de zones initialement dédiées à la faune gibier sédentaire de plaine est bénéfique pour certaines espèces non ciblées, mais peut être préjudiciable pour d'autres. Par conséquent, la valeur globale de la gestion pour la biodiversité dépend directement des priorités de conservation. C'est dans ce cadre que cette thèse s'inscrit, à l'interface entre la recherche axée sur la mesure des impacts de la gestion sur quatre groupes taxonomiques indicateurs et la formulation de recommandations techniques pertinentes pour la conservation de la biodiversité à travers le développement d'outils applicables pertinents.

## 5.2. Le cadre d'étude et les principaux résultats

Les modèles d'étude à petite échelle (*i.e.* les zones, les stations) ont fourni un cadre analytique exploratoire pour examiner l'effet des perturbations induites par la gestion de l'habitat sur la plupart des groupes taxonomiques clés désignés dans la thèse. La compréhension du fonctionnement des communautés d'espèces indicatrices dans les environnements de garrigue gérés revient à identifier les gains et les pertes écologiques de l'effet de la gestion de l'habitat sur la biodiversité locale. Les analyses comparatives et quantitatives des différents inventaires réalisés durant la thèse sur les communautés d'oiseaux (**Chapitre 1**), des chauves-souris (**Chapitre 2**), des petits mammifères terrestres (**Chapitre 3**) et des macro-arthropodes terrestres et volants (**Chapitre 4**) indiquaient que les initiatives de gestion de l'habitat pour le petit gibier étaient perçues différemment dans le paysage. Ces variations mesurées traduisent une réponse différenciée des peuplements liés à l'évolution du paysage, la perméabilité du paysage local et à la disponibilité des *patches* d'habitats disponibles (Figure 60a), avec pour conséquences des gains et des pertes de diversité selon les groupes taxonomiques considérés (Figure 60b). Or, il est rapporté que la richesse en espèces au sein d'une ou plusieurs communautés agit directement sur les performances de l'écosystème, c'est-à-dire sur la

---

<sup>24</sup> **Niche écologique** — Ensemble des conditions et des ressources nécessaires au maintien d'une espèce dans le temps dans un espace à  $n$  dimensions (Hutchinson, 1957).

résistance et sur la stabilité des fonctions écologiques écosystémiques<sup>25</sup> face à une perturbation (Figure 60b ; Naeem *et al.*, 1994 ; Chapin *et al.*, 1996b ; Hector and Baghi, 2007 ; Isbell *et al.*, 2017 ; Craven *et al.*, 2018). Les écosystèmes riches en espèces tendent à maintenir leur stabilité face à des perturbations externes (événements climatiques, catastrophes naturelles, etc.). Ainsi, il est généralement admis que les processus de régulation et les fonctions écologiques des écosystèmes sont plus stables dans les milieux riches en biodiversité (Hector and Bagchi, 2007). La richesse spécifique est donc un des paramètres éco-régulateur clé de la résilience d'un écosystème et influence directement sa capacité à maintenir ses fonctions de résistance face à une perturbation (Figure 60c).

L'étude des relations entre la qualité de l'habitat et la richesse en espèces dans chacun des quatre groupes taxonomiques indicateurs a contribué à approfondir notre compréhension des relations entre l'architecture du paysage local et l'organisation spatiale des espèces dans un contexte de gestion de l'habitat pour le petit gibier (**Chapitre 1, Chapitre 4**). Elle a également apporté des indications sur la manière dont les espèces partageaient et utilisaient les ressources disponibles dans l'environnement (**Chapitre 1**). Néanmoins l'évaluation de l'effet de la gestion de l'habitat n'a pas toujours été évidente autant pour des raisons d'échelles d'analyses (**Chapitre 2**), de détectabilité des espèces (**Chapitre 2, Chapitre 3**) que des rouages de l'environnement (filtres écologiques) impliquant des pressions de sélection à différents niveaux sur les espèces, au-delà des effets de la gestion de l'habitat du petit gibier.

---

<sup>25</sup> **Fonctions écologiques écosystémiques.** — Ensemble des attributs (structures, processus) dynamiques résultant des interactions habitats – espèces sur les services rendus par l'écosystème à la nature.

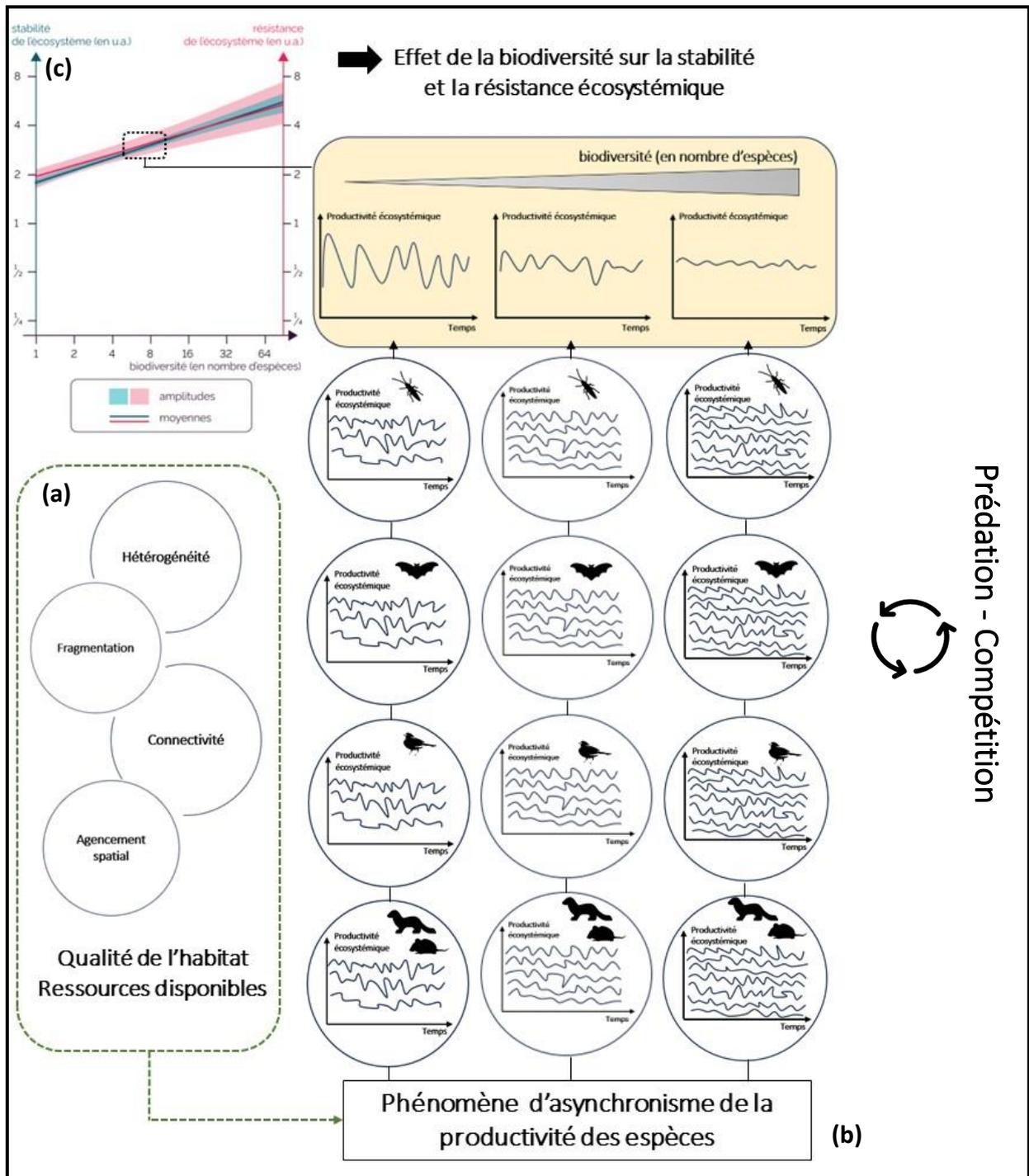


Figure 60. — Relations entre la richesse en espèces et la qualité de l'habitat sur la stabilité et la résistance des écosystèmes. Chaque courbe sinusoidale irrégulière signale les relations fonctionnelles entre une espèce et son environnement au cours du temps. Figure adaptée des travaux de Hector et Bagchi, 2007 ; Isabell *et al.*, 2017 et Craven *et al.*, 2018.

5.2.1. Les oiseaux

Sous l'effet de la fermeture des milieux en région méditerranéenne, plusieurs études ont montré que les oiseaux souffraient d'une perte conséquente d'habitats dans le paysage (Diaz *et al.*, 2015, Brotons *et al.*, 2018), mettant directement en péril leur diversité taxonomique et fonctionnelle (Fusco *et al.*, 2021). Les espèces d'oiseaux des milieux agricoles et les spécialistes des milieux ouverts ou des matorrals semblent être les plus touchées par cette évolution du paysage (Preiss *et al.*, 1997, Coreau et Martin, 2007 ; Sirami *et al.*, 2008b). Ainsi l'inversion du processus de fermeture par le biais de petits projets de restauration de milieux plus ouverts peut devenir une solution pour soutenir à court et moyen termes les espèces en mauvais état de conservation. Dans mes recherches, j'ai montré que l'ouverture de la végétation dans les garrigues pour le petit gibier a suppléé la communauté d'oiseaux originelle des garrigues avec l'arrivée d'espèces d'oiseaux granivores et insectivores des milieux ouverts, souvent en mauvais état de conservation au niveau national (UICN France *et al.*, 2016). La gestion de l'habitat des garrigues a donc favorisé la coexistence d'espèces généralistes et parfois spécialistes provenant d'environnements ouverts et fermés, bien que les espèces strictement forestières et à faible capacité de dispersion n'aient pas été avantagées, sous l'effet de la fragmentation de l'habitat dans la matrice (**Article 1**).

Ces recherches ont souligné l'importance de comparer les peuplements d'oiseaux entre des zones aménagées et des zones non aménagées, puis de mesurer leurs réponses dans le choix de l'habitat géré le long d'un gradient de densité d'aménagement. Cette approche a permis de mieux comprendre comment chaque espèce réagissait à la gestion de l'habitat en faveur de la petite faune gibier et de mesurer la capacité de chaque espèce à survivre et à rivaliser dans un éventail plus ou moins large de conditions environnementales en quête de ressources. Trois grands profils écologiques d'espèces ont été identifiés et décrits dans l'habitat de garrigue géré où la tolérance à la perturbation variait localement en fonction de la densité des aménagements dans la matrice. La variation de ce seuil de tolérance à l'aménagement d'une espèce à l'autre était attribuable aux traits biologiques spécifiques ainsi qu'à l'échelle de perception des espèces dans l'environnement, c'est-à-dire à la nature des éléments paysagers perçus par les oiseaux. Ces facteurs physiques hiérarchiques jouent un rôle déterminant dans la manière dont les oiseaux appréhendent la qualité de leur habitat (Sirami, 2006). Dans ces

paysages, chaque espèce exprime une tolérance à des conditions optimales le long des gradients de ressources disponibles dans l'habitat.

- ❖ **Les espèces d'oiseaux généralistes ou espèces multi-habitats.** Elles représentent la majorité des espèces contactées dans cette étude. Elles ont la capacité d'exploiter une variété de micro-habitats dans les garrigues le long d'un gradient de perturbation lié à l'aménagement, y compris les espaces composés de petits fragments d'habitats. Elles tirent donc profit des ressources supplémentaires présentes en bordure de ces fragments de végétation (effet lisières) et ces ressources sont d'autant plus importantes et disponibles que le niveau de fragmentation de l'habitat augmente. D'un autre côté, ces espèces multi-habitat perçoivent l'habitat géré comme une unité fonctionnelle garantissant l'accès à une diversité de ressources alimentaires, des zones de quiétude et assure ainsi des fonctions variables, utiles à tous les cycles de vie d'une espèce (Burel et Baudry, 1999). Cette catégorie d'espèces surmonte donc les effets négatifs de la matrice (fragmentation, discontinuité écologique, etc.) en recherchant des ressources compensatrices supplémentaires ou complémentaires dans l'habitat géré (Dunning *et al.*, 1992 ; Fahrig, 2003).
- ❖ **Les espèces d'oiseaux spécialistes forestières.** Elles sont inféodées aux habitats de garrigues donc défavorisées par la fragmentation de l'habitat, même à petites échelles, car la taille des *patches* de végétation ne peut être suffisamment imposante pour héberger une population viable (Bélisle et St. Clair, 2002). Dans cette étude, ce sont quelques espèces migratrices et résidentes comme *Certhia familiaris*, *Caprimulgus europaeus*, *Turdus philomelos*, *Troglodytes troglodytes*. Dans la région méditerranéenne, elles bénéficieraient de l'expansion des zones de broussailles, correspondant aux derniers stades de transition entre les habitats semi-ouverts et les zones de végétation dense (*e.g.* Sirami *et al.*, 2008b ; Brotons *et al.*, 2018). Les garrigues matures et vieillissantes offriraient donc les ressources suffisantes pour satisfaire aux différents besoins de chacune de ces espèces.
- ❖ **Les espèces d'oiseaux des milieux ouverts et agricoles.** Cette gamme d'espèces à haute valeur de conservation au niveau national pour la région (espèces patrimoniales) a tiré profit de l'aménagement de l'habitat pour recoloniser de nouvelles zones dans la garrigue.

En région méditerranéenne, la plupart des espèces rares et endémiques dépendraient des habitats ouverts continus et fragmentés (Fonderflick, 2007). En effet, les résultats ont montré que les espèces d'oiseaux en danger ou vulnérables — *Anthus pratensis*, *Carduelis carduelis*, *Chloris chloris*, *Lanius senator*, *Linaria cannabina*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Saxicola rubetra*, *Serinus serinus* et *Streptopelia turtur* — étaient environ cinq fois plus fréquemment détectées dans les zones aménagées au cours des inventaires (**Chapitre 1.2**). Ces oiseaux spécialistes de l'ouverture et des lisières se distinguent par leur capacité limitée à exploiter les habitats trop fermés dans la matrice environnante, en raison de leur faible adaptation écologique ainsi que de leur réticence à utiliser les habitats fermés. En revanche, l'habitat serait moins intéressant pour ces espèces dans les paysages fortement fragmentés car elles seraient désavantagées par des taux de prédation et de parasitisme plus élevés aux abords des lisières et des petits fragments que des îlots de végétation de surface plus imposante (Paton, 1994).

#### 5.2.2. Les chauves-souris

**Les enquêtes de terrain n'ont pas montré de différences de richesse spécifique entre les zones aménagées et non aménagées, à raison d'une emprise spatiale d'échantillonnage peu compatible avec les distances de déplacement des chauves-souris.**

Dans le deuxième chapitre, les résultats ont montré que la communauté de chauves-souris était approximativement la même dans les deux types de zones dans les trois sites (**Article 2**). L'une des principales explications est la position trophique élevée des chauves-souris dans les écosystèmes (Jones *et al.*, 2009). Leur grande mobilité leur permet d'explorer leur domaine vital sur de larges étendues à la recherche de nourriture et de gîtes potentiels, pouvant atteindre quelques dizaines à quelques centaines de kilomètres carrés, voire davantage suivant les aires de distribution et plus généralement les traits d'histoire de vie de chaque espèce (Froidevaux *et al.*, 2023). Cette exploration de l'habitat dépasse largement l'emprise des zones étudiées, distantes d'environ un kilomètre dans chaque site (Tableau 2). L'autre explication repose sur les nombreux facteurs environnementaux impliqués dans le conditionnement des communautés à l'échelle des paysages. Les facteurs abiotiques (climat, événements météorologiques) régissent la répartition spatio-temporelle des espèces et leurs abondances

locales en fonction des tolérances physiologiques spécifiques (*e.g.* Currie *et al.*, 2004). De plus, l'habitat fournit des ressources et des conditions physico-chimiques qui sont elles aussi soumises à des limitations temporelles et/ou spatiales, ce qui influence directement la valeur sélective des chauves-souris. Enfin, les interactions interspécifiques pour la ressource déterminent les règles d'assemblage et la répartition des espèces dans le paysage. Ainsi, il a largement été rapporté que la structure et la composition des communautés de chauves-souris étaient fortement conditionnées par la disponibilité des zones de chasse (Jung *et al.*, 1999 ; Kusch *et al.*, 2004) et des gîtes de repos (Kaňuch *et al.*, 2008).

**À l'échelle locale, l'activité globale des chauves-souris varient selon les zones, les sites et les saisons.**

En France, toutes les chauves-souris sont insectivores et dépendent en conséquence des rythmes biologiques des insectes. En garrigues, 16 des 31 espèces présentes en région méditerranéenne ont été détectées soulignant l'importance écologique de ces écosystèmes méditerranéens parmi la gamme d'habitats disponibles (oliveraies, vignobles, garrigues, vergers, cultures). La communauté était composée pour majorité d'espèces généralistes, reconnues pour occuper une assez large gamme d'habitats semi-ouverts. Mes recherches ont montré qu'il était difficile d'évaluer pleinement l'impact de l'aménagement de l'habitat du petit gibier à partir des modèles d'activité des chauves-souris. L'étude a montré que ce schéma d'activité était influencé par des effets d'interaction entre les sites, les zones et les saisons, ce qui suggère que la gestion de l'habitat de broussaille n'était pas le seul facteur impliqué sur les stratégies d'exploration des chauves-souris dans l'environnement (**Article 2**). Parmi les huit chauves-souris les plus actives — *Pipistrellus kuhlii*, *P. pipistrellus*, *P. nathusii*, *Hypsugo savii*, *P. pygmaeus*, *Miniopterus schreibersii*, *Rhinolophus hipposideros* et *Tadarida teniotis* (respectivement) — les activités horaires individuelles indiquaient une durée de fréquentation aussi longue dans les zones aménagées que dans les zones non aménagées. En revanche, l'activité saisonnière des espèces de chauves-souris était bien différente selon les zones et les sites, rendant difficile la généralisation du phénomène à l'échelle de la communauté. En effet, il est montré que les chauves-souris répondent différemment à l'hétérogénéité des mosaïques paysagères suivant leur mobilité, la disponibilité des gîtes et l'agencement des terrains de chasse. Dans les habitats forestiers, les chauves-souris auraient tendance à prêter plus

attention à la sélection de zones de quiétude (gîtes) et de la qualité de l'habitat environnant, alors qu'elles feraient preuve d'opportunisme pour les sites de chasse (Ethier et Fahrig, 2011). En ce sens, nous pourrions formuler l'hypothèse que les zones aménagées, plus hétérogènes et ouvertes, substitueraient de nouvelles placettes de chasse en agissant comme un effet compensateur pour quelques chauves-souris généralistes ou tributaire de l'habitat ouvert à semi-ouvert. Dans ce type de schéma paysager, une complémentarité spatiale à courte distance entre la disponibilité des gîtes, de perchoir dans l'habitat fermé et les zones de chasse dans la zone ouverte atteindrait son optimum. Cette configuration favoriserait à la fois l'accès aux ressources et les échanges génétiques entre les populations à un moindre-coût, contribuant ainsi à réduire leurs déclin et les extinctions locales. Néanmoins, la faible emprise spatiale des habitats gérés peut paraître négligeable pour les chauves-souris face à l'étendue des garrigues et des broussailles dans le paysage.

**Les suivis d'activité des chauves-souris ont indiqué des variations saisonnières marquées, caractérisées par un pic d'activité estivale dans les trois garrigues.**

- ❖ **Les cycles saisonniers affecteraient directement l'activité d'un cortège d'espèces de chauves-souris dans la recherche de proies le long d'un gradient longitudinal.** Il s'agit d'un stress environnemental cyclique qui inciterait certaines chauves-souris à concentrer leur activité dans les habitats les plus propices pour exploiter le pic d'émergence de leurs proies préférentielles sur un temps relative court dans la saison, mais qui aurait tendance à se déplacer d'ouest en est du printemps vers l'automne (**Article 2**). Les chauves-souris adaptent ainsi leur activité à la phénologie des insectes au rythme des saisons. Sur une échelle spatio-temporelle, les chauves-souris ont tendance à maximiser leurs déplacements au gain d'énergie qu'elles peuvent acquérir dans la quête de nourriture, tout en limitant les dépenses de prospection sur de courtes périodes.
  
- ❖ **Les contraintes climatiques, principalement les températures, peuvent influencer l'activité des chauves-souris qui s'adaptent aux variations des ressources disponibles au fil des saisons.** Les chauves-souris peuvent rencontrer des contraintes directement liées à leur physiologie (thermorégulation) lorsqu'elles sont exposées à des conditions

froides (Graham, 1983 ; Patterson *et al.*, 1996 ; McCain, 2007), ainsi qu'à la dynamique saisonnière des ressources. Il est notamment montré que les températures nocturnes fraîches diminuent fortement l'activité des insectes volants et les périodes prolongées de basses températures peuvent entraîner un retard dans le développement des insectes (Sherwin *et al.*, 2013). Les chauves-souris seraient donc contraintes d'ajuster continuellement leur stratégie d'alimentation, en recherchant les bonnes fenêtres climatiques jusqu'à tardivement dans la saison en se déplaçant vers l'est (où les nuits restent chaudes plus longtemps dans la saison) pour optimiser leur activité de chasse et éviter les baisses de températures.

### 5.2.3. Les petits mammifères terrestres

Le troisième chapitre, essentiellement méthodologique, visait à tester une série de matériels d'inventaire pour la détection des petits et méso-carnivores terrestres des garrigues (Eulipotyphles, Rongeurs et les petits et méso-carnivores). Cette étude exploratoire propose une nouvelle méthode d'inventaire originale, légère et standardisée dont le but ultime est de maximiser les détections dans des habitats contraints par la pénétrabilité dans la végétation. La méthode est peu encombrante et offre la possibilité d'être étendue à d'autres habitats méditerranéens. L'utilisation du *metabarcoding* s'est avérée puissante et prometteuse, alors que des lacunes moléculaires persistent pour certains groupes de mammifères comme le genre *Talpa* sp. Ces déficiences pourraient bientôt être surmontées grâce aux récents travaux espagnols de séquençage génomique complet des espèces *Talpa aquitania*, *Talpa occidentalis* et *Talpa europaeus* (Gutiérrez *et al.*, 2018 ; Aleix-Mata *et al.*, 2020) et des nouvelles connaissances de leurs aires de distribution respectives (Nicolas *et al.*, 2021).

Dans les garrigues, nous avons identifié quatre paramètres clés affectant directement les performances de la méthode ciblant les petits et méso-carnivores (hors pièges photographiques) et donc la qualité des inventaires.

- ❖ **Les rythmes saisonniers** influencent la dynamique des populations des petits mammifères terrestres. Ce phénomène bien connu s'explique par des variations temporelles des densités de populations synchronisées à la fois en fonction des régimes climatiques saisonniers et des ressources disponibles dans l'habitat. Dans cette étude,

les micromammifères méditerranéens détectés sont principalement granivores et insectivores. Ils dépendent essentiellement des pics d'abondance d'insectes (Churchfield et Brown, 1987 ; Parmenter et Macmahon, 1988) et des glandées automnales (Orsini, 1979b ; Orsini *et al.*, 1982). En revanche, la guildes des petits et méso-carnivores dépend des densités de micromammifères (Vilella *et al.*, 2020), en particulier chez deux espèces spécialisées : la belette d'Europe (Erlinge, 1974 ; Henttonen, 1987 ; Klemola *et al.*, 1999), la genette commune (Munuera et Llobet, 2004) et dans une moindre mesure deux espèces généralistes : le renard roux et la fouine (Padial *et al.*, 2002). Il est donc recommandé de privilégier les périodes de fin d'été au début de l'automne pour échantillonner les petits et méso-carnivores terrestres dans les garrigues méditerranéennes pour maximiser les chances de détection sur les périodes de fortes densités de population et d'activité (émancipation des jeunes, construction du domaine vital, etc.).

- ❖ **Les aléas météorologiques** sont également des facteurs limitants pour la méthode, car les journées fortement humides ont tendance à réduire les performances des plaquettes collantes, même s'il est reconnu que de légères pluies stimulent l'activité des micromammifères (Kirkland *et al.*, 1998 ; Charbonneau *et al.*, 2023). Par ailleurs, les fortes chaleurs estivales et les sécheresses perturbent le fonctionnement des tunnels à empreintes et des problèmes d'appât carné desséché ou en cours de putréfaction ont été relevés. Pour de futures enquêtes, les périodes de fortes pluies devront être évitées auquel cas un passage après les précipitations devrait être planifié pour remplacer les plaquettes collantes. Les périodes fraîches et tardives dans l'année sont également à éviter, en cohérence avec les pics d'abondance des ressources saisonnières et des patrons d'activité des petits mammifères terrestres des garrigues.
- ❖ **Respecter une période d'enquête d'au moins quatorze journées-pièges sur le terrain.** Il a été observé que le nombre de prélèvements et, par conséquent, les fréquences de visite des tubes-capturs par les micromammifères augmentaient entre le relevé intermédiaire (7<sup>ème</sup> journée) et le retrait du matériel (14<sup>ème</sup> journée). Pour les micromammifères, il serait préférable de prolonger la période de pose des tubes-

capteurs sur une durée plus longue, idéalement trois semaines (retrait au 21<sup>ème</sup> jour). Cette extension de la période permettrait de vérifier si certaines espèces ont été omises de la liste d'espèces détectées pendant ces inventaires, bien que les informations existantes corroborent avec nos enquêtes sur la faible diversité d'espèces de micromammifères dans la garrigue (Orsini, 1981).

- ❖ **Le type de tube-capteur utilisé.** Dans ce type d'habitat, il est recommandé de privilégier le tube-capteur R50 appâté à la farine animale pour un échantillonnage en ligne lorsque l'inventaire des micromammifères est envisagé. La pose de pièges photographiques avec appât facilitera la détection des petits et méso-carnivores (**Section B.5.2**). Pour ce tube-capteur R50, nous pouvons rattacher ses performances à trois raisons. Le premier concerne l'effet climatique, les habitats méditerranéens présentant un rapport d'abondance en faveur des Muridae (Orsini, 1981). La seconde concerne l'effet taille, avec un diamètre plus élevé que le tube-capteur *MIX40*, les espèces de taille inférieur ou égal à celle d'un Rongeur peuvent facilement accéder à l'appât et marquer le dispositif. Enfin, la troisième est le type d'appât utilisé. En effet, la boulette carnée était plus résistante aux aléas météorologiques et/ou à la consommation de l'appât par des espèces non-ciblées (Hyménoptères, Gastéropodes), contrairement à l'appât à base d'asticots utilisé pour les tubes-capteurs *MU40* et *TF*. Pour de futures enquêtes, il serait opportun d'explorer l'utilisation d'autres types d'appâts (*i.e.* le beurre d'arachide, la farine de sardines, le corned-beef, etc.) car il a été démontré que l'appât pouvait influencer la probabilité de détection des espèces rares ou cryptiques (Harkins *et al.*, 2019). Cette approche pourrait révéler la présence d'espèces de Cricetidae jusqu'alors peu ou pas détectées dans les échantillons ADN (Tableau 9 ; Tableau 10).

Pour l'inventaire des petits et méso-carnivores en garrigues, les pièges photographiques étaient plus appropriés que les tunnels à empreintes, ces derniers étant sensibles aux fortes chaleurs estivales et aux sécheresses. Les petits et méso-carnivores étaient difficiles à détecter dans les garrigues, malgré les efforts considérables déployés pour l'échantillonnage. L'emplacement stratégique des pièges est essentiel pour maximiser les chances de détection. Dans ces environnements relativement uniformes et clos, il est recommandé d'utiliser des leurres olfactifs fixés au sol pour favoriser la capture photographique. La pose d'appareils peut

paraître simple à première vue, mais en réalité, elle doit être effectuée avec une grande rigueur, en suivant des directives strictes, telles que celles présentées dans une étude canadienne (Dubé *et al.*, 2023).

**Quelques conseils d'usage pour l'inventaire des petits et méso carnivores  
dans les garrigues (retours d'expériences).**

- Prospector l'environnement à la recherche d'un corridor de déplacement (coulées d'animaux, bord de lisière, etc.) et d'indices de présence (odeurs d'urines, restes de repas, fèces, terriers, etc.)
- Éviter les zones trop chargées en végétation au sol, sous peine de déclenchement récurrent de l'appareil avec l'agitation de la végétation sous l'effet du vent.
- Privilégier la pose sur un arbre à 1,5 mètre du sol (stabilité de l'appareil, préserver un champ de vision assez large en cas de passage furtif) avec une distance focale de trois mètres environ ciblant le leurre et englobant un champ de vision sur le corridor de déplacement.
- Placer le leurre olfactif (le mélange d'huile de saumon/purée d'anchois) au plus près du corridor. Possibilité de le fixer au sol (avec des sardines de camping ou des piquets en fer) ou sur un tronc d'arbre au plus proche du sol.
- Épurier au maximum les gênes mobiles de végétation présentes dans le champ de prise de vue de l'appareil. Utiliser une cisaille pour les éliminer et extirper de la zone piégée. Éviter les arrachages manuels pour limiter les laissées olfactives humaines pouvant être dissuasives pour les animaux.
- Éviter une orientation en contre-plongée pour s'affranchir les prises de vue des contrastes de lumière et les réflexions des rayons du soleil au cours de la journée (risques de déclenchements intempestifs, perte de clarté en cas de passage d'animaux diurnes).
- Avant d'armer, contrôler les paramétrages des appareils (date, heure) et privilégier une prise de trois images par déclenchement (maximiser les chances d'identification taxonomique dans le cas d'images de mauvaise qualité : passage furtif d'animaux, prises partielles ou d'une latence de déclenchement lié au modèle de l'appareil).

Dans la région méditerranéenne française, les habitats de garrigues sont occupés en sympatrie par trois espèces de micromammifères : le mulot sylvestre, la souris domestique et la souris d'Afrique du Nord. Nos résultats génétiques confirment les informations déjà présentes dans la littérature en indiquant que ces trois espèces sont prédominantes dans les échantillons d'ADN des trois sites. En revanche, les indices de richesse spécifique n'ont pas mis en évidence de différence autant pour les micromammifères que pour les petits et méso-carnivores dans les habitats de garrigues aménagées et non aménagées. Dans cette étude, l'ouverture de la végétation le long d'un gradient d'aménagement n'est pas un facteur perturbateur majeur (**Chapitre 3**). Il est probable que le phénomène soulevé soit masqué par les fortes variations de recouvrement, de composition et de structure de végétation de l'habitat dans les différentes stations visitées. Toutefois, dans chaque unité fonctionnelle de garrigues, la composition et la répartition spatiale des trois micromammifères dominants ne sont pas aléatoires mais dépendraient de trois facteurs bien documentés : (i) les conditions d'accueil de l'habitat et les relations sociales interspécifiques liées au chevauchement des niches écologiques (Orsini, 1981 ; Cassaing, 1982 ; Orsini *et al.*, 1982), (ii) le gradient altitudinal (Orsini, 1981 ; Torre, 2004), (iii) l'enveloppe climatique régionale (Orsini, 1981, Torre, 2004).

- ❖ Dans la première situation, il est montré que l'arrangement spatial de la végétation dans l'habitat de garrigues conditionne le chevauchement des niches écologiques de trois espèces de micromammifères. Cette coexistence est possible sous l'effet de comportements agonistiques et de territorialité chez la souris d'Afrique du Nord, lui assurant une occupation optimale de l'habitat (Cassaing, 1982). En revanche, la souris domestique est dotée d'une plus grande plasticité du comportement dans la sélection de son habitat, qui sous l'effet des disponibilités du milieu et des affrontements interspécifiques peut entraîner un glissement de niche pour survivre. La même stratégie est opérante chez le mulot sylvestre, à la seule différence qu'il est capable de survivre dans des conditions plus extrêmes de sécheresse et d'un accès limité aux ressources. Il est toutefois rapporté que les sous-unités populationnelles « mères » de la souris d'Afrique du Nord sont associées aux pelouses à Brachypodes sous chênes kermès en garrigues, celles du mulot sylvestre aux bosquets de chênes verts et celles de la souris domestique aux creux à Joncs (*Juncus acutus*) et Scirpes (*Scirpus holoschoenus*) en Camargue (Cassaing, 1982).

- ❖ Les différences d'assemblage d'espèces peuvent être perçues sur une échelle altitudinale. Dans ces travaux, Orsini (1990) a montré que la diversité des micromammifères diminuait progressivement à mesure qu'il se rapprochait de l'étage méditerranéen (altitude  $\leq 700$  m). Ainsi, l'abondance des Muridae a tendance à augmenter dans les étages supra-méditerranéens (altitude : 700-1200 m) mais surtout méditerranéens (altitude : 0-700 m) alors que les espèces de micromammifères médio-européens (essentiellement les genres *Sorex*, *Clethrionomys* et *Microtus*) étaient favorisées par les conditions climatiques d'altitude. Dans sa thèse, Torre (2004) recentre le sujet en indiquant que l'influence des changements altitudinaux et du climat sur la disponibilité alimentaire (rôle densité-indépendante) et la compétition intra et interspécifique (rôle densité-dépendance) peuvent être considérées comme des facteurs dynamique de répartition spatiale des micromammifères.
- ❖ L'abondance plus élevée des Muridae par rapport aux Cricetidae a été établie comme une caractéristique du climat méditerranéen (Orsini, 1981, 1990 ; Torre, 2004). Les événements météorologiques régionaux (précipitations, températures, etc.) sous l'effet du climat seraient identifiés comme des mécanismes de régulation densité-indépendance autant sur la répartition spatiale des micromammifères que sur leur dynamique de populations. Par exemple, il est montré que les précipitations cumulées conditionnent l'activité de reproduction et de recrutement chez le mulot sylvestre (Díaz *et al.*, 2010). Ainsi, le climat méditerranéen, avec ses imprévisibilités et ses variations saisonnières de forte amplitude régule la répartition et les densités des micromammifères dans les garrigues, au-delà des caractéristiques écologiques de l'habitat local.

L'emploi des pièges photographiques était intéressant car il a permis de mesurer l'activité de la guilda des petits et méso-carnivores dans les habitats de garrigues simultanément dans les zones aménagées et les zones non aménagées. Il en ressort que ces espèces sont assez insaisissables malgré les moyens déployés (6 campagnes de piégeages photographiques pour 12 096 nuits-pièges, 373 occasions de détection par les tunnels à empreintes parmi ceux relevés fonctionnels). Les inventaires ont indiqué que les zones aménagées étaient perméables

et écologiquement intéressantes pour ce groupe d'espèces comme en témoigne leur détection répétée dans les inventaires.

Une étude de suivi télémétrique a confirmé que la genette commune était capable de fréquenter de grandes surfaces à la recherche de proies, avec un domaine vital atteignant 200 hectares en Loire-Atlantique (Lodé *et al.*, 1991), mais qui varie entre 70 et 115 hectares en fonction du sexe (Munuera et Llobet, 2004). Le renard roux occupe également de grands espaces, avec un domaine vital variant de 86 à 485 hectares dans les habitats méditerranéens (Cavallini et Lovari, 1994). Pour la fouine, le domaine vital s'étend de quelques dizaines à quelques centaines d'hectares en fonction de l'environnement (Bouchardy et Libois, 1988 ; López-Martín *et al.*, 1992). Les données sont plus limitées pour la belette d'Europe mais une étude espagnole indique qu'elle occuperait un domaine vital minimum de 0,25 km<sup>2</sup> (*e.g.* García et Mateos, 2009). Finalement, ce travail n'a apporté que des informations partielles sur la sélection de l'habitat géré par les petits et méso-carnivores, car les domaines vitaux moyens sont bien supérieurs à la délimitation des surfaces de 30 ha étudiées. De nouvelles investigations sont nécessaires, sans doute en poursuivant les enquêtes par piégeage photographiques sur plusieurs années pour acquérir des données supplémentaires et envisager des comparaisons entre les zones aménagées et non aménagées. La surveillance par télémétrie de quelques individus capturés en périphérie des zones aménagées pourrait également offrir des perspectives d'analyses intéressantes. L'acquisition de nouvelles données sur la composition du domaine vital des carnivores et sur leurs modes d'occupation au cours du temps pourrait grandement contribuer à une meilleure compréhension des conséquences de l'aménagement de l'habitat, en décrivant les zones évitées des zones préférées et étudier plus finement les rythmes d'activité.

#### 5.2.4. Les macro-arthropodes terrestres et volants

Dans le quatrième chapitre, j'ai orienté mes travaux sur le développement d'une méthode d'inventaire permettant de procéder à l'échantillonnage des macro-arthropodes terrestres dans les différentes strates de végétation des garrigues, allant des zones les plus dégagées aux plus denses. Le *metabarcoding* est une approche efficace pour simplifier l'identification taxonomique d'une grande quantité de spécimens collectés. La méthode n'était pas destinée à obtenir un échantillonnage quantitatif, mais bien à décrire la composition taxonomique d'une

communauté associée à son habitat originel le long d'un gradient d'aménagement pour le petit gibier. Une partie significative de ce travail a été consacrée à la mise au point d'un processus méthodologique bio-informatique décisionnel visant à conserver uniquement les séquences génétiques assignées au rang d'espèce de « bonne qualité » et suffisamment bien représentées dans chaque échantillon (**Section B.5.4.4**).

**Les filtres bio-informatiques décisionnels ont conduit à l'exclusion de 47% des échantillons initiaux.**

La détermination taxonomique au rang d'espèce a représenté 81% des occurrences de séquences ADN parmi les 514 échantillons analysés par le laboratoire ANTAGENE. Cependant, l'application successive de filtres bio-informatiques décisionnels a conduit à l'exclusion de 47% des échantillons initiaux. Cette perte peut paraître importante car elle augmente le risque de supprimer un vrai positif, c'est-à-dire l'identité d'une espèce qui est réellement présente dans l'échantillonnage mais qui n'est pas suffisamment bien représentée dans les échantillons pour être comptabilisée. Ainsi, cette forte proportion d'exclusion se réfère principalement à des échantillons contenant un trop faible nombre de *copies*, c'est-à-dire d'une quantité trop faible de matériels génétiques collectée. Après l'analyse des résultats génétiques, des échantillons ont également été exclus lorsque des incohérences ont été relevées entre l'espèce identifiée dans le prélèvement et l'écologie de l'habitat échantillonné. En effet, nous avons relevé des cas d'exclusion d'échantillons lorsque l'identité d'une espèce acquise par la génétique ne concordait pas avec les données de répartition existantes de différences ressources disponibles et consultées durant la thèse (**Section B ; 5.4.4, Filtre 3**).

Pour de futures enquêtes poursuivant le même objectif, il peut être intéressant de travailler à un niveau de détermination taxonomique hiérarchique moins élevé lorsque des inventaires complets doivent être réalisés, en se limitant au rang de genre ou de la famille plutôt que de l'espèce. L'assignation taxonomique est moins précise mais un plus grand nombre d'informations est conservé et présente parfois l'avantage de surmonter les lacunes des banques de données génétiques de référence (BOLD, GenBank) ou des groupes de taxons étroitement apparentés (deWaard *et al.*, 2019).

Les prélèvements collectés dans les bouteilles appâtées, dans les pièges à interception CROSSTRAP® MINI avec pot collecteur et dans le parapluie japonais ont montré une qualité supérieure pour les analyses génétiques et ont favorisé la détection d'un plus grand nombre d'espèces de macro-arthropodes au sein des garrigues.

Face à la pléthore de méthodes de capture décrites dans la littérature (Bonneil *et al.*, 2009), il était pertinent d'entreprendre une première comparaison des contenus des échantillons collectés afin d'évaluer les performances individuelles des différentes méthodes de capture utilisées, et de rechercher la combinaison de matériels la plus efficace dans la détection d'espèces de macro-arthropodes ou de décrire les éventuelles divergences.

Trois méthodes de capture ont été utilisées pour la collecte aérienne et dans la canopée (le parapluie japonais, la bouteille et le piège à interception) alors que le filet fauchoir et le pot de Barber ciblaient plutôt l'entomofaune de la strate de végétation basse ( $\leq 1\text{m}$ ). Les fractions taxonomiques caractéristiques des méthodes de capture ont été décrites à partir des échantillons pour identifier leurs spécificités de détection. Grâce à ces analyses, j'ai montré que les méthodes de capture passives et actives destinées à collecter dans différentes zones de la colonne de végétation se complétaient dans l'échantillonnage. La bouteille appâtée, devant le parapluie japonais, a été la méthode la plus performante avec un plus grand nombre d'espèces de macro-arthropodes détectées (89 espèces et deux ordres dominants ; 44,7% du jeu de données) mais contrairement au parapluie japonais (67 espèces et cinq ordres dominants, 33,6% du jeu de données) la collecte s'est limitée à deux ordres taxonomiques dominants, les Diptera et les Coleoptera (Figure 61). Les pièges à interception ont montré des performances satisfaisantes et comparables à celles obtenues avec le parapluie japonais (59 espèces et quatre Ordres dominants ; 29,6% du jeu de données). L'écart de performance observé par rapport aux bouteilles appâtées peut être attribué à trois facteurs. Premièrement, la solution odorante utilisée dans ces pièges à interception était composée d'un dosage 50/50 d'éthanol à 70% et de propylène glycol, tandis que les bouteilles appâtées contenaient une solution sucrée. Deuxièmement, les pièges à interception étaient de plus grande taille (100 cm  $\times$  30 cm) que les bouteilles appâtées (20 cm  $\times$  7.5 cm), occupant un plus grand volume dans l'espace pour le captage des macro-arthropodes. Troisièmement, une perte de 16% des échantillons initiaux a été mesurée en raison de filtres bio-informatiques décisionnels, et il est possible que cette

différence soit également due à un nombre moins important de pièges à interception déployés sur le terrain. Un grand nombre d'informations taxonomiques ont été perdues dans les échantillons de pots de Barber (86% des échantillons initiaux), en particulier à Lançon-Provence, en raison d'une représentativité insuffisante des séquences génétiques dans les échantillons analysés. Cela signifie que l'abondance des cibles d'intérêt était en deçà du seuil retenu dans le processus bio-informatique décisionnel. Il est probable que les fortes chaleurs estivales et l'exposition aux rayons ultraviolets solaires entre les relevés constituent les principaux paramètres ayant limité les performances de séquençage sur du matériel génétique altéré. De nouvelles investigations de terrain devront être menées en recherchant un bon compromis pour sauvegarder la qualité des échantillons, soit par un passage plus régulier sur le terrain pour réduire les périodes d'exposition aux aléas météorologiques, soit en remplaçant le support de protection en plexiglass utilisé contre les pluies (Figure 36) par du contre-plaqué aggloméré et hydrofugé. Malgré ces facteurs limitants, le contenu des échantillons de pots de Barber ont permis la détection de huit espèces exclusives — *Callilepis schuszteri*, *Gryllomorpha dalmatina*, *Laodelphax striatellus*, *Megaselia berndseni*, *Nemobius sylvestris*, *Oedaleus decorus*, *Rhynocoris cuspidatus*, *Scutigera coleoptrata* — mais avec globalement un plus grand nombre d'espèces de Scutigeromorpha, de Blattodea et d'Orthoptera dans les échantillons (Figure 61).

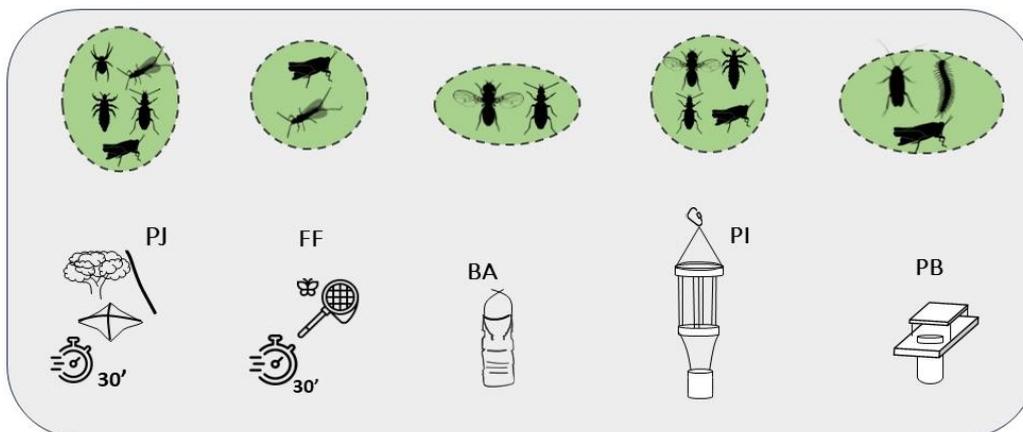


Figure 61. — Collectes caractéristiques d'espèces de macro-arthropodes terrestres et volants au niveau de l'ordre par méthode de capture. PJ : Parapluie Japonais ; FF : Filet Fauchoir ; BA : Bouteille appâtée ; PI : Piège à Interception ; PB : Pots de Barber.

**Le type d'appât et le nombre de capteurs utilisés rendent difficile les comparaisons entre méthode de capture.**

Au cours de cette étude, deux biais méthodologiques ont été identifiés. L'équité des unités-piège utilisées entre les méthodes de capture passive n'était pas respectée. Ainsi, l'effort d'échantillonnage était bien inférieur pour les pièges à interception CROSSTRAP® MINI avec pot collecteur qu'avec les autres méthodes de capture passive. Le deuxième biais concerne le type d'appât utilisé. Deux solutions-appâts ont été employées : l'une sucrée, principalement destinée à attirer les hyménoptères et diptères butineurs et l'autre à base d'éthanol-propylène glycol (dosage 50/50), visant un large éventail d'insectes, en particulier les Coléoptères saproxylophages (Shibata *et al.*, 1996 ; Bouget *et al.*, 2009), phytophages (Montgomery et Wargo, 1983 ) et les Coléoptères précoces (Byers, 1989).

**Les vagues de chaleurs estivales affectaient les performances de détection de la méthode et la qualité des échantillons.**

En région méditerranéenne, les températures estivales élevées et prolongées peuvent affecter négativement la qualité des échantillonnages sur le terrain et la préservation de l'ADN pour les analyses ultérieures. Malgré des tentatives d'amélioration en utilisant une solution contenant à la fois de l'éthanol à 70% et du propylène glycol, cette approche s'est révélée inefficace pour la conservation de l'ADN. Pour de futures enquêtes de terrain, il serait opportun de renouveler l'opération en recherchant un compromis de dosage, en faveur de l'éthanol 70% pour essayer de surmonter ce problème.

La seconde partie de ce chapitre avait pour objectif de caractériser la communauté de macro-arthropodes dans trois garrigues méditerranéennes, puis de rechercher des relations entre la richesse spécifique dans les échantillons collectés et des descripteurs du paysage à l'échelle local. Les analyses de données reposaient sur le contenu de 276 échantillons dans lesquels 199 espèces de macro-arthropodes poolés en vrac ont été décrites. Ces espèces sont réparties en 18 ordres, 92 familles incluant une majorité de Lepidoptera, de Diptera et d'Arachnida. Chaque échantillon contenait en moyenne  $3,12 \pm 0,92$  espèces. Deux résultats importants en découlent.

**Le site (Bourg-Saint-Andéol, Lançon-Provence et Montpeyroux) était un facteur explicatif de partitionnement des espèces de macro-arthropodes dans les échantillons.**

Les différences de richesse spécifique entre les communautés de macro-arthropodes des sites de Lançon-Provence et de Montpeyroux, malgré leur éloignement géographique, s'expliquent par une plus grande variété d'espèces de Lepidoptera (Noctuidae, Nymphalidae, Tortricidae et Erebidae) et d'Hemiptera (Pentatomidae) détectées dans les échantillons à Montpeyroux. Des études approfondies des gradients environnementaux et des interactions trophiques dans chaque site s'imposent pour comprendre les causes de ces différences de richesse spécifique. Des facteurs tels que l'amplitude des températures locales (Logan *et al.*, 2006), les régimes de précipitations (Zhu *et al.*, 2014), les interactions plantes-insectes (Zhu *et al.*, 2015) ou plus généralement les relations trophiques proie-prédateur (Wise et Lensing, 2019) sur les ressources disponibles dans l'habitat (Lessard *et al.*, 2011) peuvent être des facteurs explicatifs sous-jacents à ce phénomène.

**Certains attributs du paysage à l'échelle de la parcelle ont été identifiés comme des drivers écologiques des assemblages et de diversité des macro-arthropodes dans les garrigues.**

À l'échelle de la communauté des garrigues, l'étude a permis de décrire une coexistence d'espèces des milieux ouverts et des milieux fermés dans les zones aménagées et non aménagées, avec des niveaux de richesse taxonomique et de composition spécifique relativement similaires. Les raisons pouvant expliquer les assemblages des macro-arthropodes étaient la proportion d'habitat ouvert, mesurée par la densité d'aménagement, la surface en herbe et le sol nu, ainsi que le nombre et la taille des îlots de végétation arbustive dans la matrice. En outre, une gestion simplifiée du paysage, caractérisée par une augmentation des surfaces en herbe et la taille des îlots conjuguée à une réduction du nombre de fragments dans la matrice entraîne une augmentation de la richesse spécifique des macro-arthropodes dans la communauté.

### 5.3. Perspectives pour une meilleure gestion de l'habitat du petit gibier et de la biodiversité

À ce niveau d'avancement de la thèse, il serait trop imprudent et ambitieux de proposer un itinéraire technique généralisable à l'ensemble des territoires, car il n'existe pas de seuil

d'aménagement générique valable pour tous les paysages méditerranéens et toutes les espèces. Nous verrons plus loin que ces seuils impliquent la prise en compte d'une variété de facteurs en écologie du paysage **(i) l'hétérogénéité et l'arrangement spatial, (ii) la fragmentation, (iii) la connectivité** des *patches* d'habitats dans la mosaïque. En régulant l'hétérogénéité du paysage et en favorisant la connectivité fonctionnelle, malgré les effets de la fragmentation, il est possible d'influencer positivement les interactions entre les populations et les assemblages d'espèces dans le paysage (Burel et Baudry, 1999). Ces processus écologiques clés affectent directement les mouvements et les échanges d'espèces et plus généralement la richesse en espèces qui rappelons-le de par leur fonction écologique régule également la stabilité et la résistance écosystémique (Figure 60). Dans cette dernière partie, les principaux processus écologiques clés du paysage qui régulent l'évolution de la biodiversité seront présentés, en illustrant chacun avec les résultats de la thèse et/ou complété avec des études internationales.

### 5.3.1. Effet de l'hétérogénéité

L'hétérogénéité des paysages se définit explicitement comme une surface hétérogène, au moins à une échelle particulière dans laquelle les unités géospatiales s'organisent (Turner, Gardner et O'Neill, 2001). La structure du paysage se caractérise par la géométrie de ses éléments (forme, taille) et/ou selon leur topologie, c'est-à-dire l'arrangement spatial des éléments qui la composent. Cette organisation considère également la strate verticale et la strate horizontale de la végétation. Ces éléments réunis produisent un niveau d'hétérogénéité paysager, considéré comme la répartition inégale et non aléatoire des objets dans le paysage. L'hétérogénéité spatiale se rapporte à deux composantes du paysage (Figure 62) :

- ❖ **la composition de l'hétérogénéité** qui correspond à la diversité des occupations des sols dans la matrice.
- ❖ **la configuration de l'hétérogénéité** qui caractérise l'organisation spatiale des occupations des sols dans la matrice.

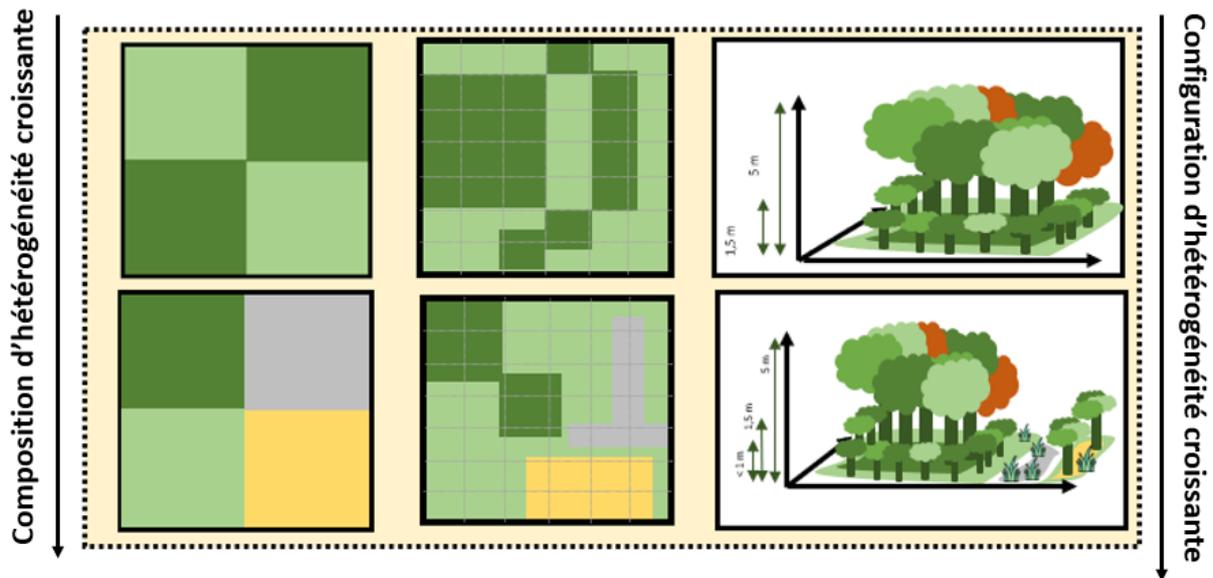


Figure 62. — Présentation des deux composantes caractérisant l'hétérogénéité. Les couleurs renvoient à un type d'occupation des sols dans la matrice. (N. Froustey, IMPCF). Adapté des travaux de Fahrig *et al.*, 2011 et Clauzel, 2021.

L'effet combiné de ces deux composantes de l'hétérogénéité spatiale conditionne directement les variétés de ressources disponibles et donc la capacité de charge de l'habitat pour les espèces dans la matrice du paysage. Ainsi, l'hétérogénéité peut être étudiée soit d'un point de vue structurel, en décrivant la géométrie des éléments géographiques dans la matrice (*i.e.* la surface de l'habitat, la diversité et l'organisation des *patches*), soit d'un point de vue fonctionnel en recherchant des relations entre les types d'occupation du sol, l'organisation du paysage et les caractéristiques écologiques des groupes taxonomiques indicateurs. Par exemple, il a été précédemment montré que le nombre moyen de *patches* d'habitat et l'ouverture des milieux (pourcentage d'ouverture alvéolaire, pourcentage de surface en herbe, pourcentage de sol nu) étaient des paramètres explicatifs d'organisation des macroarthropodes dans chaque station échantillonnée (**Chapitre 4**).

L'utilisation de méthodes basées sur la mesure de réponses des espèces à des gradients écologiques permet de mieux comprendre l'impact de l'hétérogénéité, en particulier dans des environnements perturbés, en recherchant les facteurs qui influencent la répartition des espèces dans la matrice (Figure 63). Par exemple, les inventaires réalisés dans les zones aménagées ont montré que la réponse des espèces d'oiseaux différait le long d'un gradient d'aménagement (**Article 1**). Certaines espèces supplémentaires/complétaient leur habitat

originel avec la recherche de ressources dans la matrice de l'habitat géré, d'autres l'évitaient totalement car les ressources disponibles ne correspondaient pas aux besoins.

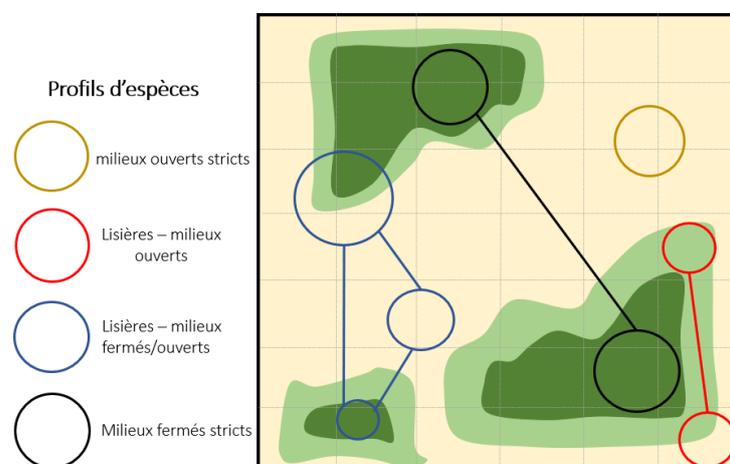


Figure 63. — Occupation de l'espace par quatre profils écologiques d'espèces dans un paysage hétérogène (N. Froustey, IMPCF).

**Recommandation n°1.** — le premier critère de la qualité écologique d'un milieu repose sur une gestion de l'habitat le long d'un gradient d'hétérogénéité dans l'unité de gestion fonctionnelle<sup>26</sup>. Cela revient à faire osciller la densité d'aménagement par unité de surface.

1. **Agir sur la composition de l'hétérogénéité** revient à diversifier l'occupation des sols pour redynamiser le paysage. Cela passe donc par la création d'habitats de plein pied, c'est-à-dire des unités homogènes comme la réaffectation de cultures pour la faune ou de placettes de pelouses sèches, la conservation d'îlots de végétation. L'ouverture alvéolaire n'est pas un habitat de plein pied.
2. **Agir sur la configuration de l'hétérogénéité** revient à réorganiser le paysage local par l'agencement d'une série de *patches* d'habitat de tailles et de dimensions variables dans la matrice.

<sup>26</sup> Milieu naturel surfacique délimité et dédié à la restauration d'une fonction ou plusieurs fonctions écologiques et paysagères.

### 5.3.2. Effet de la fragmentation de l'habitat

La fragmentation est à l'interface entre la perte de l'habitat et l'isolement spatial des *patches* d'habitats dans la matrice. Ainsi, elle se réfère à la subdivision d'une grande étendue d'habitats uniformes en plusieurs fragments restreints plus ou moins isolés, de taille inférieure à l'emprise de l'habitat initial (Wiens, 1997). Les conséquences de ce phénomène impliquent deux processus interdépendants : (i) la réduction de la quantité totale d'habitats disponibles dans le paysage (Figure 64a) et, (ii) la fragmentation *per se* dont la perte d'habitat n'est pas réelle mais dont le morcellement est avéré (Fahrig, 2017), (Figure 64b).

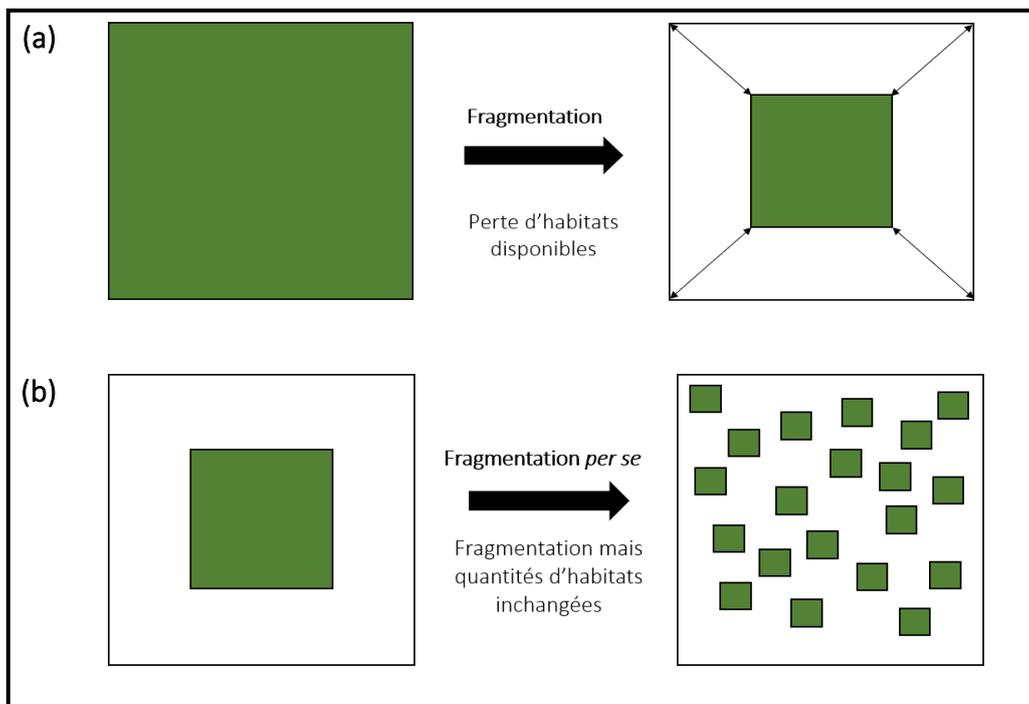


Figure 64. — Distinction entre (a) fragmentation et (b) fragmentation *per se*. (N. Froustey, IMPCF). Adapté des travaux de Fahrig (2017) et Clauzel (2021).

Parmi les nombreux effets mesurables de la fragmentation de l'habitat— la réduction de la quantité totale d'habitats disponibles, la diminution de la surface des fragments de taille inférieure au fragment initial, l'augmentation du nombre de fragments, l'isolement des fragments (phénomène d'insularité) — seule l'augmentation du nombre de *patches* dans la matrice peut être directement affectée à la fragmentation (With, 2019). Cette augmentation facilite les déplacements entre les grands habitats en créant des corridors (Saura *et al.*, 2014)

et renforcent la connectivité structurelle du paysage. Les principales espèces qui peuvent tirer profit de cette fragmentation sont celles ayant de petits domaines vitaux et une faible capacité de dispersion comme certains micromammifères (Umetsu et Pardini, 2007), mais également les espèces dites de lisières qui comprennent une majorité de petit gibier de plaine (perdrix rouge, lapin de garenne, faisan de colchide etc.). En revanche, la diminution de la taille des fragments peut avoir des conséquences négatives en réduisant la part de l'habitat dans le *patch* (Figure 65). Pour certaines espèces, cette réduction s'accompagne d'une perte des ressources disponibles avec l'augmentation des lisières. Les effets négatifs de la réduction de la taille des *patches* au sein de la matrice diminuent la capacité de charge de l'habitat et restreignent considérablement la taille des populations qui y résident. Autrement dit, la raréfaction des ressources disponibles dans la matrice peut entraîner une diminution de la taille des populations, augmentant ainsi leur vulnérabilité à l'extinction locale.

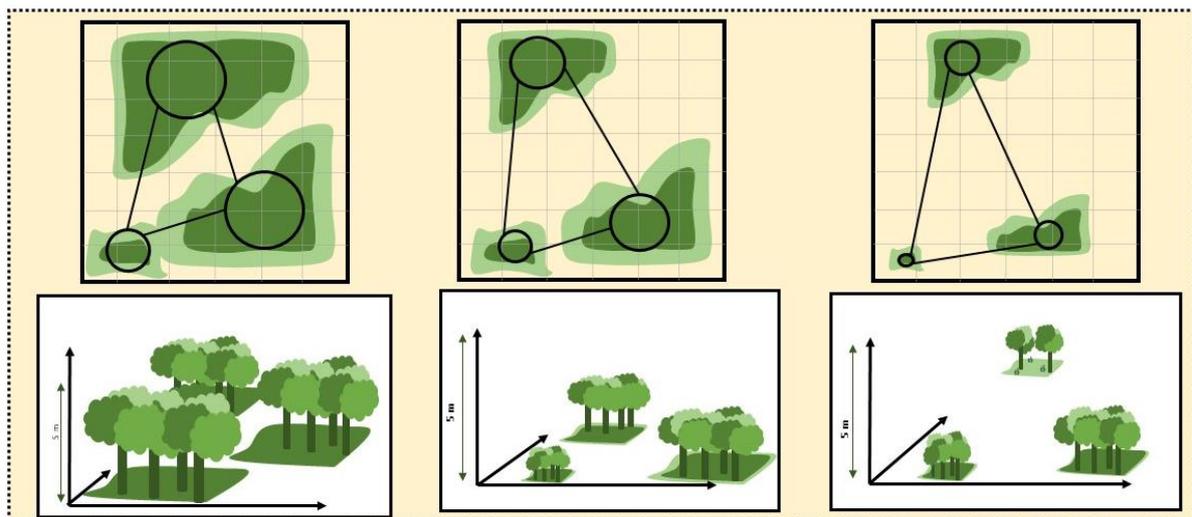


Figure 65. — Effet de la fragmentation du paysage sur la disponibilité des ressources. La taille des cercles est proportionnelle à la taille de trois métapopulations. (N. Froustey)

Toutefois, la diversité des habitats et des ressources disponibles résultant de l'augmentation des lisières peut être attrayante pour les espèces qui utilisent une large gamme d'habitats. Cela peut également intensifier les interactions, en majorité défavorables (prédation, compétition, parasitisme), pour les espèces qui privilégient les habitats homogènes (*e.g.* les espèces spécialistes forestières) et qui sont sensibles aux perturbations externes. Si le déclin d'une espèce est principalement dû à la perte globale d'habitats dans le paysage, la création de corridors n'aura qu'un impact limité sur sa viabilité. Dans de telles circonstances, il

serait plus approprié de restaurer des habitats de taille et de qualité adéquate, soulevant ainsi la question de la quantité d'habitat nécessaire au maintien des populations d'espèces ciblées.

**Recommandation n°2. — Organiser en réseau fonctionnelle les *patches* d'habitat dans la matrice en conservant une cohérence spatiale par effet compensatoire.**

- ❖ **Augmenter la taille des *patches* d'habitats en compensant la fragmentation paysagère (Figure 65).** Un *patch* de grande taille intègre toujours plus d'habitats, de niches écologiques et donc plus d'espèces (Décamps et Décamps, 2007).
- ❖ **Conserver la quantité d'habitats disponibles (nombre et surface) en préservant l'emprise des habitats de pleins pieds dans l'unité de gestion fonctionnelle.**
- ❖ **Préserver une proximité entre les *patches* revient à limiter la probabilité d'extinction locale d'une population résidente.**

### 5.3.3. Effet de la connectivité de l'habitat et des réseaux écologiques

En général, la connectivité fait référence à la capacité d'un individu de se déplacer d'un *patch* d'habitat vers un autre (Burel et Baudry, 1999), par l'intermédiaire des liaisons de déplacement plus ou moins perméables et dépendantes de ces zones d'intérêt. La définition des paramètres écologiques impliqués pour mesurer la connectivité est un exercice complexe qui oblige la prise en compte à la fois des processus écologiques (surface totale de l'habitat, qualité de l'habitat, quantité d'habitats, densité du réseau écologique, etc.), des caractéristiques du paysage (hétérogénéité et agencement spatiale), ou des espèces bioindicatrices pour la préservation de la biodiversité. Il existe deux formes de connectivité.

- ❖ **la connectivité spatiale (ou structurelle)** qui se réfère à la disposition géographique des liaisons dans le paysage et se base sur la contiguïté des *patches* d'habitat ou l'existence de connexions physiques entre elles (Baudry et Merriam, 1988). Cependant, considérer les liens physiques et structurels d'un paysage ne se limite pas à agréger les valeurs de

connectivité locales des *patches*. Un paysage peut être peu connecté malgré des *patches* localement bien connectés.

- ❖ la **connectivité fonctionnelle** est préservée lorsque les *patches* s'organisent en réseaux écologiques<sup>27</sup> plus ou moins denses (Figure 66). Elle englobe les flux d'échange entre les *patches* d'habitat et conditionne la stabilité temporelle des populations inter-*patches*, indépendamment de la qualité des habitats et des quantités disponibles dans la matrice.

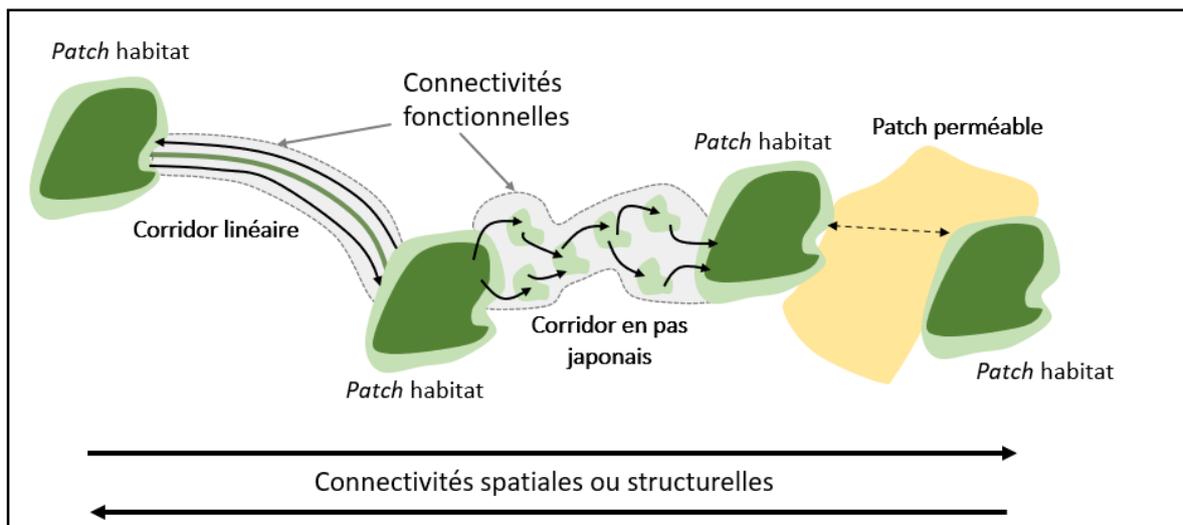


Figure 66. — Organisation d'un réseau écologique avec des connectivités spatiales (corridors) et des connectivités fonctionnelles. (N. Froustey, IMPCF). Inspiré des travaux de Clauzel (2021).

Finalement, l'étape essentielle dans une analyse de connectivité consiste à hiérarchiser et choisir les entités fonctionnelles qui doivent être connectées les unes avec les autres. D'un côté, il peut être bénéfique d'évaluer les besoins de déplacement (exigences écologiques) des divers groupes taxonomiques indicateurs grâce aux inventaires et suivis d'espèces, de l'autre, de contenir les perturbations écologiques en utilisant un gradient de connectivité à travers le paysage. *In fine*, le diagnostic écologique vise à rechercher et à identifier les *patches* qui doivent être conservés dans le paysage ainsi que les corridors à rétablir ou à maintenir en réseaux pour assurer les liaisons fonctionnelles entre les habitats principaux et les îlots satellites dans la matrice.

<sup>27</sup> Les réseaux écologiques englobent à la fois les corridors et les *patches* d'habitats.

**Recommandation n°3 — Complexifier et densifier le réseau spatial avec des corridors pour soutenir la connectivité fonctionnelle (perméabilité entre les *patches*).**

- ❖ La contiguïté des *corridors* est essentielle pour la continuité des flux d'individus entre les *patches* d'habitat.
  - ❖ *Pour les corridors linéaires ;*
    - les connexions en forme de "X" sont préférées pour leur efficacité, mais il convient de les limiter pour éviter une fragmentation excessive (perte de quantité d'habitats) (Burel et Baudry, 1999).
    - les configurations « en cul de sac » (O) sont à éviter, car elles peuvent constituer des pièges écologiques en raison du taux élevé de prédation dans les lisières (Gates et Harman, 1978).
  - ❖ *Pour les corridors en pas-japonais (ou tremplins) ;*
    - ils doivent occuper une emprise suffisamment grande et être proches les uns des autres pour assurer une connexion transitoire de dispersion dans la matrice (Saura *et al.*, 2014).

5.4. Comment évaluer la qualité d'un habitat dans le paysage ?

Sous l'effet des politiques internationales et des ONG en matière de protection de l'environnement, des investigations en écologie et en biologie de conservation soulignent l'importance de préserver des connexions fonctionnelles entre les habitats pour faciliter le libre déplacement des êtres vivants. L'ensemble des habitats et des corridors utilisés par les espèces constitue une sorte d'architecture spatiale appelé « réseau écologique » dans lequel les flux d'organismes sont spatialement cohérents avec la matrice paysagère environnante (Opdam *et al.*, 2006). Ainsi, la définition des réseaux écologiques est un concept fondamental de la mosaïque paysagère qui se concentre davantage sur le maintien des processus écologiques en réseaux fonctionnels permettant la conservation de la biodiversité.

Ces dernières années, des outils et des indicateurs écologiques ont permis le développement de méthodes de modélisation spatiale des réseaux écologiques dans l'idée de proposer des solutions opérationnelles de compensation ou de restauration. Parmi les plus

simples, le calcul de métriques de composition (*i.e.* l'occupation des sols), de configuration paysagère (*i.e.* l'agencement des patches d'habitat) et de traitements morphologiques (*e.g.* la percolation, l'érosion etc.) via les outils SIG sont suffisantes pour étudier la connectivité structurelle d'une mosaïque paysagère. Cependant, aborder la conservation de la biodiversité par les réseaux écologiques invite à s'intéresser aux groupes taxonomiques clés de la biodiversité car les espèces n'ont pas toutes les mêmes exigences écologiques en termes d'habitats ou les mêmes capacités de dispersion. Les méthodes tenant compte à la fois des structures paysagères et du comportement des espèces étudiées permettent en outre de discerner les zones d'habitats et les corridors d'intérêt écologique. Parmi les plus populaires, la théorie des graphes paysagers démontre un fort potentiel décisionnel grâce à sa capacité à décrire, expliquer et prédire les phénomènes spatiaux dans le paysage (Urban et Keitt, 2001 ; Clauzel, 2021). Appliquée aux réseaux écologiques, cette modélisation offre une représentation synthétique des processus liés au déplacement des espèces ciblées, facilitant ainsi la compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes et des communautés, mais permet également de considérer l'effet d'un ou plusieurs facteurs d'impact sur la qualité de l'habitat mesuré.

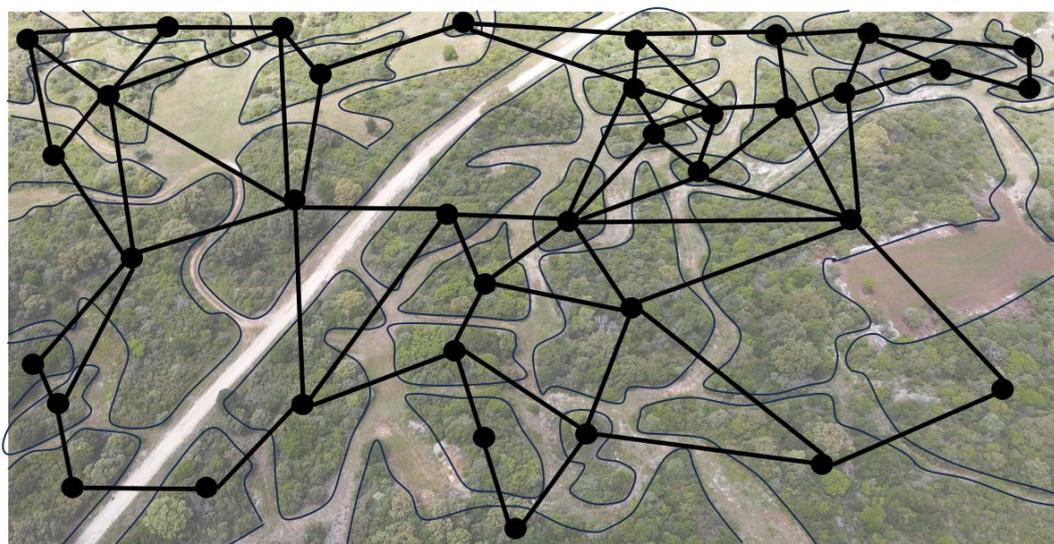


Figure 67. — Principe d'une modélisation spatiale en graphe paysager sur une portion de la zone aménagée de Bourg-Saint-Andéol (N. Froustey, IMPCF). Les nœuds (cercles noirs) représentent les *patches* d'habitat d'une espèce cible, les liens (droites noires continues) représentent les connexions potentielles entre ces nœuds.

Les graphes paysagers permettent de visualiser la structure d'ensemble d'un réseau et l'intensité des connexions (liens) entre les nœuds (Figure 67). Ils permettent également d'explorer la manière dont les *patches* d'habitat s'intègrent au sein d'un réseau et comment la structure de ce réseau est influencée par les connexions locales entre les *patches*. Grâce aux méthodes et nombreuses métriques de paysage associées aux graphes paysagers, il est possible d'évaluer la qualité écologique d'un réseau (perméabilité entre les *patches*) mais également de hiérarchiser la qualité écologique de chaque *patch* d'habitat. Chaque élément du graphe (nœuds, liens) peut être pondéré suivant les objectifs de l'étude et des espèces visées. Par exemple, il est établi que la qualité des habitats peut dépendre des caractéristiques intrinsèques du *patch* mesuré (forme, emprise), du potentiel démographique (capacité du *patch* à accueillir une population), du flux d'interaction (distance qui lie deux *patches*) mais aussi de la composition et de la configuration du paysage environnant (distance qui sépare deux *patches*, nombre de connexions existantes pour un *patch* donné), (Clauzel, 2021).

Au-delà du champ d'investigation de la thèse, une perspective analytique intéressante serait d'entreprendre des évaluations intégratives des groupes taxonomiques indicateurs dans le paysage local pour quantifier la qualité fonctionnelle des zones aménagées existantes. Cette approche aurait pour objectif d'identifier les facteurs paysagers déterminants pour la qualité optimale de l'habitat et de la connectivité entre les *patches* caractérisant chaque zone aménagée. En utilisant les données d'inventaire recueillies au cours de la thèse par groupe taxonomique ou en les complétant par de nouveaux groupes, il serait envisageable de développer un outil de diagnostic écologique multi-espèces visant à améliorer la qualité écologique des zones aménagées pour le petit gibier sur la biodiversité. Cette approche faciliterait également l'ajustement des recommandations de gestion en combinant les résultats des graphiques paysagers par groupe d'espèces focales ou indicatrices. Néanmoins, ces investigations soulèvent des questions méthodologiques et écologiques, tant dans la définition des groupes d'espèces indicatrices que dans le choix du type de modèle spatial pour diagnostiquer la qualité de l'habitat. L'analyse de la connectivité dans une perspective multi-espèces repose sur deux grands enjeux : la constitution de groupes taxonomiques représentatifs de la biodiversité et la combinaison des résultats entre les groupes pour parvenir à un diagnostic synthétique et intégré.

## Conclusion générale

L'examen des effets induit par la gestion de l'habitat sur la biodiversité n'est pas une investigation évidente, car les pratiques d'aménagement pour soutenir le petit gibier sont nombreuses et la manière dont elles sont conçues dépendent du contexte écologique local, des politiques de gestion et d'aménagement du territoire, des moyens humains et des ressources financières disponibles. Actuellement, les effets de ces pratiques sur la faune non ciblée sont sous-évalués, bien que le potentiel écologique de ces initiatives de gestion soit reconnu.

Dans mes travaux de recherches, j'ai tenté de proposer un diagnostic écologique de l'impact de la gestion de la garrigue pour le petit gibier sur un large cortège d'espèces non ciblées partageant le même type d'habitat. De ce diagnostic émergent des résultats positifs, mitigés et parfois préliminaires pour lesquels des recherches supplémentaires devront être envisagées. Globalement, les inventaires ont démontré des avantages de l'habitat géré pour les oiseaux alors que la vérification de ces bénéfices pour les chauves-souris est plus complexe malgré une méthodologie éprouvée et des preuves d'un effort d'échantillonnage suffisant. Les résultats ont montré que les peuplements d'oiseaux étaient plus riches aux abords des zones aménagées cependant, la méthode utilisée pour l'inventaire n'a fourni que des indications sur la composition de la communauté. Compléter les échantillonnages avec des données d'abondance devrait fournir des informations supplémentaires sur les réponses des oiseaux au succès des aménagements pour leur conservation. Les indices ponctuels d'abondance (IPA) ou les suivis temporels des oiseaux communs (STOC-EPS) sont des méthodes standardisées adaptées à diverses conditions d'échantillonnage. Elles sont largement utilisées pour l'inventaire et le recensement des oiseaux sur des points d'écoute. Dans les garrigues, la maîtrise de l'identification des oiseaux par le chant est une compétence incontournable pour garantir un inventaire de qualité, notamment dans un environnement où la visibilité est fortement réduite par les denses végétations. Enfin, il serait intéressant d'acquérir des données supplémentaires pour consolider les modèles dans la recherche d'un seuil de tolérance à la densité d'aménagement dans la matrice, ce dernier pouvant s'avérer utile pour suggérer des recommandations de gestion opérationnelles en faveur des oiseaux.

Pour les chauves-souris, les résultats ont montré que les zones aménagées ne sont pas évitées. L'échelle d'échantillonnage au niveau parcellaire était une contrainte majeure de l'inventaire, car ces espèces prospectent l'habitat sur de plus grandes étendues, au-delà des aires échantillonnées pendant cette étude. Alors que l'effort de prospection minimal requis a été atteint pendant le cycle biologique des chauves-souris, des investigations complémentaires devraient être envisagées pour vérifier la présence d'espèces hautement prioritaires non détectées pendant ces inventaires. Prolonger les échantillonnages sur un plus grand nombre de nuitées, avec des sessions d'écoute active pendant les périodes de forte activité, serait une solution à privilégier pour maximiser les chances de détection des espèces insaisissables et hautement prioritaires. L'évaluation du potentiel écologique des zones aménagées pour les chauves-souris, à partir des indicateurs d'activité, s'est avérée complexe. Envisager des suivis par télémétrie sur des individus capturés aux abords des zones aménagées pourrait être une approche prometteuse pour étudier plus finement les modes d'occupation des chauves-souris, notamment entre les zones préférées et celles évitées dans les garrigues. Enfin, généraliser l'étude comparative aux habitats environnants (cultures, vignobles, vergers, oliveraies, zones urbanisées etc.) et bien au-delà de la garrigue aménagée serait une démarche intéressante pour évaluer et quantifier le potentiel écologique de cette dernière parmi les nombreux habitats disponibles en contexte méditerranéen.

En collaboration avec le GREGE, l'IMPCF a développé une nouvelle méthode d'échantillonnage non invasif pour inventorier les petits mammifères terrestres dans les garrigues. Dans ce travail, la méthode utilisée a été allégée et a démontré des performances intéressantes pour la détection d'espèces de micromammifères du plus petit gabarit (quelques grammes) aux spécimens de taille moyenne. À ce stade, la mesure de l'effet de la gestion de l'habitat sur ce groupe taxonomique demeure limitée, car des améliorations méthodologiques doivent être poursuivies. Après deux années de collecte de données, les inventaires ont montré que la communauté de micromammifères de la garrigue était peu diversifiée. Cependant, de nouvelles investigations devront être reconduites et de nouvelles analyses sont nécessaires pour déterminer les conditions de pose idéale qui maximisent les chances de détection. Des tests supplémentaires, impliquant l'utilisation d'un nouvel appât et l'extension du protocole à d'autres habitats environnants au-delà des zones échantillonnées sont conseillés pour rechercher de nouvelles espèces ou confirmer l'absence d'espèces dans la garrigue.

Par ailleurs, les enquêtes de suivi par piégeage photographique soutiennent que les petits et méso-carnivores sont difficiles à détecter dans les broussailles. De même que pour les chauves-souris, l'acquisition de données sur les modes d'occupation spatiale d'espèces vivantes aux abords des zones gérées serait intéressante pour étudier plus finement l'effet de la gestion de l'habitat sur la sélection des milieux. Des études paysagères pourraient également apporter un réel intérêt dans l'évaluation de la perméabilité des *patches* d'habitats dans la matrice et de préciser des recommandations de gestion favorables aux espèces de petits mammifères terrestres, au-delà des espèces de petit gibier et des oiseaux qui tirent déjà profit de l'ouverture de la garrigue.

Enfin, un travail collaboratif a été mené entre le laboratoire ANTAGENE et l'IMPCF pour bâtir une nouvelle méthode d'échantillonnage des macro-arthropodes terrestres et volants dans les garrigues en faisant appel au *metabarcoding*, une technique biomoléculaire de nouvelle génération. Avec cette méthode, l'IMPCF a participé en l'acquisition de nouvelles connaissances taxonomiques des macro-arthropodes régionaux inféodés aux habitats xériques et semi-arides. De cette étude émerge une première base méthodologique de travail. Pour de futures enquêtes d'échantillonnage, il adviendra de poursuivre la consolidation de la méthode et du protocole d'échantillonnage en écartant les biais identifiés dans la présente étude. En fonction des objectifs visés, l'utilisation du *metabarcoding* ouvre de nouvelles perspectives pour la détermination taxonomique. Cependant, une compréhension approfondie de la méthodologie d'échantillonnage est essentielle pour garantir une précision et une efficacité de l'utilisation des outils moléculaires, surtout dans le contexte des inventaires de la biodiversité. À ce stade d'avancement, il n'a pas été possible d'évaluer précisément l'effet de la gestion sur la communauté de macro-arthropodes des garrigues. Néanmoins, les premières recherches ont montré que l'enrichissement et l'organisation des macro-arthropodes dans les échantillons collectés sont influencés par plusieurs descripteurs spatiaux du paysage au niveau local.

Pour terminer, bien que cette thèse ait contribué à une meilleure compréhension des effets de la gestion de l'habitat du petit gibier sur la biodiversité en région méditerranéenne, elle ouvre actuellement la voie à de nombreuses perspectives de recherches. Alors que des améliorations méthodologiques demeurent nécessaires, ces études ont démontré que les mesures de gestion de l'habitat de faible dimension visant à développer le petit gibier dans les garrigues n'ont pas nui aux groupes taxonomiques examinés, et ont parfois contribué à une

amélioration de la qualité de l'habitat. Cependant, il n'a pas été possible d'identifier clairement la contribution relative ou l'étendue des effets de chaque pratique de gestion sur un gradient spatio-temporel, autant pour des contraintes de temps que des particularités locales des mesures de gestion réalisées dans chaque site. Pour les futures études, il serait intéressant d'envisager une analyse pluri-taxonomique, dans laquelle est tenue compte des réponses combinées de chaque groupe indicateur pour parvenir à un diagnostic synthétique et intégré. Enfin, comprendre les interactions entre les structures paysagères des zones aménagées et les groupes taxonomiques par le biais de la modélisation spatiale est sans doute l'une des passerelles opérationnelles permettant de guider les gestionnaires à des fins cynégétiques vers une meilleure prise en compte de la biodiversité dans les actions d'aménagement visant à développer la petite faune gibier.

## Épilogue

Au cours de cette thèse, j'ai tenté d'équilibrer ma réflexion entre les besoins des commanditaires — *les chasseurs et leurs représentants légaux, les Fédérations de chasse* — et les exigences de la recherche scientifique, en capitalisant sur les avantages de chacun. Ce travail m'a mené à bénéficier d'une importante liberté sur le choix des questions, des méthodes, des échantillonnages de terrain, comme des analyses ou de la rédaction, dans un esprit de conciliation entre pragmatisme scientifique et questionnement appliqué à la biologie de la conservation, par la restauration des milieux pour la chasse. Cette autonomie s'est accompagnée d'une mise à disposition de ressources humaines conséquentes, de soutien techniques et scientifiques dans plusieurs domaines d'expertises (parataxonomistes, chercheurs, généticiens, vétérinaires et chasseurs). J'ai eu l'opportunité de travailler avec 11 étudiant.e.s et volontaires de divers niveaux et horizons. Cette expérience a constitué une source d'apprentissage mutuel, où j'ai développé de nombreuses compétences personnelles et pour laquelle j'espère aussi avoir contribué au développement de leurs connaissances professionnelles. De cette thèse émerge des résultats, une approche et des recommandations qui se veulent délibérément opérationnelles, utiles au monde de la chasse espérons-le pour un avenir meilleur, mais aussi dans le but de soutenir une recherche-action répondant aux standards de la publication, par la transmission des connaissances scientifiques.

## RÉFÉRENCES

(Introduction et Discussion générale)

### \*A\*

Acevedo, P., Cassinello, J., Hortal, J., and Gortázar, C., 2007. Invasive exotic aoudad (*Ammotragus lervia*) as a major threat to native Iberian ibex (*Capra pyrenaica*): a habitat suitability model approach. *Diversity and Distributions*, 13(5), 587-597.

Adams, A.M., Jantzen, M.K., Hamilton, R.M., and Fenton, M.B., 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), 992-998.

Aebischer, N.J., Bailey, C.M., Gibbons, D.W., Morris, A.J., Peach, W.J., and Stoate, C., 2016. Twenty year of local farmland bird conservation: the effects of management on avian abundance at two UK demonstration sites, *Bird Study*, 63(1), 10-30.

Aleix-Mata, G., Gutiérrez, J., Ruiz-Ruano, F.J., Lorite, P., Marchal, J.A., and Sánchez, A., 2020. The complete mitochondrial genome of *Talpa aquitania* (*Talpidae; Insectivora*), a mole species endemic to northern Spain and southern France. *Molecular biology reports*, 47, 2397-2403.

Alphandéry, P., and Fortier, A., 2007. A new approach to wildlife management in France: regional guidelines as tools for the conservation of biodiversity. *Sociologia Ruralis*, 47(1), 42-62.

Alleaume, S., Dusseux, P., Thierion, V., Commagnac, L., Laventure, S., Lang, M., Féret, J.B., Hubert Moy, L., and Luque, S., 2018. A generic remote sensing approach to derive operational essential biodiversity variables (EBVs) for conservation planning. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(8), 1822-1836.

Amar, A., Court, I.R., Davison, M., Downing, S., Grimshaw, T., and Pickford, T., 2011a. Linking nest histories, remotely sensed land use data and wildlife crime records to explore the impact of grouse moor management on peregrine falcon populations. *Biological Conservation*, 145(1), 86-94.

Anderson, B.J., Anderson, B.J., Arroyo, B.E., Collingham, Y.C., Etheridge, B., Fernandez-De-Simon, J., Gillings, S., Gregory, R.D., Leckie, F.M., MW Sim, I., Thomas, C.D., Travis, J., and Redpath, S.M., 2009. Using distribution models to test alternative hypotheses about a species' environmental limits and recovery prospects. *Biological conservation*, 142(1), 488-499.

Aristophanous, M., 2010. Does your preservative preserve? A comparison of the efficacy of some pitfall trap solutions in preserving the internal reproductive organs of dung beetles. *ZooKeys*, 34(1), 1-16.

Armenteros, J.A., Sánchez-García, C., Alonso, M.E., Larsen, R.T., and Gaudioso, V.R., 2015a. Use of water troughs by wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in a farmland area of north-west Spain. *Animal Biodiversity and Conservation*, 38(2), 233-240.

Armenteros, J.A., Sánchez-García, C., Prieto, R., Lomillos, J.M., Pérez, J.A., Alonso, M.E., and Gaudioso, V.R., 2015b. Do wild red-legged partridges *Alectoris rufa* use feeders? An investigation of their feeding patterns using camera trapping. *Avian Biology Research*, 8(1), 14-24.

- Armenteros, J.A., Caro, J., Sanchez-Garcia, C., Arroyo, B., Perez, J.A., Gaudioso, C.R., and Tizado, E.J., 2021. Do non-target species visit feeders and water troughs targeting small game? A study from farmland Spain using camera-trapping. *Integrative Zoology*, 16(2), 226-239.
- Aronson, J., Le Floc'h, E., David, J.F., Dhillon, S., Abrams, M., Guillermin, J.L., and Grossmann, A., 1998. Restoration ecology studies at Cazarils (southern France): biodiversity and ecosystem trajectories in a Mediterranean landscape. *Landscape and Urban Planning*, 41(3-4), 273-283.
- Arroyo, B., and Beja, P., 2002. Impact of hunting management practices on biodiversity, Ciudad Real, Spain, 83 p.
- Arthur, L., and Lemaire, M., 2009. Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope, *Muséum national d'Histoire naturelle*, Mèze, Paris, 544 p.
- Aznar, O., et Brétière, G., 2010. Une lecture du travail bénévole des chasseurs en termes de services. *La revue électronique en sciences de l'environnement*, 10(2), 1-18.
- \*B\***
- Bagnouls, F., et Gausson, H., 1953. Saison sèche et indice xérothermique. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 88(3-4), 193-239.
- Balent, G., and Courtiade, B., 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology*, 6(1), 195-211.
- Balensiefer, M., Rossi, R., Ardinghi, N., Cenni, M., and Ugolini, M., 2004. SER international primer on ecological restoration. *Society for Ecological Restoration*, Washington, 15 p.
- Baudry, J., and Merriam, H.G., 1988. Connectivity and connectedness: functional versus structural patterns in landscapes. In *Connectivity in landscape ecology* Münster: *Münstersche Geographische Arbeiten*, 29, 23-28.
- Blatrix, R., Galkowski, C., Lebas, C., et Wegnez, P., 2022. Fourmis de France, de Belgique et du Luxembourg. *Guide Delachaux*, 288 p.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., and Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*, 9(10), 1146-1156.
- Baines, D., and Richardson, M., 2013. Hen harriers on a Scottish grouse moor: multiple factors predict breeding density and productivity. *Journal of Applied Ecology*, 50(6), 1397-1405.
- Ballon, P., Ginelli, L., and Vollet, D., 2012. Les services rendus par la chasse en France : Regards croisés en écologie, économie et sociologie. *Revue forestière française*, 64(3), 305-318.
- Barataud, M., 2020. Acoustic ecology of European bats. Species identification study of their habitats and foraging behaviour. *2nd edition Biotope*, Muséum national d'Histoire Naturelle, Mèze, Paris, 368 p.
- Barbero M., Loisel R., and Quézel, P., 1988. Perturbations et incendies en région méditerranéenne française. *Vegetation*, 87(1), 151-173.
- Balletto, E., and Casale, A., 1991. Mediterranean insect conservation. In: Collins, N.M., and Thomas, J.A., (Eds.). *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, London, 121-142.
- Baticle, C., 2015. Le tiers scientifique, nouvel acteur dans les conflits de nature entre chasseurs et environnementalistes. *Négociations*, 24(2), 117-130.

- Beja, P., Gordinho, L., Reino, L., Loureiro, F., Santos-Reis, M., and Borralho, R., 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *European Journal of Wildlife Research*, 55(1), 227-238.
- Bélisle, M., and St. Clair, C.C., 2002. Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds. *Conservation Ecology*, 5(2), 1-13.
- Belmann, H., 2017. 450 insectes. *Les indispensables Delachaux*, 256 p.
- Besnard, A., and Salles, J.M., 2010. Suivi scientifique d'espèces animales. Aspects méthodologiques essentiels pour l'élaboration de protocoles de suivis. Note méthodologique à l'usage des gestionnaires de sites Natura 2000. *Rapport DREAL PACA, pôle Natura 2000*, Montpellier, 62 p.
- BirdLife International, 2022. World Database of Key Biodiversity Areas. Developed by the KBA Partnership: BirdLife International, International union for the conservation of nature, american bird conservancy, amphibian survival alliance, conservation International, Critical ecosystem partnership fund, Global environment facility, re-wild, nature serve, rainforest trust, *Royal Society for the Protection of Birds, Wildlife Conservation Society and World Wildlife Fund*. September 2022 version.
- Blanco, J.C., 1998. Mamíferos de España. *GeoPlaneta*. Barcelona, 590 p.
- Blanco-Fuentes, J., 2019. Abundance and diversity of epigeic invertebrates in agricultural habitat mosaic: orchard area case. Degree of Master of Science dissertation. Departamento de Ecosistemas Agroforestales - Departament d'Ecosistemes Agroforestals, *Universitat Politècnica de València*, València, Spain, 35p.
- Blondel, J., 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique, I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *Terre et Vie*, 29(4), 533-589.
- Blondel, J., Ferry, C., and Frochot, B., 1981. Points count with unlimited distance. *Studies in Avian Biology*, 6(1), 414-420.
- Blondel, J., and Aronson, J., 1999. Biology and wildlife of the Mediterranean region. *Oxford University Press*, USA, 328 p.
- Blondel, J., Aronson, J., Bodiou, J.Y., and Boeuf, G., 2010. The Mediterranean region: biological diversity in space and time. *Oxford University Press*, USA, 357 p.
- Boenigk, J., Wodniok, S., Glücksman, E., Boenigk, J., Wodniok, S., and Glücksman, E., 2015. Distribution of present-day biodiversity. *In: Biodiversity and Earth History, Springer*, Berlin, Heidelberg, 157-225.
- Bonin, P., 2017. Tous descendants de chasseurs-cueilleurs ! Nos cerveaux le savent... Études expérimentales de psychologie évolutionniste, *Édilivre*, 297 p.
- BonJean, C., et Jemin, J., 2017. Écologie comparative de deux genettes communes en Limousin : gîtes diurnes, domaine vital, sélection de l'habitat et régime alimentaire. *Plume de Naturalistes 1*, 17-42.
- Bonneil, P., Nageleisen, L.M., et Bouget, C., 2009. Catalogue des méthodes d'échantillonnage entomologique. L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. *Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail "Inventaires Entomologiques en Forêt"*, ONF, 36-52.
- Borralho, R., Rito, A., Rego, F., Simoes, H., and Pinto, P.V., 1998. Summer distribution of red-legged partridges *Alectoris rufa* in relation to water availability on Mediterranean farmland. *Ibis*, 140(4), 620-625.

- Borrvalho, R., Stoate, C., and Araujo, M., 2000. Factors affecting the distribution of red-legged partridges *Alectoris rufa* in a agricultural landscape of southern Portugal. *Bird Study*, 47(3), 304-310.
- Bouchardy, C., and Libois, R., 1988. La fouine (*Martes foina*). *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, 105,1-4.
- Bouchet, M., Lecoivre, C., Lefort, J., et Ourcival, J.M., 2013. Atlas des garrigues – regard croisés. *Éditions Écologistes de l'Euzière*, 360 p.
- Bouget, C., Brustel, H., Brin, A., and Valladares, L., 2009. Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood-associated beetles: the effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. *Agricultural and Forest Entomology*, 2(11), 143-152.
- Brainerd, S.M., 2007. European charter on hunting and biodiversity. *Council of Europe Publishing*, Strasbourg, 28 p.
- Britzke, E.R., Gillam, E.H., and Murray, K.L., 2013. Current state of understanding of ultrasonic detectors for the study of bat ecology. *Acta Theriologica*, 58(1), 109-117.
- Brotos, L., Herrando, S., Sirami, C., Kati, V., and Díaz, M., 2018. Mediterranean forest bird communities and the role of landscape heterogeneity in space and time. *Ecology and Conservation of Forest Birds*, 9(1), 320-349.
- Brown, T.L., Decker, D.J., Siemer, W.F., and Enck, J.W., 2000. Trends in hunting participation and implications for management of game species. In: Trends in outdoor recreation, leisure and tourism. CABI Publishing, 145-154.
- Brown, L.E., Johnston, K., Palmer, S.M., Aspray, K.L., and Holden, J., 2013. River ecosystem response to prescribed vegetation burning on blanket peatland. *PLoS ONE*, 8(11), e81023.
- Bullock, J.M., Aronson, J., Newton, A.C., Pywell, R.F., and Rey-Benayas, J.M., 2011. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends in ecology and evolution*, 26(10), 541-549.
- Burel, F., and Baudry, J., 1999. Ecologie du paysage. *Concepts, méthodes et applications*, Editions Tec et Doc, Paris, 359 p.
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vie, J.C., and Watson, R., 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982), 1164-1168.
- Byers, J.A., 1989. Chemical ecology of bark beetles. *Experientia*, 45, 271-283.
- Byers, J.A., 1992. Attraction of bark beetles, *Tomicus piniperda*, *Hylurgops palliatus*, and *Trypodendron domesticum* and other insects to short-chain alcohols and monoterpenes. *Journal of Chemical Ecology*, 12(18), 2385-2402.
- \*C\***
- Callegari, S.E., Bonham, E., Hoodless, A.N., Sage, R.B., and Holloway, G.J., 2014. Impacts of game bird release on the Adonis blue butterfly *Polyommatus bellargus* (*Lepidoptera Lycaenidae*) on chalk grasslands. *European Journal of Wildlife Research*, 60(1), 781-787.
- Calenge, C., Chadoeuf, J., Giraud, C., Huet, S., Julliard, R., Monestiez, P., Piffady, J., Pinaud, D., and Ruetten, S., 2015. The spatial distribution of *mustelidae* in France. *PLoS ONE*, 10(3), e0121689.

- Calenge, C., Albaret, M., Leger, F., Vandel, J.M., Chadoeuf, J.J., Giraud, C., Huet, S., Julliard, R., Monestiez, P.P., Piffady, J., Pinaud, D., et Ruetten, S., 2016. Premières cartes d'abondance relative de six mustélidés en France. *Faune Sauvage*, 130, 17-23.
- Callicott, J.B., 1996. Should wilderness areas become biodiversity reserves? *George Wright Forum*, 13(2), 32-38.
- Cantori, F., 2017. SonoChiro® 4.0 : Guide de prise en main. 22p.
- Caro, J., Delibes-Mateos, M., Estrada, A., Borralho, R.U.I., Gordinho, L., Reino, L., Beja, P., and Arroyo, B., 2015. Effects of hunting management on Mediterranean farmland birds. *Bird Conservation International*, 25(2), 166-181.
- Casas, F., and Vinuela, J., 2010. Agricultural practices or game management: which is the key to improve red-legged partridge nesting success in agricultural landscapes? *Environmental Conservation*, 37(2), 177-186.
- Casas, F., and García, J.T., 2022. The future of the red-legged partridge: Science, hunting and conservation. *Springer Nature*, 302 p.
- Cassaing, J., 1982. Les populations sauvages de Souris du Midi de la France (*Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*) : approche étho-écologique et conséquences évolutives. (Doctoral dissertation), *Université de Montpellier*, 159 p.
- Cavallini, P., and Lovari, S., 1994. Home range, habitat selection and activity of the red fox in a Mediterranean coastal ecotone. *Acta Theriologica*, 39(3), 279-287
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., and Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances*, 1(5), e1400253.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., and Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the national academy of sciences*, 114(30), E6089-E6096.
- Chapin, F. S., Reynolds, H., Antonio, C., and Eckhart, V., 1996b. The functional role of species in terrestrial ecosystems. In : Walker, B., and Steffen, W., (Eds.) *Global change in terrestrial ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, 403-428.
- Chapin, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E., and Tilman, D., 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277(5325), 500-504.
- Chapin, F.S., Osvaldo, E.S., Ingrid, C.B., Philip, J.G., Hooper D.U., Lauenroth, W.K., Lombard, A., Harold, A., Arvin, R.M., Naim, S., Pacala, S.W., Roy, J., Steffen, W.L., and Tilmann, D., 1998. Ecosystem consequences of changing biodiversity: experimental evidence and a research agenda for the future. *BioScience*, 48(1), 45-52.
- Charbonneau, P., Desrosiers, N., Cheveau, M., Isaz, C., Béland, A.M., Lamarre, P., Dumouchel, C., Fauteux, D., Gosselin, A.M., Lessard, F., Simard, A., et Simard, V., 2023. Protocole standardisé pour les inventaires de micromammifères au Québec. Rapport du ministère de l'environnement, de la lutte contre les changements climatiques, de la faune et des parcs, Québec 33 p + annexes.
- Cheylan, G., 1991. Patterns of Pleistocene turnover, current distribution, and speciation among Mediterranean mammals. In: Biogeography of Mediterranean invasions, (Eds.) Groves, R.H., and di Casti, F., *Cambridge University Press*, Cambridge, 227-262.

- Cherrier, O., Prima, M.C., et Rouveyrol, P., 2021. Cartographie des pressions anthropiques en France continentale métropolitaine. Catalogue pour un diagnostic du réseau d'espaces protégés, *UMS PatriNat (OFB/CNRS/MNHN)*, Paris, 110p.
- Churchfield, S., and Brown, V.K., 1987. The trophic impact of small mammals in successional grasslands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 31(3), 273-290.
- Clarke, S.A., and Robertson, P.A., 1993. The relative effects of woodland management and pheasant *Phasianus colchicus* predation on the survival of the pearl-bordered and small pearl-bordered fritillaries *Boloria euphrosyne* and *B. selene* in the south of England. *Biological Conservation*, 65(3), 199-203.
- Clauzel, C. 2021. Réseaux écologiques et connectivité du paysage, (Doctoral dissertation), Université Paris 1 Panthéon Sorbonne, 191 p.
- Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement (CNUED), 1992. Déclaration de Rio sur l'environnement et le développement. ONU, New York, Etats-Unis.
- Coreau, A., and Martin, J.L., 2007. Multi-scale study of bird species distribution and of their response to vegetation change a Mediterranean example. *Landscape Ecology*, 22(5), 747-764.
- Covas, R., and Blondel, J., 1998. Biogeography and history of the Mediterranean bird fauna. *Ibis*, 140(3), 395-407.
- Craven, D., Eisenhauer, N., Pearse, W.D., Hautier, Y., Isbell, F., Roscher, C., Bahn, M., Beierkuhnlein, C., Bönisch, G., Buchmann, N., Byun, C., Catford, J.A., EL Cerabolini, B., Hans, J., Cornelissen, C., Craine, J.M., De Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Hector, A., Hines, J., Jentsch, A., Kattge, J., Kreyling, J., Lanta, V., Lemoine, N., Meyer, S.T., Minden, V., Onipchenko, V., Polley, H.W., Reich, P.B., van Ruijven, J., Schamp, B., Smith, M.D., Soudzilovskaia, N.A., Tilman, D., Wilsey, B., and Manning, P., 2018. Multiple facets of biodiversity drive the diversity-stability relationship. *Nature ecology & evolution*, 2(10), 1579-1587.
- Cretois, B., Linnell, J.D., Grainger, M., Nilsen, E.B., and Rød, J.K., 2020. Hunters as citizen scientists: Contributions to biodiversity monitoring in Europe. *Global Ecology and Conservation*, 23(1), e01077.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guégan, J.F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E., and Turner, J.R.G., 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7(12), 1121-1134.
- \*D\***
- Davis, C.A., and Utrup, J.S., 2010. Response of terrestrial invertebrates to high-and low-diversity grassland restorations in south-central Nebraska. *Restoration Ecology*, 18(2), 479-488.
- Décamps, H., and Décamps, O., 2007. Organisation de l'espace et processus écologiques. *Économie rurale*, 297(8), 42-54.
- Delibes-Mateos, M., Farfán, M.A., Olivero, J., Márquez, A.L., and Vargas, J.M., 2009. Long-term changes in game species over a long period of transformation in the Iberian Mediterranean landscape. *Environmental Management*, 43(1), 1256-1268.
- Delibes-Mateos, M, Farfan, MA, Olivero, J, and Vargas, JM, 2012. Impact of land-use changes on red-legged partridge conservation in the Iberian Peninsula. *Environmental Conservation*, 39(4), 337-346.

- Delmas, M., 2016. Le piège photographique : un outil adapté pour évaluer l'intérêt des aménagements en faveur de la faune sauvage ? Rapport de stage Master 2 BEE Sciences et technologiques de l'information et de la communication pour l'écologie, *FRC-Midi-Pyrénées & ONCFS*, Toulouse, 85 p.
- DeLong, D.C., 1996. Defining biodiversity. *Wildlife society bulletin*, 24(4), 738-749.
- Delzons, O., 2010. Guide des méthodes d'évaluation écologique des milieux naturels. *Muséum National d'Histoire Naturelle-UNICEM*, Paris, 360 p.
- Derneži, D., 2010. Ecosystem profile: Mediterranean basin biodiversity hotspot. Final report for submission to the CEPF donor Council, *BirdLife International*, Monaco, 253 p.
- Des Robert, M.L., et Robiolle, J., 2023. La chasse en France aujourd'hui et demain, plus qu'une pratique. Communiqué de presse à propos de l'Étude économique, environnementale et sociétale RANDEA 2023 pour la FNC avec la contribution de Xerfi Spécific. Consulté le 27 septembre 2023 sur [https://www.chasseurdefrance.com/wp-content/uploads/2023/09/DP\\_Ouverture\\_2023.pdf](https://www.chasseurdefrance.com/wp-content/uploads/2023/09/DP_Ouverture_2023.pdf)
- Destefano, S., Schmidt, S.L., and De Vos Jr, J.C., 2000. Observations of predator activity at wildlife water developments in southern Arizona, *Journal of Range Management*, 53(3), 255-258.
- deWaard, J. R., Levesque-Beaudin, V., deWaard, S.L., Ivanova, N.V., McKeown, J.T., Miskie, R., Naik, S., Perez, H.J., Ratnasingham, S., Sobel, C.N., Sones, J.E., Steinke, C., Telfer, A.C., Young, A.D., Zakharov, V.E. and Hebert, P.D., 2019. Expedited assessment of terrestrial arthropod diversity by coupling Malaise traps with DNA barcoding. *Genome*, 62(3), 85-95.
- Díaz, M., Asensio, B., and y Tellería, J.L., 1996. Aves Ibéricas. II. Paseriformes. Stempel Garamond, Madrid, 116 p.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., and Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS biology*, 4(8), e277.
- Díaz, M., Torre, I., and Arrizabalaga, A., 2010. Relative roles of density and rainfall on the short-term regulation of Mediterranean wood mouse *Apodemus sylvaticus* populations. *Acta theriologica*, 55(3), 251-260.
- Díaz, M., Concepción, E.D., and Alonso, C.L., 2015. Conservación de la biodiversidad en los sistemas forestales de Andalucía. In : Campos P. and Díaz, M. (Eds.). *Biodiversidad, Usos del Agua Forestal y Recolección de Setas Silvestres en los Sistemas Forestales de Andalucía*. Memorias científicas de RECAMAN, Madrid, 7-101.
- Diaz-Fernandez, S., Arroyo, B., Casas, F., Martinez-Haro, M., and Vinuela, J., 2013. Effect of game management on wild red-legged partridge abundance. *PLoS one*, 8(6), e66671.
- Dietz, C., von Helvesen, O., and Nill, D., 2009. L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord : biologie, caractéristiques, protection. *Delachaux et Niestlé*. 400 p.
- Douglas, D.J., Bellamy, P.E., Stephen, L.S., Pearce-Higgins, J.W., Wilson, J.D., and Grant, M.C., 2014. Upland land use predicts population decline in a globally near-threatened wader. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), 194-203.
- Draycott, R.A., Woodburn, M.I., Carroll, J.P., and Sage, R.B., 2005. Effects of spring supplementary feeding on population density and breeding success of released pheasants *Phasianus colchicus* in Britain. *Wildlife Biology*, 11(3), 177-182.

- Draycott, R.A.H., Hoodless, A.N., and Sage, R.B., 2008. Effects of pheasant management on vegetation and birds in lowland woodlands. *Journal of Applied Ecology*, 45(1),334-341.
- Draycott, R.A.H., Hoodless, A.N., Cooke, M., and Sage, R.B., 2012. The influence of pheasant releasing and associated management on farmland hedgerows and birds in England. *European Journal of Wildlife Research*, 58(1), 227–234.
- Dubé, C., Cheveau, M., Dumouchel, C., Bêty, J., Hamel, S., Thibault, I., Sherman-Quirion, S., et Fournier, G., 2023. Protocole d'inventaire des mammifères par caméra. Réseau de suivi de la biodiversité du Québec, MELCCFP, 28 p.
- Dulac, P., Boisguilbert, P., Bourse, F., Magnes, A., Bedarida, G., Dapvril, J.M., Gaillardon, D., Allonneau, F.A., Sainteny, G., Bouquet, C., Arnauduc, J.P., Courbois, L., Gavens, D., Tonnelier, A., Sicard, P., Sibut, P., Durchon, M., Wolff, F., Mougnot, P., Scriban, A., Henry, A., Guillemaud, M., Maillet, A., Bourchon, B., and Piachaud, M., 2021. Retisser le lien entre la chasse et la société, 8 chantiers pour 2040. *Livre blanc François Sommer, Chasse, Nature & Société 2040*, Paris, 88 p.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., and Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65(1), 169-175.
- \*E\***
- EEA, 2003. European Environment Agency Annual report, Copenhagen, 52 p.
- Eken, G., Bennun, L., Brooks, T.M., Darwall, W., Fishpool, L.D, Foster, M., Knox, D., Langhammer, P., Matiku, P., Radford, E., Salaman, P., Sechrest, W., Smith, M.L., Spector, S., and Tordoff, A., 2004. Zones clés pour la biodiversité comme cibles de conservation du site. *BioScience*, 54(12), 1110-1118.
- Elbrecht, V., Braukmann, T.W., Ivanova, N.V., Prosser, S.W., Hajibabaei, M., Wright, M., Zakharov, E.V., Hébert, P.D.N., and Steinke, D., 2019. Validation of COI metabarcoding primers for terrestrial arthropods. *PeerJ*, 7(1), e7745.
- Emberger, L., 1966. Place de la région méditerranéenne française dans l'ensemble méditerranéen. *Bulletin de l'Association des Professeurs de Biologie Générale*, 53, 153-165.
- Erlinge, S., 1974. Distribution, territoriality and numbers of the weasel *Mustela nivalis* in relation to prey abundance. *Oikos*, 25(3),308-314.
- Estrada, A., Delibes-Mateos, M., Caro, J., Viñuela, J., Díaz-Fernández, S., Casas, F., and Arroyo, B., 2015. Does small-game management benefit steppe birds of conservation concern? A field study in central Spain. *Animal Conservation*, 18(6), 567-575.
- Etheridge, B., Summers, R.W., and Green, R.E. 1997. The effects of illegal killing and destruction of nests by humans on the population dynamics of the hen harrier *Circus cyaneus* in Scotland. *Journal of Applied Ecology*, 34(4), 1081-1105.
- Étienne, M., and Rigolot, E., 2004. Pâturage et débroussaillage des garrigues à chêne kermès en France méditerranéenne, *Cahiers Options Méditerranéennes*, 62(1), 407-410.
- Ethier, K., and Fahrig, L., 2011. Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landscape Ecology*, 26, 865-876.
- \*F\***
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R., Sirami, C., Siriwardena, G. and Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101-112
- Fahrig, L., 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 48(1), 1-23.
- Farina, A., 2000. The cultural landscape as a model for the integration of ecology and economics. *BioScience*, 50(4), 313-320.
- Fartmann T., Krämer, B., Stelzner, F., and Poniatowski, D., 2012. Orthoptera as ecological indicators for succession in steppe grassland. *Ecological Indicators*, 20(1), 337-344.
- Ferrand, L., 2019. Amélioration des techniques indirectes de suivi du Vison d'Europe *Mustela lutreola*. Rapport de stage Master 2 Écophysiologie, Écologie, Éthologie, Université de Strasbourg, 46 p.
- Ferreira, C., Touza, J., Rouco, C., Díaz-Ruiz, F., Fernandez-de-Simon, J., Ríos-Saldaña, C.A., Ferreras, P., Villafuerte, R., and Delibes-Mateos, M., 2014. Habitat management as a generalized tool to boost European rabbit *Oryctolagus cuniculus* populations in the Iberian Peninsula: a cost-effectiveness analysis. *Mammal Review*, 44(1), 30-43.
- Fiers, V., 2004. Guide pratique : Principales méthodes d'inventaire et de suivi de la biodiversité. *RNF, Quetigny*, 273 p.
- Fischer, J., Riechers, M., Loos, J., Martin-Lopez, B., and Temperton, V.M., 2021. Making the decade on ecosystem restoration a social-ecological endeavour. *Trends in Ecology and Evolution*, 36(1), 20-28.
- Fletcher, K., Aebischer, N.J., Baines, D., Foster, R., and Hoodless, A.N., 2010. Changes in breeding success and abundance of ground-nesting moorland birds in relation to the experimental deployment of legal predator control. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 263-272.
- Fonderflick, J., 2007. Conséquences de la fermeture et de la fragmentation des milieux ouverts sur l'avifaune nicheuse des Causses. thèse doctorale, Montpellier, 212 p.
- Fortier, A., and Alphandéry, P., 2012. The challenges of sustainable management of wildlife. The implementation of regional guidelines for management of fauna and habitat quality (ORGFH). *Economie rurale*, 328(1), 52-64.
- Fournier-Chambrillon C., Bout C., Ruys T., Caublot G., Cheron A., Dorfiac M., Palussière L., Saillard M., Simonnet F., Quelennec C., André A., Pigneur L.M., Michaux, J., and Fournier, P., 2019. Utilisation de tubes capteurs d'indices et de l'outil moléculaire comme méthode indirecte d'inventaire et de suivi des micromammifères. In: Leboulenger F., (coord) : « Actes des Premières Rencontres Nationales Petits Mammifères de la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères », Bourges, *Arvicola*, numéro spécial. 105-130.
- Franklin, J.F., Cromack, K., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F., and Juday, G., 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. USDA forest service general technical report PNW-118. *Pacific northwest forest and range experiment station*, Portland, Oregon, 48 p.
- Froidevaux, J.S., Toshkova, N., Barbare, L., Benítez-López, A., Kerbiriou, C., Le Viol, I., Pacifici, M., Santini, L., Stawski, C., Russo, D., Dekker, J., Alberdi, A., Amorim, F., Ancillotto, L., Barré, K., Bas, Y., Cantú-Salazar, L., Dechmann, D.K.N., Devaux, T., Eldegard, K., Fereidouni, S., Furmankiewicz, J., Hamidovic, D., Hill, D.L., Ibañez, C., Julien, J.F., Juste, J., Kaňuch, P., Korine, C., Laforge, A., Legras, G., Leroux, C., Lesiński, G., Mariton, L., Marmet, J., Mata, V.A., Mifsud, C., Nistréanu, C., Fernandez, R.N., Rebelo, H., Roche, N., Roëmer, C., Ruczynski, I.,

Sørås, R., Uhrin, M., Velle, M., C. Voigt, C., and Razgour, O., 2023. A species-level trait dataset of bats in Europe and beyond. *Scientific Data*, 10(1), 10-53.

Fruitet, L., Ponce-Boutin, F., Reitz, F., Gasco, N., and Besnard, A., 2017. L'utilisation des abreuvoirs par la perdrix rouge en milieu méditerranéen, *Faune Sauvage*, 317, 74-77.

Fusco, J., Walker, E., Papaïx, J., Debolini, M., Bondeau, A., and Barnagaud, J.Y., 2021. Land use changes threaten bird taxonomic and functional diversity across the Mediterranean Basin : a spatial analysis to prioritize monitoring for conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9(1), 612356.

**\*G\***

Galewski, T., Segura, L., Biquet, J., Saccon, E., and Boutry, N., 2021. Living Mediterranean Report. Monitoring species trends to secure one of the major biodiversity hotspots. *Tour du Valat*, Arles, 35 p.

Gallo, T., and Pejchar, L., 2016. Improving habitat for game animals has mixed consequences for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 197, 47-52.

Gann, G.D., McDonald, T., Walder B., Aronson, J., Nelson, C.R., Jonson, J., Hallet, J.G., Eisenberg, C., Guariguata, M., Liu, J., Hua, F., Etcheverria, C., Gonzales, E., Shaw, N., Decler, K., and Kinsley, D., 2019 International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology*, 27(1), 1-46.

García, P., and Mateos, I., 2009. Evaluation of three indirect methods for surveying the distribution of the least weasel *Mustela nivalis* in a Mediterranean area. *Small Carnivore Conservation*, 40, 22-26.

Gardiner, T., Hill, J., and Chesmore, D., 2005. Review of the methods frequently used to

estimate the abundance of Orthoptera in grassland ecosystems. *Journal of Insect Conservation*, 3(9), 151-173.

Gates, J.E., and Gysel, L.W., 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology*, 59(5), 871-883.

Gaudioso-Lacasa, V.R., Sánchez García-Abad, C., Prieto Martín, R., Bartolomé Rodríguez, D.J., Pérez Garrido, J.A., and Alonso de La Varga, M.E., 2010. Small game water troughs in a Spanish agrarian pseudo steppe: visits and water site choice by wild fauna. *European Journal of Wildlife Research*, 56(1), 591-599.

Geldmann, J., Barnes, M., Coad, L., Craigie, I.D., Hockings, M., and Burgess, N.D., 2013. Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *Biological Conservation*, 161(1), 230-238.

Génot, J.C., 2014. Le génie écologique, une forme d'oxymore ou une science appliquée de la réparation éthiquement responsable, *In: Rey F., Gosselin, F., et Doré, A., (Eds.) Ingénierie écologique, Action par et/ou pour le vivant?* 32(1), 199-205.

Gerlach, J., Samways, M., and Pryke, J., 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of insect conservation*, 17(4), 831-850.

Ginelli, L., 2012. Controlled hunting, ecological hunting, sustainable hunting. Challenges of ecologization. *Economie rurale*, 328(1), 38-51.

Golley, F.B., 1993. A history of the ecosystem concept in ecology: more than the sum of the parts. *Yale University Press*, New Haven, Connecticut, 249 p.

Graham, G.L., 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, 64(4), 559-571.

- Green, R.E., and Etheridge, B., 1999. Breeding success of the hen harrier *Circus cyaneus* in relation to the distribution of grouse moors and the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Applied Ecology*, 36(4), 472–483.
- Griffin, D.R., 1971. The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (*Chiroptera*). *Animal Behaviour*, 19(1), 55-61.
- Grove, A.T., and Rackham, O., 2003. The nature of Mediterranean Europe: an ecological history. *Yale University Press*, 273 p.
- Gruver, B.J., and Guthery, F.S., 1986. Effects of brush and game-bird management on non-game birds. *Journal of Range Management*, 39(3), 251-253.
- Gutiérrez, J., Lamelas, L., Aleix-Mata, G., Arroyo, M., Marchal, J. A., Palomeque, T., Lorite, P., and Sánchez, A., 2018. Complete mitochondrial genome of the Iberian Mole *Talpa occidentalis* (Talpidae, Insectivora) and comparison with *Talpa europaea*. *Genetica*, 146, 415-423
- \*H\***
- Hammond, P.M., 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, 345(1), 199-136.
- Hanowski, J.M., Christian, D.P., and Nelson, M.C., 1999. Response of breeding birds to shearing and burning in wetland brush ecosystems. *Wetlands*, 19(1), 584-593.
- Haquart, A., 2013. Actichiro, référentiel d'activité des chiroptères éléments pour l'interprétation des dénombrements de chiroptères avec les méthodes acoustiques en zone méditerranéenne française. *Biotope, Ecole Pratique des Hautes Etudes*, 99 p.
- Haquart, A., 2015. Actichiro - Un référentiel pour l'interprétation des dénombrements de chiroptères avec les méthodes acoustique en France. *Symbioses*, 1-9.
- Haralick R.M., Shanmugam K., Dinstein I., 1973. Textural features for image classification. *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics*. 3(6) 610–621.
- Harkins, K.M., Keinath, D., and Ben-David, M., 2019. It's a trap : optimizing detection of rare small mammals. *PLoS One*, 14(3), e0213201.
- Hector, A., and Bagchi, R., 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448(7150), 188-190.
- Henttonen, H., 1987. The impact of spacing behavior in microtine rodents on the dynamics of least weasels *Mustela nivalis*: a hypothesis. *Oikos*, 50(3), 366-370.
- Higgs, E.S., 1997. What is Good Ecological Restoration? *Conservation biology*, 11(2), 338-348.
- Hilty, J., and Merenlender, A., 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation*, 92(1), 185-197.
- Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., Sparks, T.H., and Rothery, P., 1999. A field comparison of habitat characteristics and diversity of birds, butterflies and plants between game and nongame areas. Lowland game shooting study: final report (Eds. Firbank, L.G.), unpublished report, *Institute of Terrestrial Ecology*, Grange over Sands, UK, 69-116.
- Hobbs, R.J., and Harris, J.A., 2001. Restoration Ecology: Repairing the Earth's Ecosystems in the New Millennium. *Restoration Ecology*, 2(9), 239 -246.
- Hobbs, R.J., Higgs, E., and Harris, J.A., 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in ecology and evolution*, 24(11), 599-605.

- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 1-23.
- Holling, C.S., 2000. Theories for sustainable futures. *Conservation Ecology*, 4(2), 1-4.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Loge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., and Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.
- Horellou, A., Dore, A, Herard, K., and Sibley, J.P., 2013. Guide méthodologique pour l'inventaire continu des zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) en milieu continental, *MNHN-SPN*. Paris, 110 p.
- Huete, A.R., 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI), *Remote Sensing of Environment*, 25(3), 295-309.
- Huston, M.A., 1994. Biological Diversity. In: The coexistence of species on changing landscapes, *Cambridge University Press*, Cambridge, 671 p.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. Cold spring harbor Symposia on quantitative biology, 22, 415-427
- \*I\***
- Ichter J., Poncet L., Touroult, J., 2014. Catalogues des méthodes et des protocoles. Phase 1 : Etude de définition et proposition d'une démarche. Rapport MNHN-SPN 2014-52. Service du Patrimoine Naturel, *Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris. 30 p.
- IPBES, 2016. Intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services. The methodological assessment report on scenarios and models of biodiversity and ecosystem services. In: Ferrier, S., Ninan, K.N., Leadley, P., Alkemade, R., Acosta, L.A., Akçakaya, H.R., Brotons, L., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Harhash, K.A., Kabubo-Mariara, J., Lundquist, C, Obersteiner, M., Pereira, H.M., Peterson, G., Pichs-Madruga, R., Ravindranath, N., Rondinini, C., and Wintle, B.A., (Eds.). *Secretariat of the intergovernmental science policy platform on biodiversity and ecosystem services*, Bonn, Germany, 348 p.
- Iorio, É., Dusoulier, F., Soldati, F., Noël, F., Guilloton, J.A., Doucet, G., Ponel, P., Dupont, P., Krieg-Jacquier, R., Chemin, S., Tillier, P. and Touroult, J., 2022. Les arthropodes terrestres dans les études d'impact : limites actuelles et propositions pour une meilleure prise en compte des enjeux de conservation. *Naturae*, 2022(4), 43-99.
- Irvine, R.J., 2011. Sustainable Upland Management. A summary of research outputs from the Scottish Government's "Environment - Land use and rural stewardship" research programme. *Macaulay Land Use Research Institute*, Aberdeen, 19 p.
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., Georgina, M.M., Wardle, D.A., O'Connor, M.I., Duffy, J.M., Turnbull, L.A., Thompson, P.L., and Larigauderie, A., 2017. Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546(656), 65-72
- Isberg, E., Bray, D.P., Hillbur, Y., and Ignell, R., 2017. Evaluation of host-derived volatiles for trapping Culicoides biting midges (*Diptera: Ceratopogonidae*). *Journal of chemical ecology*, 7(43), 662-669.
- \*J\***
- Johnson, S.P., 1994. The earth summit: The United Nations conference on environment and development (UNCED). *VRÜ Verfassung und Recht in Übersee*, 28(1), 134-135.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., and Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69(3), 373-386.

- Jones, G., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., and Racey, P.A., 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered species research*, 8(1-2), 93-115.
- Jordan, W.R., Peters, Il., and Allen, E.B., 1988. Ecological restoration as a strategy for conserving biological diversity. *Environmental Management*, 12(1), 55-72.
- Jordan, W.R., Jordan III, W.R., Gilpin, M.E., and Aber, J.D., 1990. Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research. *Cambridge University Press*, Cambridge, 342 p.
- Jud, P., and Schmidt-Entling, M.H., 2008. Fluid type, dilution, and bitter agent influence spider preservation in pitfall traps. *Entomologia experimentalis y applicata*, 29(3), 356-359.
- Jung, T.S., Thompson, I.D., Titman, R.D., and Applejohn, A.P., 1999. Habitat selection by forest bats in relation to mixed-wood stand types and structure in central Ontario. *The Journal of Wildlife Management*, 63(4), 1306-1319.
- Jung, M., 2016. LecoS - A python plugin for automated landscape ecology analysis. *Ecological informatics*, 31(1), 18-21.
- \*K\***
- Kaňuch, P., Danko, Š., Celuch, M., Krištín, A., Pjenčák, P., Matis, Š., and Šmíd, J., 2008. Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammalian Biology*, 73(2), 147-155.
- Keenleyside, K.A., Dudley, N., Cairns, S., Hall, C.M., and Stolton, S., 2012. Ecological restoration for protected areas: Principles, guidelines and best practices. Gland, Switzerland, 120 p.
- Kirkland, G.L., Sheppard, M.J., Shaughnessy, J.R., and Woleslagle, B.A., 1998. Factors influencing perceived community structure in Nearctic Forest small mammals", *Acta Theriologica*, 43(2), 121-135.
- Klausmeyer, K.R., and Shaw, M.R., 2009. Climate change, habitat loss, protected areas, and the climate adaptation potential of species in Mediterranean ecosystems worldwide. *PLoS one*, 4(7), e6392.
- Klemola, T., Korpimäki, E., Norrdahl, K., Tanhuanpää, M., and Koivula, M., 1999. Mobility and habitat utilization of small mustelids in relation to cyclically fluctuating prey abundances. *Finnish Zoological and Botanical Publishing Board*, 36(2), 75-82.
- Kozicky, E.L., and Fulbright, T.E., 1991. An annotated bibliography on the interaction of range management (livestock grazing, brush management, and prescribed fire) or non-management with wildlife habitat and wildlife. *Texas Parks and Wildlife Department*, Austin, Texas, USA, 293 p.
- Krausman, P.R., Rosenstock, S.S., and Cain, J.W.I., 2006. Developed waters for wildlife: science, perception, values and controversy, *Wildlife Society Bulletin*, 34(3), 563-569.
- Kusch, J., Weber, C., Idelberger, S., and 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*, 53(2), 113-128.
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., and Fleming, T.H., 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1-38.

## \*L\*

- Langhammer, P.F., Bakarr, M.I., Bennun, L., Brooks, T.M., Clay, R.P., Darwall, W., De Silva, N., Graham, J.E., Eken, G., Lincoln, D.C., Da Fonseca, G.A.B., Foster, M.N., Knox, D.H., Matiku, P., Radford, E.A., Rodrigues, A.S.L., Salama, P., Sechrest, W., and Tordoff, A.W., 2007. Identification and gap analysis of key biodiversity areas: targets for comprehensive protected area systems. 15(1), *IUCN*, Gland, Switzerland, 114 p.
- Laureto, L.M.O., Cianciaruso, M.V., and Samia, D.S.M., 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza y Conservação*, 13(2), 112-116.
- Lautier, A., 2012. Atlas de la biodiversité du fleuve Var (Alpes-Maritimes / Alpes-deHaute-Provence): prospections de la Martre des pins *Martes martes*, la Fouine *Martes foina* et la Genette commune *Genetta genetta* en 2012. *Faune-Paca Publication*, (15), 42 p.
- Lebourgeois, F.F., 2020. Le blaireau européen (*Meles meles* L.). Synthèse des connaissances européennes. Partie 1: choix de l'habitat, structure et densité spatiale des terriers. *Revue forestière française*, 72(1), 11-32.
- Le Floc'h, É., and Aronson, J., 1995. Écologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base. *Natures Sciences Sociétés*, 3(1), s29-s35.
- Léger, F., et Ruetten, S., 2010. La répartition de la Genette en France. *Faune Sauvage*, 287, 16-22.
- Le Prestre, P., 1999. La Convention sur la diversité biologique : vers un nouvel ordre biologique international ? *Natures Sciences Sociétés*, 7(1), 64-71.
- Legrand, C., Etienne, M., and Rigolot, E., 1994. Une méthode d'aide au choix des combinaisons techniques pour l'entretien des coupures de combustible. *Forêt méditerranéenne*, 15(4), 397-408.
- Leopold, A., 1933. Game management. Charles Scribner's Sons, *University of Wisconsin Press*, USA, 520 p.
- Lessard, J.P., Sackett, T.E., Reynolds, W.N., Fowler, D.A., and Sanders, N.J., 2011. Determinants of the detrital arthropod community structure : the effects of temperature and resources along an environmental gradient. *Oikos*, 120(3), 333-343.
- Lévêque, C., 2008. La biodiversité au quotidien : le développement durable à l'épreuve des faits, *Editions Quae*, 286 p.
- Lindenmayer, D.B., Blanchard, W., Crane, M., Michael, D., and Sato, C., 2018. Biodiversity benefits of vegetation restoration are undermined by livestock grazing. *Restoration ecology*, 26(6), 1157-1164.
- Lodé, T., Lechat, I., et Le Jacques, D., 1991. Le régime alimentaire de la Genette en limite nord-ouest de son aire de répartition. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 46(4), 339-348.
- Logan, J.D., Wolessensky, W., and Joern, A., 2006. Temperature dependent phenology and predation in arthropod systems. *Ecological modelling*, 196(3-4), 471-482.
- López-Martín, J.M., Ruiz-Olmo, J., and Cahill, S., 1992. Autumn home range and activity of a stone marten (*Martes foina*) in northeastern Spain. *Miscel lània Zoològica*, 16, 258-260.
- Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91(1), 3-17.
- Loreau, M., Barbier, M., Filotas, E., Gravel, D., Isbell, F., Miller, S.J., Montoya, J.M., Wang, S., Aussenac, R., Germain, R., Thompson, P.L., Gonzalez, A., and Dee, L.E., 2021. Biodiversity as insurance: from concept to measurement and application. *Biological Reviews*, 96(5), 2333-2354.

Lozano, J., Virgos, E., Cabezas-Diaz, S., and Mangas, J.G., 2007. Increase of large game species in Mediterranean areas: Is the European wildcat (*Felis silvestris*) facing a new threat? *Biological Conservation*, 138(3-4), 321-329.

Lynn, J.C., Chambers, C.L., and Rosenstock, S.S., 2006. Use of wildlife water developments by birds in southwest Arizona during migration. *Wildlife Society Bulletin*, 34(3),592-601.

**\*M\***

McCain, C.M., 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns ? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 1-13.

Maes, D., and Van Dyck, H., 2005. Habitat quality and biodiversity indicator performances of the threatened butterfly versus a multispecies group for wet heathlands in Belgium. *Biological Conservation*, 123(1), 177-187.

Maillard, D., Gaillard, J., Hewison, M., Ballon, P., Duncan, P., Loison, A., Toïgo, C., Baubet, E., Bonenfant, C., Garel, M., and Saint Andrieux, C., 2010. Ungulates and their management in France. European ungulates and their management in the 21st century. *Cambridge University Press*, Cambridge, 441- 474.

Mammola, S., Riccardi, N., Prié, V., Correia, R., Cardoso, P., Lopes-Lima, M., and Sousa, R., 2020. Towards a taxonomically unbiased European Union biodiversity strategy for 2030. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1940), 1-12.

Martin, D.M., 2017. Ecological restoration should be redefined for the twenty-first century. *Restoration Ecology*, 25(5), 668-673.

Martínez, J, Viñuela, J, and Villafuerte, R., 2002. Reconciling gamebird hunting and biodiversity (REGHAB). Socio-economic aspects of gamebird hunting, hunting bags, and assessment of the

status of gamebird populations in REGHAB countries. Part 1: Socio-economic and cultural aspects of gamebird hunting. REGHAB, London, 44 p.

Marty, P., Lepar, J., Pélaquier, É., Vernet, J.L., Bazile, F., Bohbot, H., Debain, S., Jaudon, B., Jamet, M., Martin, A., Ogereau, P. and Vernet, M.F., 2003. Espaces boisés et espaces ouverts : les temporalités d'une fluctuation. Le cas du Causse Méjean (Massif central, France). In: Muxart, T., Vivien, F.D., Villalba, B., Burnouf J., (Eds.), Des milieux et des hommes : fragments d'histoires croisées. *Elsevier*, 89-100.

Masloski, K.E., 2014. Comparative sampling methods and community composition of grasshoppers (*Orthoptera: Acrididae*) in northern bobwhite habitat. (Degree of Master of Science dissertation), *Oklahoma State University*, USA, 24 p.

Matson, N.P., 2000. Biodiversity and its management on the National Elk Refuge, Wyoming. *Yale Forestry & Environmental Studies Bulletin*. 104(1),101-138.

McGeoch, M.A., 2007. Insects and bioindication: theory and progress. In: Stewart A.J.A., New T.R., Lewis O.T., (Eds.). *Insect conservation biology. Proceedings of the royal entomological society's 23 rd symposium*. CAB International, Wallingford, UK, 144-174.

McIntosh, R.P., 1985. The background of ecology: concept and theory In *Cambridge Studies in Ecology*. *Cambridge University Press*, Cambridge, UK, 378 p.

Leemans, R., and De Groot, R.S., 2003. Millennium Ecosystem Assessment (MEA) : Ecosystems and human well-being, a framework for assessment, *Island press*, USA, 245 p.

- Medail, F., and Quezel, P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84(1), 112-127.
- Medail, F., and Quezel, P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin: setting global conservation priorities. *Conservation biology*, 13(6), 1510-1513.
- Meine, C., Soulé, M., and Noss, R.F., 2006. A mission-driven discipline: the growth of conservation biology. *Conservation biology*, 20(3), 631-651.
- Mercuri, A.M., and Sadori, L., 2014. Mediterranean culture and climatic change: past patterns and future trends. In : Goffredo, S., Dubinsky, Z., (Eds.). *The Mediterranean sea*. Springer, 507-527.
- Miller, B.W., 2001. A method for determining relative activity of free flying bats using a new activity index for acoustic monitoring. *Acta Chiropterologica*, 3(1), 93-105.
- Mills, L.S., Soulé, M.E., and Doak, D.F., 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43(4), 219-224.
- Mistrot, V., 2000. Les micromammifères, marqueurs de l'anthropisation du milieu. *Études rurales*, (153-154), 195-206.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, J., Mittermeier, C.G., Lamoureux, J., and Fonseca, G.A.B., 2004. Hotspots Revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Cemex, Washington, 200 p.
- Mittermeier, R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M., and Gascon, C., 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*, Springer, Berlin, Heidelberg, 3-22.
- Møller, A.P., 2019. Parallel declines in abundance of insects and insectivorous birds in Denmark over 22 years. *Ecology and Evolution*, 9(11), 6581-6587.
- Montgomery, M.E., and Wargo, P.M., 1983. Ethanol and other host-derived volatiles as attractants to beetles that bore into hardwoods. *Journal of Chemical Ecology*, 2(9), 181-190.
- Munuera, D.C., and Llobet, F.L., 2004. Space use of common genets *Genetta genetta* in a Mediterranean habitat of northeastern Spain : differences between sexes and seasons. *Acta Theriologica*, 49(2), 491-502.
- Munro, N.T., Fischer, J., Wood, J., et Lindenmayer, D.B., 2009. Revegetation in agricultural areas: the development of structural complexity and floristic diversity. *Ecological Applications*, 19(5), 1197-1210.
- Mustin, K., Arroyo, B., Beja, P., Newey, S., Irvine, R.J., Kestler, J., and Redpath, S.M., 2018. Consequences of game bird management for non-game species in Europe. *Journal of applied ecology*, 55(5), 2285-2295.
- Myers, N., 1988. Threatened biotas: hot spots in tropical forests. *The Environmentalist*, 8(3), 187-208.
- Myers, N., 1990. The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. *Environmentalist*, 10(4), 243-256.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., and Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- \*N\***
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., and Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368(6473), 734-737.

- Naveh, Z., 1991. Mediterranean uplands as anthropogenic perturbation dependent systems and their dynamic conservation management. In: Ravera, O.A., Horwood, E., (Eds.). Terrestrial and aquatic ecosystems, perturbation and recovery. *Ellis Horwood*, New York, 544-556.
- Neumann, J.L., Holloway, G.J., Sage, R.B., and Hoodless, A.N., 2015. Releasing of pheasants for shooting in the UK alters woodland invertebrate communities. *Biological Conservation*, 191(1), 50-59.
- Newson, S.E., Johnston, A., Renwick, A.R., Baillie, S.R., and Fuller, R.J., 2012. Modelling large-scale relationships between changes in woodland deer and bird populations. *Journal of Applied Ecology*, 49(1), 278-286.
- Newey, S., Mustin, K., Bryce, R., Fielding, D., Redpath, S., Bunnefeld, N., Bronwen, D., Irvine, R.J., 2016. Impact of management on avian communities in the Scottish Highlands. *PLoS ONE*, 11, e0155473.
- Ngom, D., 2021. Biodiversité, restauration écologique et intensification écologique : quelles imbrications ? *Vertigo-la revue électronique en sciences de l'environnement*, 2021(1), 1-10.
- Nicolas, V., Hugot, J.P., and Cornette, R., 2021. New data on the distribution of the two mole species *Talpa aquitania* Nicolas, Matinez-Vargas and Hugot, 2017 and *T. europaea* Linnaeus, 1758 in France based on museum and newly collected specimens. *Zoosystema*, 43(24), 585-617.
- Niering, W.A., 1997a. Human-dominated ecosystems and the role of restoration ecology. *Restoration Ecology*, 5(4), 273-274.
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4(4), 355-364.
- Noss, R.F., and Csuti, B., 1997. Habitat fragmentation. In: Meffe, G.K., Carroll, R.C., (eds.), *Principles of conservation biology, 2nd editions.*, Sinauer, Sunderland, 269-304.
- Noy-Meir, I., 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(4051), 25-52.
- \*O\***
- O'Brien, C.S., Waddell, R.B., Rosenstock, S.S., and Rabe, M.J., 2006. Wildlife use of water catchments in southwestern Arizona, *Wildlife Society Bulletin*, 34(3), 582-591.
- Olivier, A., Lutz, M., Thibault, M., et Joris, A., 2007. Une nouvelle espèce de mammifères en Camargue: La martre des pins *Martes martes. Arvicola*, 18(1), 9-10.
- O'Meara, T.E., Haufler, J.B., Stelter, L.H., and Nagy, J.G., 1981. Non-game wildlife responses to chaining of pinyon-juniper woodlands. *The Journal of Wildlife Management*, 45(2), 381-389.
- Opdam, P., Steingröver, E. et Rooij, S. van. (2006). Ecological networks: A spatial concept for multi-actor planning of sustainable landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 75(3-4), 322-332
- Orsini, P., 1979b. Note sur les souris de Provence. *Annales Sciences Naturelle et Archéologie Toulon et Var*, 31, 168-173.
- Orsini, P., 1981. Premiers échantillonnages de micromammifères en Provence. *Mammalia*, 42(2), 188-197.
- Orsini, P., Cassaing, J., Duplantier, J.M., and Croset, H., 1982. Premières données sur l'écologie des populations naturelles de souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Ruddy dans le Midi de la France. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 36(3), 321-336.
- Orsini, P., 1990. Richesse, Diversité et abondance des peuplements de micromammifères des Alpes-Maritimes. *Vie et Milieu/Life & Environment*, 40(2-3), 229-233.

OTA., 1987. Office of technology assessment. Technologies to maintain biological diversity, OTA-F-330 Washington, U.S. Congress. DC, U.S. Government Printing Office, 328 p.

Ouchra, H., Belangour, A., and Erraissi, A., 2022. A Comparative study on pixel-based classification and object-oriented classification of satellite image. *International Journal of Engineering Trends and Technology*, 70(8), 206-215.

**\*p\***

Padial, J.M., Avila, E., and Sanchez, J.M., 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology*, 67(3), 137-146.

Palmer, M.A., Bernhardt, E.S., Chornesky, E.A., Collins, S.L., Dobson, A.P., Duke, C.S., Barry, D.O., Jacobson, R.B., Kingsland, S.E., Kranz, R.H., Mappin, M.J., Martinez, M.L., Micheli, F., Morse, J.L., Pace, M.L., Pascal, M., Palumbi, S.S., Reichman, J.P., Townsend, A.R., and Turner, M.G., 2005. Ecological science and sustainability for the 21st century. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(1), 4-11.

Pardini, R., de Souza, S.M., Braga-Neto, R., and Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic Forest landscape. *Biological conservation*, 124(2), 253-266.

Parish, D.M.B., and Sotherton, N.W., 2004a. Game crops and threatened farmland songbirds in Scotland: a step towards halting population declines? *Bird Study*, 51(2), 107-112.

Parish, D.M.B., and Sotherton, N.W., 2004b. Game crops as summer habitat for farmland songbirds in Scotland, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104(3), 429-438.

Parish, D.M.B., and Sotherton, N.W., 2008. Landscape-dependent use of a seed-rich habitat by farmland passerines: relative importance of game cover crops in a grassland versus an arable region of southwest Scotland, *Bird Study*, 55(1), 118-123.

Parmenter, R.R., and Macmahon, J.A., 1988. Factors limiting populations of arid-land darkling beetles (*Coleoptera: Tenebrionidae*): predation by rodents. *Environmental Entomology*, 17(2), 280-286.

Parr, R., 1993. Nest predation and numbers of golden plovers *Pluvialis apricaria* and other moorland waders. *Bird study*, 40(3), 223-231.

Pasquet, G., 2006. Le petit gibier : conservation des espèces, aménagement des milieux. Association Nationale Petit Gibier, *Éditions du Gerfaut*, 324 p.

Paton, P.W., 1994. The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? *Conservation biology*, 8(1), 17-26.

Patterson, B.D., Pacheco, V., and Solari, S.L., 1996. Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology*, 240(4), 637-658.

Pausas, J.G., 2004. Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin). *Climate Change*, 63(3), 337-350.

Pearce, J., and Venier, L., 2005. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management. *Forest ecology and management*, 208(1-3), 153-175.

Pennycott, T.W., Ross, H.M., McLaren, I.M., Park, A., Hopkins, G.F., and Foster, G., 1998. Causes of death of wild birds of the family *Fringillidae* in Britain, *The Veterinary Record*, 143(6), 155-158.

- Pereira, H.M., Ferrier, S., Walters, M., Geller, G.N., Jongman, R.H., Scholes, R.J., Bruford, M.W., Brummitt, N., Butchart, S.H.M., Cardoso, C., Coops, N.C., Dullo, E., Faith, D.P., Freyhof, J., Gregory, R.D., Heip, C., Höft, R., Hurtt, G., Jetz, W., Karp, D.S., McGeoch, M.A., Obura, D., Onoda, Y., Pettorelli, N., Reyers, B., Sayre, R., Scharlemann, J.P.W., Stuart, S.N., Turak, E., Walpole, M., and Wegmann, M., 2013. Essential biodiversity variables. *Science*, 339(6117), 277-278.
- Petersen, K.L., and Best, L.B. 1987. Effects of prescribed burning on non game birds in a sagebrush community. *Wildlife Society Bulletin*, 15(3), 317-329.
- Phillips, A., 2004. A history of the international system of protected area management categories, *Parks*, 14(3), 4-14.
- Pibarot, D., 1998. Comparaisons des peuplements d'invertébrés de trois milieux herbacés sur le Causse du Larzac : évaluation des potentialités trophiques pour la perdrix rouge (*Alectoris rufa*), la caille des blés (*Coturnix coturnix coturnix*) et quatre espèces de pies-grièches (*Lanius excubitor*, *L. collurio*, *L. minor*, *L. senator*). *École pratique des hautes études section des sciences de la vie et de la terre*, EPHE/IMPCF, vol. 1 et 2, 112 p.
- Pigot, A.L., Sheard, C., Miller, E.T., Bregman, T.P., Freeman, B.G., Roll, U., Seddon, N., Trisos, C.H., Semaines, B.C., and Tobias, J.A., 2020. Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds. *Nature Ecology & Evolution*, 4(2), 230-239.
- Pimm, S.L., Russell, G.J., Gittleman, J.L., and Brooks, T.M., 1995. The future of biodiversity. *Science*, 269(5222), 347-350.
- Pocock, M.J., and Jennings, N., 2008. Testing biotic indicator taxa: the sensitivity of insectivorous mammals and their prey to the intensification of lowland agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 151-160.
- Poitevin, F., and Quéré, J.P., 2018. Insectivores et Rongeurs du Sud de la France, *Éditions Écologistes de l'Euzière*, Prades-le-lez, 408 p.
- Pompanon, F., Coissac, E., and Taberlet, P., 2011. Métabarcoding, une nouvelle façon d'analyser la biodiversité. *Biofutur*, 319(1), 30-32.
- Ponce-Boutin, F., Le Brun, T., Mathon, J.F., Corda, E., and Moutarde, C., 2002. Impact sur la perdrix rouge *Alectoris rufa* et la biodiversité de divers aménagements en milieu méditerranéen. Applications pratiques. *Rapport scientifique ONCFS*, 1-9.
- Ponce-Boutin, F., Mathon, J.F., and Le Brun, T., 2006. Impact des cultures faunistiques et d'un plan de chasse sur la dynamique des populations de perdrix rouge. *Rapport scientifique ONCFS*, 66-70.
- Ponce-Boutin, F., Le Brun, T., Mathon, J.F., Moutarde, C., Corda, E., et Kmiec, L., 2009. Aménagements et biodiversité en région méditerranéenne : Cahier technique à l'usage des gestionnaire, *In: Bourgeois, M., Gilot, F., Savon, F., (Eds.), Gestion des garrigues méditerranéennes en faveur des passereaux patrimoniaux*, LPO Aude, Narbonne, 84-92.
- Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, L.S., Quotidian, G., Castille, J.C., Lubchenco, J., and Paine, R.T., 1996. Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, 46(8), 609-620.
- Preiss, E., Martin, J.L., and Debussche, M., 1997. Rural depopulation and recent landscape changes in a Mediterranean region: consequences to the breeding avifauna. *Landscape ecology*, 12(1), 51-61.
- Prodon, R., and Lebreton, J.D., 1981. On the importance of habitat selection in resource

utilization by birds. *The Journal of Animal Ecology*, 50(3), 823-830.

Prodon, R. 1993. Une alternative aux types biogéographiques de Voous: La mesure des distributions latitudinales. *Alauda*, 62(2), 83-90.

Purvis, A., and Hector, A., 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783), 212-219.

**\*Q\***

Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A.R., Kerr, Y.H., and Sorooshian, S., 1994. A modified soil adjusted vegetation index. *Remote sensing of environment*, 48(2), 119-126.

Quéré, J.P., and Le Louarn, H., 2011. Les Rongeurs de France : Faunistique et Biologie. 3e édition revue et augmentée. *Editions Quae*, Collection Guide pratique. Prades-le-lez, 256 p.

**\*R\***

Radke, N.J., Wester, D.B., Perry, G., and Rideout-Hanzak, S., 2008. Short-term effects of prescribed fire on lizards in mesquite-Ashe juniper vegetation in central Texas. *Applied Herpetologie*, 5(1), 281-292.

Ramchunder, S.J., Brown, L.E., and Holden, J., 2013. Rotational vegetation burning effects on peatland stream ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 50(3), 636-648.

Reynolds, J.C., Stoate, C., Brockless, M.H., Aebischer, N.J., and Tapper, S.C., 2010. The consequences of predator control for brown hares (*Lepus europaeus*) on UK farmland. *European Journal of Wildlife Research*, 56(1), 541-549.

Ricci, J.C., Mathon, J.F., Garcia, A., Berger, F., and Esteve, J.P., 1990. Effect of habitat structure and nest site selection on nest predation in red-legged partridges (*Alectoris rufa* L.) in French Mediterranean farmlands. *Gibier Faune Sauvage*, 7(3), 231-253.

Ricci, J.C., 1995. Rapport de Programme Faune Flore Paysages (IMPCF) financé par le Conseil Régional Languedoc Roussillon : Intérêts et élaboration de haies et de cultures faunistiques pour la faune sauvage, l'agriculture, l'élevage et le paysage., IMPCF, 42 p + annexes.

Ricci, J.C., 2016. Cahier des charges simplifié proposé par l'IMPCF pour la création et l'entretien des milieux ouverts, rapport interne IMPCF, 2 p + annexes.

Richard, J.F., 1975. Paysages, écosystèmes, environnement : une approche géographique. *L'espace géographique*, 4(2), 81-92

Richard, N., 2018. Inventaire des micromammifères de la Réserve Naturelle Régionale des Gorges du Gardon, (Rapport de stage Master 1 Génie de l'Environnement Naturel), Université de Reims Champagne-Ardenne, 67 p.

Ricotta, C., 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta biotheoretica*, 53(1), 29-38.

Rigal, S., Dakos, V., Alonso, H., Auniņš, A., Benkő, Z., Brotons, L., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., De Carli, E., Carlos del Moral, J., Domsa, C., Escandell, V., Fontaine, B., Foppen, R., Grégoire, R., Harris, S., Herrando, S., Husby, M., Leronymidou, C., Jiguet, F., Kennedy, J., Klvaňova, A., Kmecl, P., Kuczynski, L., Kalas, J.A., Lehtikoinen, A., Lindström, A., Lorrilliere, R., Moshøj, C., Nellis, R., Noble, D., Eskildsen, D.P., Paquet, J.Y., Pélissié, M., Pladevall, C., Portolou, D., Reif, J., Schmid, H., Marin, B., Szabo, Z.D., Szep, T., Florenzano, G.T., Teufelbauer, N., Trautman, S., Turnhout, C.V., Vermouzek, Z., Vikstrom, T., Vorisek, P., Weiserbs, A., and Devictor, V., 2023. Farmland practices are driving bird population decline across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(21), e2216573120.

- Rigaux, P., 2017. Protéger le Putois d'Europe (*Mustela putorius*). État de conservation en France et demande d'inscription sur la liste des mammifères protégés. *Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères*, 90 p.
- Ripple, W.J., Wolf, C., Newsome, T.M., Hoffmann, M., Wirsing, A.J., and McCauley, D.J., 2017. Extinction risk is most acute for the world's largest and smallest vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(40), 10678-10683.
- Roberts, M.J., 2020. Araignées de France et d'Europe. *Guide Delachaux*, 384 p.
- Robertson, P.A., Woodburn, M.I.A., and Hill, D.A., 1988. The effects of woodland management for pheasants on the abundance of butterflies in Dorset, England. *Biological Conservation*, 45(3), 159–167.
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, A., Chapin III, F.S., Lambin, E., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., De Wit, C.A., Hughes, T., Van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sôlin, S., Snyder, P.K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R.W., Fabry, V.J., Hansen, J., Walker, B., Diana, L., Richardson, K., Crutzen, P., and Foley, J., 2009. Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity. *Ecology and society*, 14(2), 1-33.
- Ruette, S., Lieury, N., Albaret, M., Arnauduc, JP., et Devillard, S., 2015. Évolution des populations de renards en France. Analyse des suivis réalisés par comptages nocturnes (2004-2013). *Faune Sauvage*, 306, 37-42.
- Russo, D., 2023. Chiroptera. *Handbook of the Mammals of Europe*, Springer Nature Switzerland, Cham, 963 p.
- \*S\***
- Sage, R.B., Parish, D.M.B., Woodburn M.I.A., and Thompson, P.G.L., 2005b. Songbirds using crops planted on farmland as cover for game birds, *European Journal of Wildlife Research*, 51(1), 248-253.
- Sage, R.B., Woodburn, M.I.A., Draycott, R.A.H., Hoodless, A.N., and Clarke, S., 2009. The flora and structure of farmland hedges and hedgebanks near to pheasant release pens compared with other hedges. *Biological Conservation*, 142(7), 1362-1369.
- Sage, R.B., Hoodless, A.N., Woodburn, M.I., Draycott, R.A., Madden, J.R., and Sotherton, N.W., 2020. Summary review and synthesis: effects on habitats and wildlife of the release and management of pheasants and red-legged partridges on UK lowland shoots, *Wildlife Biology*, 2020(4), 1-12.
- Sánchez-García, C., Buner, F.D., and Aebischer, N.J., 2015. Supplementary winter food for gamebirds through feeders: Which species actually benefit? *The Journal of Wildlife Management*, 79(5), p832-845.
- Savouré-Soubelet, A., Ruette, S., Haffne, R.P., et Rousset, G., 2011. Proposition de protocoles de suivi de la Martre (*Martes martes*), de la Belette (*Mustela nivalis*) et du Putois (*Mustela putorius*). *MNHN-ONCFS*, 45 p.
- Sardet, E., Roesti, C., et Braud, Y., 2015. Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. *Biotope*, 304 p.
- Saura, S., Bodin, Ö., and Fortin, M.J., 2014. Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), 171-182.
- Schraen, W., 2020. Un chasseur en campagne, pour une défense de la ruralité, *Éditions du Gerfaut*, Paris, 235 p.
- Sherwin, H.A., Montgomery, W.I., and Lundy, M.G., 2013. The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review*, 43(3), 171-182.

- Shibata, E.I., Sato, S., Sakuratani, Y., Sugimoto, T., Kimura, F., and Ito, F., 1996. Cerambycid beetles (*Coleoptera*) lured to chemicals in forests of Nara Prefecture, central Japan. *Annals of the Entomological Society of America*, 89(6), 835-842.
- Sirami, C., 2006. Abandon des terres et avifaune : dynamiques spatiales et temporelles d'un paysage méditerranéen (Doctoral dissertation), École nationale supérieure agronomique, Montpellier, 290 p.
- Sirami, C., Brotons, L., Burfield, I., Fonderflick, J., and Martin, J.L., 2008b. Is land abandonment having an impact on biodiversity ? A meta-analytical approach to bird distribution changes in the north-western Mediterranean. *Biological Conservation*, 141(2), 450-459.
- Siriwardena, G.M., Calbrade, N.A., and Vickery, J.A., 2008. Farmland birds and late winter food: does seed supply fail to meet demand? *Ibis*, 150(3), 585-595.
- Smith, A.A., Redpath, S.M., Campbell, S.T., and Thirgood, S.J., 2001. Meadow pipits, red grouse and the habitat characteristics of managed grouse moors. *Journal of Applied Ecology*, 38(2), 390-400.
- Smith, R.K., Jennings, N.V., Robinson, A., and Harris, S., 2004. Conservation of European hares *Lepus europaeus* in Britain: is increasing habitat heterogeneity in farmland the answer? *Journal of Applied Ecology*, 41(6), 1092-1102.
- Souret, L., et Riols, C., 2018. Étude du régime alimentaire de la Genette commune (*Genetta genetta*) et de sa répartition en région Sud-Provence-Alpes-Côte-d'Azur. Faune PACA, 79, 53 p.
- Sperry, J.H., and Weatherhead, P.J., 2010. Ratsnakes and brush piles: intended and unintended consequences of improving habitat for wildlife? *The American Midland Naturalist*, 163(2), 311-317.
- Stepanoff, C., 2021. L'animal et la mort : chasses, modernité et crise du sauvage. *Collection Sciences sociales du vivant, la Découverte*, Paris, 378 p.
- Steward T.P., and White, P.S., 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. *Academic press*, USA, 472 p.
- Stoate, C., and Szczur, J., 2001. Could game management have a role in the conservation of farmland passerines? A case study from a Leicestershire farm, *Bird study*, 48(3), 279-292.
- Stoate, C., 2002. Multifunctional use of natural resources on farmland: wild pheasant *Phasianus colchicus* management and the conservation of farmland passerines, *Biodiversity and Conservation*, 11(1), 561-573.
- Stoate, C., and Szczur, J., 2006. Potential influence of habitat and predation on local breeding success and population in Spotted Flycatchers *Muscicapa striata*. *Bird Study*, 53(3), 328-330.
- Stork, N.E., 2018. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annual review of entomology*, 63(1), 31-45.
- Suarez, L., Prima, M.C., and Rouveyrol, P., 2023. Croisement des enjeux de biodiversité et des pressions pour l'évaluation du réseau d'aires protégées métropolitain terrestre, *PatriNat (OFB-MNHN-CNRS-IRD)*, Paris, 78p.
- Suding, K.N., 2011. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 42(1), 465-487.
- Swart, R.C., Pryke, J.S., and Roets, F., 2017. Optimising the sampling of foliage arthropods from scrubland vegetation for biodiversity studies. *African Entomology*, 25(1), 164-174.

**\*T\***

Tanguy, A., and Gourdain, P., 2011. Guides méthodologiques pour les inventaires faunistiques des espèces métropolitaines terrestres (volet 2) – Atlas de la biodiversité dans les communes (ABC). *MNHN – MEDDTL*, Paris, 195 p.

Tallamy, D.W., and Shriver, W.G., 2021. Are declines in insects and insectivorous birds related? *The Condor*, 123(1), duaa059.

Teodoro, A.C., and Araujo, R., 2016. Comparison of performance of object-based image analysis techniques available in open-source software (Spring and Orfeo Toolbox/Monteverdi) considering very high spatial resolution data. *Journal of Applied Remote Sensing*, 10(1), 016011-016011.

Tharme, A.P., Green, R.E., Baines, D., Bainbridge, I.P., and O'Brien, M., 2001. The effect of management for red grouse shooting on the population density of breeding birds on heather-dominated moorland. *Journal of Applied Ecology*, 38(2), 439-457.

Torre, I., 2004. Distribution, populations dynamics and habitat selection of small Mediterranean mammals. (Dissertation thesis), *Departement de Biologia Animal*, University of Barcelona, 177 p.

Torre, I., Jaime-González, C., and Díaz, M., 2022. Habitat suitability for small mammals in mediterranean landscapes: How and why shrubs matter. *Sustainability*, 14(3), 1562.

Trouvilliez, J., 1994. Conservation et gestion de la faune vertébrée en Méditerranée, *Forêt méditerranéenne*, 15(1), 33-38.

Tucker, C.J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote sensing of Environment*, 8(2), 127-150.

Tucker, G.M., and Evans, M.I., 1997. Habitats for birds in Europe: a conservation strategy for

the wider environment. *BirdLife International*, Cambridge, UK, 464 p.

Turner, M., Gardner, R., and O'Neill, R., 2001. *Landscape ecology in theory and practice*, Springer, 499 p.

**\*U\***

UICN France, 2014. Indicateurs de biodiversité pour les collectivités territoriales : cadre de réflexion et d'analyse pour les territoires. Paris, 108 p + annexes.

UICN France, MNHN, LPO, SEOF et ONCFS, 2016. La liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre oiseaux de France métropolitaine. Paris, 32 p.

UICN France, MNHN, SFEPM et ONCFS, 2017. La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Mammifères de France métropolitaine. Paris, 16 p.

Umetsu, F., and Pardini, R., 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology*, 22, 517-530.

Underwood, E.C., Viers, J.H., Klausmeyer, K.R., Cox, R.L., and Shaw, M.R., 2009. Threats and biodiversity in the mediterranean biome. *Diversity and Distributions*, 15(2), 188-197.

UNEA, 2019. United Nations Environment Agency. Resolution 73/284: United nations decade on ecosystem restoration (2021–2030).

Urban, D., and Keitt, T., 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205-1218.

**\*V\***

Valavanidis, A., and Vlachogianni, T., 2011. Ecosystems and biodiversity hotspots in the Mediterranean basin threats and conservation

- efforts. *Sciences Advances on Environment, Toxicology and Ecotoxicology*, 10(1), 1-24.
- Vallejo, V.R., Bautista, S., and Cortina, J., 1999. Restoration for soil protection after disturbances. *Life and Environment in the Mediterranean*. WIT Press, Southampton, UK, 301-343.
- Van Andel, J., and Aronson, J., 2006. Restoration ecology: the new frontier. *Blackwell Publishing*, USA, 319p.
- Vega, J.H., and Rappole, J.H., 1994. Effects of scrub mechanical treatment on the nongame bird community in the Rio plain of Texas. *Wildlife Society Bulletin*, 22(2), 165-171.
- Verdú, J.R., Crespo, M.B., and Galante, E., 2000. Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing on biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 9(1), 1707-1721.
- Vié, J.C., Hilton-Taylor, C., and Stuart, S.N., 2009. Wildlife in a changing world: An analysis of the 2008 IUCN Red List of threatened species. IUCN, *Lynx Edicions*, Gland, Switzerland, 180 p.
- Vilella, M., Ferrandiz-Rovira, M., and Sayol, F., 2020. Coexistence of predators in time : Effects of season and prey availability on species activity within a Mediterranean carnivore guild. *Ecology and Evolution*, 10(20), 11408-11422.
- Vinet, O., et Bas, Y., 2023. Base de référence des cris sociaux de chauves-souris européennes. *SFEPM-MNHN*, Paris, 49 p.
- Virgós, E., and Travaini, A., 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in Central Spain. *Biodiversity and Conservation*, 14, 3475-3486.
- \*W\***
- Walker, B.H., 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, 6(1), 18-23.
- Walker, B., Holling, C.S., Carpenter, S.R., and Kinzig, A., 2004. Resilience, adaptability and transformability in social ecological systems. *Ecology and society*, 9(2). 1-9.
- Walter, H.S., 1998. Driving forces of island biodiversity: an appraisal of two theories. *Physical Geography*, 19(5), 351-377.
- Wangensteen, O.S., and Turon, X., 2016. Metabarcoding techniques for assessing biodiversity of marine animal forests. In: Rossi, S., Bramanti, L., Gori, A. and Orejas, C., (Eds.), *Marine Animal Forests*, Springer, Switzerland, 445-473.
- White, P.J.C., Stoate, C., Szczur, J., and Norris, K., 2008. Investigating the effects of predator removal and habitat management on nest success and breeding population size of a farmland passerine: A case study. *Ibis*, 150(1), 178–190.
- White, P.J., Stoate, C., Szczur, J., and Norris, K., 2014. Predator reduction with habitat management can improve songbird nest success. *The Journal of wildlife management*, 78(3), 402-412.
- Whitfield, D.P., Fielding, A.H., and Whitehead, S., 2008. Long-term increase in the fecundity of hen harriers in Wales is explained by reduced human interference and warmer weather. *Animal Conservation*, 11(2), 144-152.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385-397.
- Wiens, J., 1997. The emerging role of patchiness in conservation biology. In: Pickett, S.T.A., Ostfeld, R.S., Shachack, M., Aime, G.E., *The ecological basis of conservation*, Boston, 93-107.
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M.M., and Jetz, W., 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals, Ecological Archives E095-178. *Ecology*, 95(7), 2027-2027.

Wilson, E.O., 1988. Biodiversity. *National Academy of Sciences*, Washington, USA, 538 p.

Wise, D.H., and Lensing, J.R., 2019. Impacts of rainfall extremes predicted by climate-change models on major trophic groups in the leaf litter arthropod community. *Journal of Animal Ecology*, 88(10), 1486-1497.

With, K.A., 2019. Essentials of Landscape Ecology. *Oxford University Press*, Oxford, 641 p.

Wortley, L., Hero, J.M., and Howes, M., 2013. Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration ecology*, 21(5), 537-543.

WWF, 2020. Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss. Almond, R.E.A., Grooten, M., and Petersen, T., (Eds.). WWF, Gland, Switzerland, 140 p.

### \*X\*

Xiaoxia, S., Jixian, Z., and Zhengjun, L., 2004. An object-oriented classification method on high resolution satellite data. Proceedings of the 25th Asian conference on remote sensing, Thailand, 347-350.

### \*Y\*

Yahner, R.H., 1984. Effects of habitat patchiness created by a ruffed grouse management plan on breeding bird communities. *American Midland Naturalist*, 111(2), 409-413.

Yahner, R.H., 1993. Effects of long-term forest clear-cutting on wintering and breeding birds. *The Wilson Bulletin*, 105(2), 239-255.

Young, T.P., 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological conservation*, 92(1), 73-83.

Yu, D., 2020. Ethylene glycol and propylene glycol toxicity. Agency for toxic substances and disease registry. *Case studies in environmental medicine*, USA, 124p.

### \*Z\*

Zhai, Y., Wang, Y., and Zhang, S., 2011. An optional scale segmentation method based on scale comparison in object-oriented remote sensing classification. *In: International Conference on Remote Sensing, Environment and Transportation Engineering, IEEE*, 4742-4755.

Zhu, H., Wang, D., Wang, L., Fang, J., Sun, W., and Ren, B., 2014. Effects of altered precipitation on insect community composition and structure in a meadow steppe. *Ecological Entomology*, 39(4), 453-461.

Zhu, H., Zou, X., Wang, D., Wan, S., Wang, L., and Guo, J., 2015. Responses of community-level plant-insect interactions to climate warming in a meadow steppe. *Scientific Reports*, 5(1), 18654.



## Annexe 1. — Poster du Symposium de Poitiers

**Abstract.** — In the French Mediterranean region, the progressive shrinking of traditional activities (i.e., grazing, extensive agriculture) results in scrubland expansion and landscape closure which induces some biodiversity loss. Hunters participate in environmental management mostly by scrubland opening for expanding small game species habitat. The aim of our study was to measure the contribution of such management to the conservation of non-target bird species. For this purpose, three 30-hectare managed and unmanaged areas of Mediterranean scrubland were investigated. Breeding birds were censused using the progressive frequency sampling (EFP) method. Species richness, a proxy for alpha diversity was estimated for comparing bird communities between pairs of areas. We also analyzed the occurrence of species according to their conservation status in the IUCN French list. Our results showed that small game habitat management was associated with a larger bird species richness including exclusive open-habitat specialists. The conservation status of species was significantly higher in managed areas, vulnerable species being four times more frequent there. So, hunters' small game management of scrublands can result in areas of high conservation value for non-target bird species. This study could support guidelines for the conservation of bird biodiversity.

**Keywords:** scrubland opening, avifauna, species richness, conservation, southern France.

# Small game's scrubland habitat management: an experimental approach in favour of Mediterranean avian biodiversity ?

Froustey N.<sup>1,2,3\*</sup>, Guyot M.<sup>1</sup>, Crétet M.<sup>1</sup>, Aulagnier S.<sup>2</sup>, Pelozuelo L.<sup>3</sup> & Ricci J.C.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut Méditerranéen du Patrimoine Cynégétique et Faunistique, Site expérimental Agri-Environnement les Bouillens, F30310 Vergèze, France.

<sup>2</sup>Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, UR 35 I.N.R.A.E., Université de Toulouse, Castanet-Tolosan cedex, France.

<sup>3</sup>Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle & Environnement, UMR 5245 C.N.R.S. – I.N.P.T. – U.P.S., Toulouse cedex, France.



Correspondence author : nicolas.froustey@impcf.com

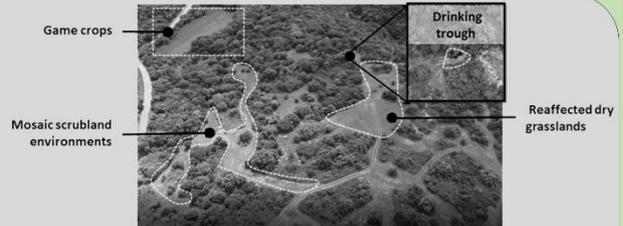
## BACKGROUND - AIMS

Biodiversity suffers from habitat loss and landscape simplification following the drop of traditional activities.

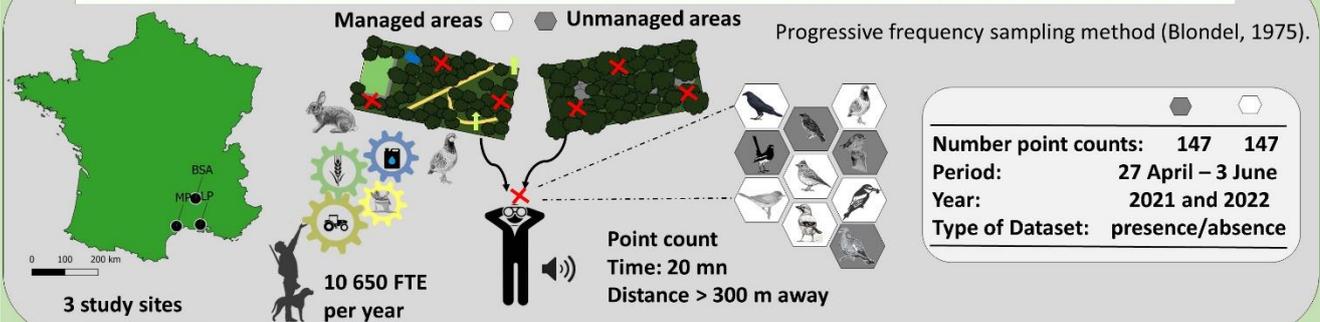
The benefit of habitat management for small game species by hunters on non-targeted species, particularly birds, should be investigated.

**Do hunter's habitat management actions benefit Mediterranean avian diversity?**

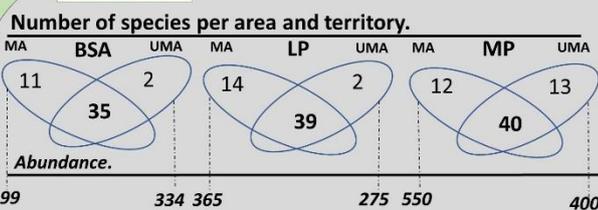
- (i) Is bird species diversity higher in managed areas ?
- (ii) Do managed areas host a greater number of high-conservation value bird species ?



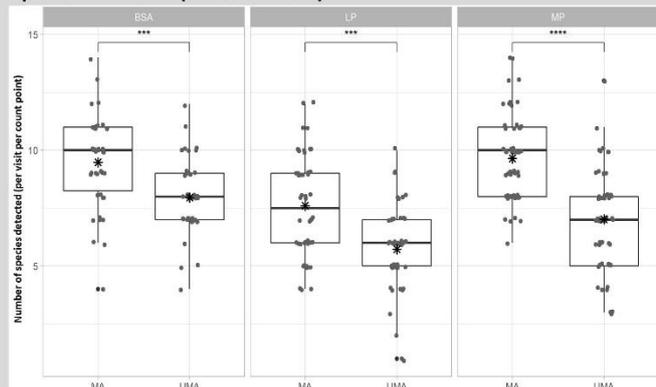
## METHOD: BIRD COMMUNITIES COMPARATIVE ANALYSIS - MANAGED VERSUS UNMANAGED AREAS



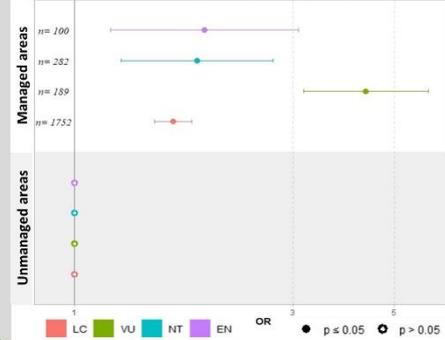
## RESULTS



### Species richness. (Wilcoxon test)



Plot model coefficients effect areas on bird species conservation status.



- Larger bird species richness and more exclusive species in managed areas (<0.05).
- Significant positive effect of managed areas on all detected species.
- The strength of this positive effect differs with IUCN conservation status.
- The most favoured = vulnerable species (VU).

## CONCLUSION & PERSPECTIVES

Small game's habitat management actions benefit to non-targeted birds, both on species richness and abundance, especially for vulnerable species.

What are the management methods and configurations that give added value for the conservation of bird species? What are the limits ? Is there a management threshold that meets the ecological requirements of bird communities in the Mediterranean region?

## Annexe 2. — Protocoles de terrain

### A. PROTOCOLES DE TERRAIN POUR L'INVENTAIRES DES OISEAUX.



**PROGRAMME DE RECHERCHE IMPCF 2021-2023**  
**FICHE DESCRIPTIVE DES POINTS D'ÉCOUTE POUR AVIFAUNE**  
**COMPARAISON "ZONE AMÉNAGÉE - ZONE NON AMÉNAGÉE"**

ANNEE

Observateurs :

Commune :

N° Session :

N° Passage :

ID station :

Date	Zone	N° P.E.	Ouverture du milieu			Habitat		Hauteur de strate				Observations
			Ouvert	½ ouvert	Fermé	1	2	< 0.2 m	0.2 à 1m	1 à 8m	> 8m	

**Commune :** BSA (Bourg Saint Andéol) ; LP (Lançon de Provence) ; MP (Montpeyroux)

**Zone :** A (aménagée) ; NA (non-aménagée)

**Codes Habitat (1 = lettre / 2 = chiffre)**

A - Landes/Garrigues (= Terres où ne croissent que certaines plantes sauvages (ajonc, bruyère, genêt, etc.)).

1 - Pelouses calcicoles sèches/Steppes (= Grandes plaines incultes, couvertes d'herbe rase en plaques, sur sols calcaires).

2 - Maquis/Phrygana (= Végétations d'arbrisseaux touffus).

3 - Fruticées (= Formations végétales dans lesquelles dominant les arbustes).

4 - Taillis (= Parties d'un bois ou d'une forêt où il n'y a que des arbres de faible dimension).

B - Terres arables (= Terres qui peuvent être labourées ou cultivées).

1 - Prairies mésophiles de fauche/Cultures fourragères (= Formations végétales herbacées installées sur des sols relativement fertiles et bien drainés).

2 - Cultures (= Terres pour la production de végétaux).

3 - Haies/Talus (= Clôtures végétales d'arbres, arbustes, arbrisseaux) ou Bocages (= Paysages formés de prés clos par des haies).

4 - Vergers (= Arbres fruitiers) ou Bosquets (= Petits bois).

5 - Friches (= Précédemment exploitées, abandonnées par l'Homme et colonisées par une végétation spontanée).

C - Roches

1 - Affleurements rocaillieux (= Point où une roche apparaît à fleur de terre).

2 - Eboulis (= Amas lentement constitués de matériaux éboulés).

3 - Plaques rocheuses/Rochers (= Grandes masses de roches formant une éminence généralement abrupte).

4 - Falaises (= Escarpements rocheux créés par le travail des eaux).

D - Zones urbanisées/industrielles

1 - Pare-feu (= Réseaux de chemins facilitant la circulation des pompiers, barrière anti-incendie).

2 - Clapas/Vestiges historiques/Bâties

3 - Décharge



INRAE

Laboratoire  
écologie fonctionnelle  
et environnementUNIVERSITÉ  
TOULOUSE III  
PAUL SABATIERFédération Nationale  
des Chasseurs

**B. PROTOCOLES DE  
TERRAIN POUR  
L'INVENTAIRES DES  
CHAUVES-SOURIS.**





C. PROTOCOLES DE  
TERRAIN POUR  
L'INVENTAIRE DES  
PETITS MAMMIFERES  
TERRESTRES.





**FICHE D'ACTIVATION DES PIÈGES PHOTOS  
ET DESCRIPTION DES DES STATIONS D'ÉCHANTILLONNAGE  
COMPARAISON "ZONE AMÉNAGÉE - ZONE NON AMÉNAGÉE"**

Date	Zone	N° P.P.	Coordonnées GPS	Habitat		Env. immédiat	Distance à la cible	Hauteur du P.P.	Orientation du P.P.			Observations
				1	2				Plongé	Droit	C.plongé	

**Codes Habitat (1 = lettre / 2 = chiffre)**

A - Landes/Garrigues (= Terres où ne croissent que certaines plantes sauvages (ajonc, bruyère, genêt, etc.)).

- 1 - Pelouses calcicoles sèches/Steppes (= Grandes plaines incultes, couvertes d'herbe rase en plaques, sur sols calcaires).
- 2 - Maquis/Phrygana (= Végétations d'arbrisseaux touffus).
- 3 - Fruticées (= Formations végétales dans lesquelles dominent les arbustes).
- 4 - Taillis (= Parties d'un bois ou d'une forêt où il n'y a que des arbres de faible dimension).

B - Terres arables (= Terres qui peuvent être labourées ou cultivées).

- 1 - Prairies mésophiles de fauche/Cultures fourragères (= Formations végétales herbacées installées sur des sols relativement fertiles et bien drainés).
- 2 - Cultures (= Terres pour la production de végétaux).
- 3 - Haies/Talus (= Clôtures végétales d'arbres, arbustes, arbrisseaux) ou Bocages (= Paysages formés de prés clos par des haies).
- 4 - Vergers (= Arbres fruitiers) ou Bosquets (= Petits bois).
- 5 - Friches (= Précédemment exploitées, abandonnées par l'Homme et colonisées par une végétation spontanée).

C - Roches

- 1 - Affleurements rocaillieux (= Point où une roche apparaît à fleur de terre).
- 2 - Eboulis (= Amas lentement constitués de matériaux éboulés).
- 3 - Plaques rocheuses/Rochers (= Grandes masses de roches formant une éminence généralement abrupte).
- 4 - Falaises (= Escarpements rocheux créés par le travail des eaux).

D - Zones urbanisées/industrielles

- 1 - Pare-feu (= Réseaux de chemins facilitant la circulation des pompiers, barrière anti-incendie).
- 2 - Clapas/Vestiges historiques/Bâti
- 3 - Décharge

**Env. immédiat** : Coulée, Sentier, Pied d'arbre, Long d'arbre mort, Pierre, Talus, Haies, Culture, Sous-Végétation, Agrainoir, Abreuvoir.



D. PROTOCOLES DE  
TERRAIN POUR  
L'INVENTAIRES DES  
MACRO-ARTHROPODES  
TERRESTRES ET  
VOLANTS.

**PROGRAMME DE RECHERCHE IMPCF 2021-2023**  
**INVENTAIRE PAR PIÉGEAGE MIXTE (PASSIFS ET ACTIFS) DES ARTHROPODES**  
**ET DESCRIPTION DES STATIONS D'ÉCHANTILLONNAGE**  
**COMPARAISON "ZONE AMÉNAGÉE - ZONE NON AMÉNAGÉE"**

N° Session :            Commune :            Zone :            N° Station :

MÉTÉO	T° : Froid Frais Doux Chaud	Couverture nuageuse : <1/4 1/4 - 3/4 >3/4
	Humidité : Rosée Brouillard Pluie fine Pluie forte Neige Temps sec	Vent : Nul Faible Fort ...provenant de :

PIÉGEAGE ACTIF - PASSAGE N° :		Observateurs :			Date :		Heure de début :				Heure de fin :				
N° transect	Coordonnées GPS du transect			Type de piège			Ouverture du milieu			Hauteur de strate				N° ID Prélèvement(s)	Observations
	Départ	Interm.	Arrivé	FP	FF	PJ	Ouvert	½ ouvert	Fermé	< 0.2 m	0.2 à 1m	1 à 8m	> 8m		

Total prélèvements :

MÉTÉO	T° : Froid Frais Doux Chaud	Couverture nuageuse : <1/4 1/4 - 3/4 >3/4
	Humidité : Rosée Brouillard Pluie fine Pluie forte Neige Temps sec	Vent : Nul Faible Fort ...provenant de :

PIÉGEAGE ACTIF - PASSAGE N° :		Observateurs :			Date :		Heure de début :				Heure de fin :				
N° transect	Coordonnées GPS du transect			Type de piège			Ouverture du milieu			Hauteur de strate				N° ID Prélèvement(s)	Observations
	Départ	Interm.	Arrivé	FP	FF	PJ	Ouvert	½ ouvert	Fermé	< 0.2 m	0.2 à 1m	1 à 8m	> 8m		

Total prélèvements :

MÉTÉO	T° : Froid Frais Doux Chaud	Couverture nuageuse : <1/4 1/4 - 3/4 >3/4
	Humidité : Rosée Brouillard Pluie fine Pluie forte Neige Temps sec	Vent : Nul Faible Fort ...provenant de :

PIÉGEAGE ACTIF - PASSAGE N° :		Observateurs :			Date :		Heure de début :				Heure de fin :				
N° transect	Coordonnées GPS du transect			Type de piège			Ouverture du milieu			Hauteur de strate				N° ID Prélèvement(s)	Observations
	Départ	Interm.	Arrivé	FP	FF	PJ	Ouvert	½ ouvert	Fermé	< 0.2 m	0.2 à 1m	1 à 8m	> 8m		

Total prélèvements :

Commune : BSA (Bourg Saint Andéol) / LP (Laçon Provence) / MP (Montpeyroux)

Zone : A (aménagée) / NA (non-aménagée)

Type : Filet Papillons (FP) / Filet Fauchoir (FF) / Parapluie Japonais (PJ) → Indiquer par une croix.

Ouverture du milieu et Hauteur de strate : Décrire globalement la structure de végétation du transect → Compléter chacune des cases par A (< 25%), B (25% - 75%) ou C (> 75%).

N° ID Prélèvement : Type-N°Station-N°Session-N°Passage-Observateur-Date-N°Prélèvement





## Annexe 3. — Listes des investissements professionnels

### a. Communications nationales

#### Support de communication dans un colloque national

10 au 12 mai 2023 | **POSTER** - *Small game's scrubland habitat management: an experimental approach in favour of Mediterranean avian biodiversity?* Colloque du Réseau Écologie des Interactions Durables (REID), Thématique Environnement & Symbioses, Poitiers, France. [sciencesconf.org: reid-2023:464676](https://sciencesconf.org/reid-2023:464676)

08 juin 2023 | **POSTER** - *Small game's scrubland habitat management: an experimental approach in favour of Mediterranean avian biodiversity?* Évènement universitaire PhD Day, Toulouse, France.

### b. Activité d'encadrement

Mars - Août 2021. | **Encadrement de Elodie Balandraud** – Master 2 Ethologie Écologie, Université de Saint Étienne. *Inventaire de l'avifaune en zone Méditerranéenne française : quels sont les effets des aménagements menés par les chasseurs sur la biodiversité ?* 33 p.

Avril - Août 2021. | **Encadrement de Quentin Gaulé** – Titulaire d'un BTS Gestion et Protection de la Nature. CDD Chargé de mission IMPCF, spécialité Ornithologie.

Septembre 2021 - Février 2022. | **Encadrement de Thomas Cruz** – Titulaire d'un BTS Gestion et Protection de la Nature. Volontaire en service civique pour appui technique, *Contribuer à la connaissance et au suivi de la faune sauvage et de la biodiversité.*

Septembre 2021 - Février 2022. | **Encadrement de Rozenn Gouache** – Titulaire d'un Master 2 BEE parcours Dynamique et Conservation de la Biodiversité. Université de Bourgogne. Volontaire en service civique pour appui technique, *Contribuer à la connaissance et au suivi de la faune sauvage et de la biodiversité.*

Janvier 2022 – Avril 2022. | **Encadrement de Alix du Roure** – Master 1 BEE parcours Aménagement des territoires & Télédétection. Université de Toulouse Paul Sabatier III en alternance. *Mise au point d'un indicateur de suivi aux abords des aménagements cynégétiques pour la faune sauvage avec des dispositifs photographiques*, 44 p.

Mars - Juin 2022. | **Encadrement de Pierre Dahler** – Titulaire d'un BTS Gestion et Protection de la Nature. CDD Chargé de mission IMPCF, spécialité Ornithologie.

Mars - Août 2022. | **Encadrement de Mathieu Crétet** – Élève Ingénieur, AgroParisTech Nancy, dominante d'approfondissement en Gestion des milieux naturels. *Mesure des effets des aménagements des milieux réalisés par les gestionnaires de territoires de chasse sur la biodiversité méditerranéenne française : focus sur l'avifaune et les petits mammifères terrestres*, 101 p.

Mars - Aout 2022. | **Encadrement de Frédéric Moreau** – Master 2 BEE parcours Gestion de l'Environnement. Université de Bordeaux. *Inventaire et suivi de la Biodiversité ordinaire et remarquable sur des parcelles aménagées vs. non aménagées par des gestionnaires de territoires de chasse en zone méditerranéenne française . Groupe d'espèces ciblées : Les petits mammifères terrestres et les chiroptères*, 36 p.

Juin 2022 - Mars 2023. | **Co-encadrement de Noémie Sarrion** – Titulaire d'un Master 2 Gestion de l'Environnement parcours GEMAREC. Université de Lorraine. Volontaire en service civique pour appui technique, *Contribuer à la connaissance et au suivi de la faune sauvage et de la biodiversité*.

Juin 2022 - Mars 2023. | **Encadrement de Mathilde Guyot** – Ingénieur Agronome spécialisée dans la gestion de l'environnement et la science des données. Double diplôme AgroParisTech et Université Paris-Saclay, Volontaire en service civique pour appui scientifique et technique, *Contribuer à la connaissance et au suivi de la faune sauvage et de la biodiversité*.

Octobre 2022 - Février 2023. | **Encadrement de Guillaume Aizac** – BTS Gestion et Protection de la Nature en alternance, Lycée agricole de Valrance. *Le monde cynégétique, véritable acteur de nos territoires*, 21 p.

### c. Formations suivies (238 heures)

Janvier 2021. | 15 heures | **MOOC Intégrité scientifique**. Université de Bordeaux, *distanciel*.

Février 2021. | 6 heures | **Formation sur l’outil ZOTERO (initiation et perfectionnement)**. Université Fédérale de Toulouse Midi-Pyrénées - Maison de la Recherche et de la Valorisation, *distanciel*.

Février 2021. | 25 heures | **MOOC Introduction à la statistique R**. Université Paris Saclay et Université Paris IV, *distanciel*.

Avril 2021. | 35 heures | **Stage intensif d’anglais de remise à niveau B1**. Université Fédérale de Toulouse Midi-Pyrénées – Département des Langues UT3, *présentiel*.

Juin 2021. | 21 heures | **Formation professionnelle pour le conditionnement et la traçabilité des prélèvements génétiques**. GREGE, Villandraut (33), *présentiel*.

Juin 2021. | 16 heures | **MOOC Rédiger un article scientifique**. Institut de recherche pour le développement, *distanciel*.

Février 2022. | 5 heures | **Service civique : découvrir son rôle de tuteur**. Centre de ressources départemental à la vie associative, Toulon, *distanciel*.

Février 2022. | 4 heures | **OPEN CLASS : WEB OF SCIENCE ET CHOISIR SA REVUE**. INRAE Toulouse, *distanciel*.

Mars 2022. | 35 heures | **Formation PAPIRUS INRAE**. INRAE Toulouse, *distanciel*.

Janvier 2023. | 21 heures | **Introduction aux modèles mixtes linéaires et non linéaires avec le logiciel R**, ANASTATS, Gujan-Mestras, *présentiel*.

Février 2023. | 2 heures | **Introduction to Kaleidoscope for bat analysis (Beginner)**. Wildlife Acoustics, USA, *distanciel*.

Janvier - Juin 2023. | 42 heures | **Stage de préparation à l’examen du TOEIC**. Université Fédérale de Toulouse Midi-Pyrénées – Département des Langues UT3, *présentiel*.

Mars 2023. | 21 heures | **Utilisation avancée du logiciel R pour les statistiques**. ANASTATS, Gujan-Mestras, *présentiel*.

#### d. Communications orales à destination du monde professionnel

6 septembre 2021. | **Assemblée Générale annuelle de l'IMPCF**, Présentation des travaux de recherches au conseil d'administration et des membres invités, Brignoles, Var, France.

30 juin 2022. | **Commission Technique et Scientifique de l'IMPCF**. Table ronde avec les représentants des Fédérations des chasseurs membres de l'IMPCF. *Présentation des méthodes d'échantillonnage, premiers retours de terrain et analyses statistiques exploratoires*, Montagnac, Gard, France.

15 juin 2023. | **Assemblée Générale annuelle de l'IMPCF**, Présentation des travaux de recherches au conseil d'administration et des membres invités, Brignoles, Var, France.

1<sup>er</sup> juillet 2023. | **Assemblée Générale de l'ACCA de Bourg-Saint-Andéol (Ardèche)**. Objectif, informer les chasseurs. En distanciel.

#### e. Liste des productions écrites à destination du financeur

**Froustey, N.** 2020. Synthèse bibliographique préalable au projet de recherche : « Évaluer et quantifier les effets des aménagements soutenus ou réalisés par les Fédérations des chasseurs en faveur de la petite faune gibier sédentaire de plaine sur la Biodiversité ordinaire et remarquable en zone méditerranéenne française ». Thèse UPS III 2020-2023, FNC-IMPCF-INRAE-GREGE-ANTAGENE, décembre 2020, 30 pages.

**Froustey, N.** 2021. État d'avancement du programme de recherche : Élaboration des protocoles et méthodes pour la campagne d'inventaires 2021. « Évaluer et quantifier les effets des aménagements soutenus ou réalisés par les Fédérations des chasseurs en faveur de la petite faune gibier sédentaire de plaine sur la Biodiversité ordinaire et remarquable en zone méditerranéenne française ». Thèse UPS III 2020-2023, FNC-IMPCF-INRAE-GREGE-ANTAGENE, mai 2021, 74 pages.

**Froustey, N.** 2021. État d'avancement du programme de recherche, Bilan année 2021 : Évaluation de méthodes scientifiques et premiers ressentis de terrain. « Évaluer et quantifier les effets des aménagements soutenus ou réalisés par les Fédérations des chasseurs en faveur de la

petite faune gibier sédentaire de plaine sur la Biodiversité ordinaire et remarquable en zone méditerranéenne française ». Thèse UPS III 2020-2023, FNC-IMPCF-INRAE-GREGE-ANTAGENE, novembre 2021, 91 pages.

**Froustey, N.** 2022. État d'avancement des recherches sur la Biodiversité au 30 juin 2022, convention FNC/IMPCF – BIODIVACTPTG. « Évaluer et quantifier les effets des aménagements soutenus ou réalisés par les Fédérations des chasseurs en faveur de la petite faune gibier sédentaire de plaine sur la Biodiversité ordinaire et remarquable en zone méditerranéenne française ». Thèse UPS III 2020-2023, FNC-IMPCF-INRAE-GREGE-ANTAGENE, juin 2022, 72 pages.

## f. Production audiovisuelle et auditions

**Décembre 2021.** | Court métrage audiovisuel. — « L'IMPCF au service de biodiversité ». Présentation du programme de thèse : axes de recherche, sites d'étude, partenaires et les protocoles d'inventaire. (Durée : 11'14'').

Lien : <http://www.impcf.com/biodiversite.htm>

**Juin 2022.** | Podcasts chez radio Euccllesia sur le thème « Parlons écologie ». Présentation des missions de l'IMPCF, du travail de doctorant et du projet de thèse. Audition de 25'.

## g. Articles en préparation ou en révision pour publication

Rigoudy, N., Dussert, G., Benyoub, A., Besnard, A., Birck, C., Boyer, J., Bollet, B., Bunz, Y., Caussimont, G., Chetouane, E., Carriburu, J.C., Cornette, P., Delestrade, A., De Backer, N., Dispan, L., Le Barh, M., Duhayer, J., Elder, J.F., Fanjul, J.B., Fonderflick, J., Froustey, N., Garel, M., Gaudry, W., Gérard, A., Gimenez, O., Hemery, A., Hemon, A., Jullien, J.M., Knitter, D., Malafosse, I., Margien, M., Ménard, L., Ouvrier, A., Pariset, G., Prunet, V., Rabault, J., Randon, M., Raulet, Y., Régnier, A., Ribière, R., Ricci, J.C., Ruelle, J., Schneylin, Y., Sentilles, J., Siefert, N., Smith, B., Terpereau, G., Touchet, P., Thuiller, W., Uzal, A., Vautrain, V., Vimal, R., Weber, J., Spataro, B., Miele, V., and Chamaille-Jammes, S. 2023. The DeepFaune initiative: a collaborative effort towards the automatic identification of the European fauna in camera-trap images. *European Journal of Wildlife Research*, 69(113), 1-12.

Froustey, N., Guyot, M., Crétet, M., Aulagnier, S., Pelozuelo, L., and Ricci, J.C. 2023. (*under press.*) Impact of small game species habitat management on bird communities in French Mediterranean scrublands.

Froustey, N., Haquart, A., Guyot, M., and Aulagnier, S. 2023. (*submitted.*) Effects of habitat management for small game species on bat activity in three French Mediterranean scrublands.

Froustey, N., Avril, J., and Ricci, J.C. 2023. (*in prep.*) Landscape occupancy strategies in the red-legged partridge during the breeding season in a French Mediterranean area.

## Annexe 4. — Publication scientifique (acceptée)



# The DeepFaune initiative: a collaborative effort towards the automatic identification of European fauna in camera trap images

Noa Rigoudy<sup>1,2</sup> · Gaspard Dussert<sup>2</sup> · Abdelbaki Benyoub<sup>3</sup> · Aurélien Besnard<sup>1</sup> · Carole Birck<sup>4</sup> · Jérôme Boyer<sup>5</sup> · Yoann Bollet<sup>6</sup> · Yoann Bunz<sup>3</sup> · Gérard Caussimont<sup>7</sup> · Elias Chetouane<sup>8,9</sup> · Jules Chiffard Carriburu<sup>10</sup> · Pierre Cornette<sup>11</sup> · Anne Delestrade<sup>12</sup> · Nina De Backer<sup>13</sup> · Lucie Dispan<sup>14</sup> · Maden Le Barh<sup>14</sup> · Jeanne Duhayer<sup>2,10</sup> · Jean-François Elder<sup>15</sup> · Jean-Baptiste Fanjul<sup>6,16</sup> · Jocelyn Fonderflick<sup>17</sup> · Nicolas Froustey<sup>18</sup> · Mathieu Garel<sup>19</sup> · William Gaudry<sup>19</sup> · Agathe Gérard<sup>20</sup> · Olivier Gimenez<sup>1</sup> · Arzhela Hemery<sup>1</sup> · Audrey Hemon<sup>21</sup> · Jean-Michel Jullien<sup>22</sup> · Daniel Knitter<sup>23</sup> · Isabelle Malafosse<sup>17</sup> · Mircea Marginean<sup>24</sup> · Louise Ménard<sup>25</sup> · Alice Ouvrier<sup>26</sup> · Gwennaëlle Pariset<sup>25</sup> · Vincent Prunet<sup>27</sup> · Julien Rabault<sup>28</sup> · Malory Randon<sup>29</sup> · Yann Raulet<sup>30</sup> · Antoine Régnier<sup>11</sup> · Romain Ribière<sup>31</sup> · Jean-Claude Ricci<sup>18</sup> · Sandrine Ruetten<sup>19</sup> · Yann Schneylin<sup>32</sup> · Jérôme Sentilles<sup>33</sup> · Nathalie Siefert<sup>27</sup> · Bethany Smith<sup>34</sup> · Guillaume Terpereau<sup>8,9</sup> · Pierrick Touchet<sup>35</sup> · Wilfried Thuiller<sup>8,9</sup> · Antonio Uzal<sup>34</sup> · Valentin Vautrain<sup>13</sup> · Ruppert Vimal<sup>26</sup> · Julian Weber<sup>23</sup> · Bruno Spataro<sup>2</sup> · Vincent Miele<sup>2</sup> · Simon Chamailé-Jammes<sup>1</sup>

Received: 12 July 2023 / Revised: 26 September 2023 / Accepted: 3 October 2023

© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2023

## Abstract

Camera traps have revolutionized how ecologists monitor wildlife, but their full potential is realized only when the hundreds of thousands of collected images can be readily classified with minimal human intervention. Deep learning classification models have allowed extraordinary progress towards this end, but trained models remain rare and are only now emerging for European fauna. We report on the first milestone of the DeepFaune initiative (<https://www.deepfaune.cnrs.fr>), a large-scale collaboration between more than 50 partners involved in wildlife research, conservation and management in France. We developed a classification model trained to recognize 26 species or higher-level taxa that are common in Europe, with an emphasis on mammals. The classification model achieved 0.97 validation accuracy and often > 0.95 precision and recall for many classes. These performances were generally higher than 0.90 when tested on independent out-of-sample datasets for which we used image redundancy contained in sequences of images. We implemented our model in a software to classify images stored locally on a personal computer, so as to provide a free, user-friendly, and high-performance tool for wildlife practitioners to automatically classify camera trap images. The DeepFaune initiative is an ongoing project, with new partners joining regularly, which allows us to continuously add new species to the classification model.

**Keywords** Camera trap · Classification · Deep learning · Europe · France · Software

## Introduction

Camera traps have revolutionized the way ecologists monitor biodiversity and population abundances (O'Connell et al. 2011; Howe et al. 2017). Camera traps enable to scale-up monitoring efforts dramatically, both in space and time, as they are relatively cheap, easy to deploy, and autonomous tools (Steenweg et al. 2017). The continuous monitoring

capacity they provide also facilitates the detection of rare species. Therefore, and unsurprisingly, it has become common practice to deploy tens to hundreds of camera traps in monitoring programs.

The full potential of camera traps is however only realized when the hundreds of thousands of images, many being empty from spurious detections, can be rapidly classified with minimal human intervention (Chen et al. 2014; Schneider et al. 2018; Wearn et al. 2019; Tuia et al. 2022). Since the beginning, machine learning approaches, and in particular deep learning models, have held the promise to solve this issue. Recent works have confirmed their power:

---

Noa Rigoudy and Gaspard Dussert contributed equally

Extended author information available on the last page of the article

for instance, deep learning models developed by different research teams (Willi et al. 2019; Tabak et al. 2019; Whytock et al. 2021) have obtained  $> 0.90$  recall and precision for a number of mammal species in North American ecosystems, African savannas, and tropical forests. The recurring leading approach, as assessed in recent iWildcam competitions (Beery et al. 2021), consists in two steps: (step 1) detecting animals, humans, and vehicles and filtering out empty images using a robust detection model such as MegaDetector (<https://github.com/microsoft/CameraTraps>; Beery et al. 2019) and (step 2) using a CNN classification model to identify the species in the images when an animal was detected. While MegaDetector is efficient in detecting animals in various environments and geographical regions, there is still a need for tailored CNN classification models dedicated to the species and regions of interest.

The number of image classification models available to ecologists currently remains low and their taxonomic coverage is still limited. So far, most of the image classification models developed on camera trap data have been trained, even when based on millions of pictures, using images collected by a few partners in one or two sites. For example, Norouzzadeh et al. (2018) trained their model on 3.2 million images taken from the Serengeti Snapshot project (Swanson et al. 2015) to identify 48 African mammals, yet all the data was collected from one large study area in the Serengeti National Park as part of the same monitoring project. Although this can lead to highly accurate models when tested on data collected in the same sites or applied to similar systems, such models may fall short from generalizing to other fauna or contexts (Beery et al. 2018). For the European fauna, we believe there is potential in aggregating multiple small datasets from a large number of partners to build sufficiently large training, validation, and test datasets to develop efficient classification models. The pros and cons of a cross-partner image aggregation strategy, and its ability to lead to successful models, have yet to be investigated. Recent initiatives such as Wildlife Insights ([www.wildlifeinsights.org](http://www.wildlifeinsights.org)) or Agouti ([www.agouti.eu](http://www.agouti.eu)), online platforms to manage and classify camera trap images, have embraced this strategy. Naturally, each initiative will have its own terms of participation, which may not be acceptable for certain institutional partners. For example, online platforms require the users to upload their images, and sometimes have non-optional data-sharing policies. This approach may not be suitable for certain institutional partners which have legally bounding contracts on data collection or privacy concerns. Some other initiatives offer user solutions to run models on their own servers or computers (Trapper: <https://trapper-project.readthedocs.io>; Project Zamba: <https://zamba.drivendata.org>; our work).

Developing a classification model is however not only a question of collecting a large amount of data. Many issues

appear when going beyond proof-of-concept and proposing a model that should be of high-enough quality in practice (e.g., data leakage, lack of transferability, shortcut learning, sensitivity to background, out-of-domain predictions, calibration, unbalanced data, and biases for rare species; Desprez et al. 2023). Therefore, we advocate that releases of species-classification models for the ecological community must be accompanied by a reliable performance analysis to help ecologists understand how well the proposed classification model is expected to perform in practical situations (e.g., on new camera trap images).

We report here on the DeepFaune initiative (<https://www.deepfaune.cnrs.fr>). This initiative aims at (1) aggregating camera trap images from many French institutions or research groups to create a collective and large-scale dataset, (2) developing a deep learning-based species classification model, using a clearly explained methodology to circumvent the issues mentioned previously, (3) performing a rigorous performance analysis on out-of-sample datasets to assess how well our model performs on novel images from sites that are not included in the training set, (4) releasing the model to the community as a software component that can be integrated in other tools, and (5) providing a free, open-source, user-friendly, and efficient software for practitioners to run the identification pipeline on self-hosted images with standard personal computers.

## Methods

### Partners and data collection

At the time of writing, the initiative brings together over 50 partners (see the complete list at <https://www.deepfaune.cnrs.fr>) representing institutions managing protected areas, hunting federations, or academic research groups across France. A few partners also joined from other European countries. Partners provided camera trap images or videos, originating from various monitoring projects (e.g., general monitoring of Alpine fauna, monitoring of the burrows of badgers) or opportunistic surveillance (e.g., to assess the presence of wolves). Among these partners, five partners joined the project after initial data collection, providing annotated pictures to use as out-of-sample data for a stringent test of the classification model accuracy (see below).

### Original dataset

We gathered and sorted more than 2 million annotated pictures and 20 thousand annotated videos, after removal of corrupted or other problematic files. These pictures and videos included either one of the animal species originally identified by the partners, a human, and a vehicle or were

empty (less than 1%), i.e., had no animal, human or vehicle visible. In some instances, annotations had been made at a higher taxonomic level than the species level (e.g., bird, rodent). The amount of data provided by each partner varied a lot, ranging from 20 videos to hundreds of thousands of images. Many partners shared data from camera traps set to take a series of images for a single detection event. We thereafter defined these consecutive images as “sequences”, considering that two images taken within 10 s, at the same site, belonged to the same sequence. Finally, as we wanted to train our model to classify camera trap images, we converted videos into images by retaining one frame per second out of the first 4 s of each video.

### Targeting 26 animal species or higher-order taxonomical groups

We restricted our dataset and model to 26 animal species or higher-order taxonomical groups that were common enough and well sampled in our original dataset. Our model was trained on the following 19 species: European badger (*Meles meles*), bear (*Ursus arctos*), cow (*Bos Taurus*), dog (*Canis familiaris*), red fox (*Vulpes vulpes*), common genet (*Genetta genetta*), goat (*Capra sp.*), hedgehog (*Erinaceus europaeus*), ibex (*Capra ibex*, alpine only), lynx (*Lynx lynx*), marmot (*Marmota marmota*), mouflon (*Ovis gmelini*), nutria (*Myocastor coypus*), red deer (*Cervus elaphus*), roe deer (*Capreolus capreolus*), sheep (*Ovis aries*), squirrel (*Sciurus vulgaris*), wild boar (*Sus scrofa*), and wolf (*Canis lupus lupus*), and 7 higher-order taxa: bird, chamois (Alpine, *Rupicapra rupicapra*, and Pyrenean, *Rupicapra pyrenaica*), cat (domestic and wild *Felis catus*), *Equidae sp.*, lagomorph, micromammal, and *Mustelidae sp.*

### Non-technical outline of the deep learning methodology

Our approach relied on the following steps (described in more detail in the “[Training and validation datasets](#)”, “[Training and validation phases](#)”, “[Estimating classification performance on out-of-sample data using sequences](#)” and “[The DeepFaune software](#)” sections): we first used a high-performance detection model to detect the presence of any animal, human, or vehicle in the full-size and annotated images that we collected through our partner network. This model allowed us to crop the annotated images so that they mostly contained the animals that were detected, with only little background remaining. We then used these cropped images to train a Convolutional Neural Network (CNN) classification model. CNN models are complex models that automatically learn the most relevant features within images that optimize a classification task (here the recognition of species or higher-order taxa). To do so, the model first learns the classification task on a training set

composed of annotated images and its performance is then optimized using a new set of images called the validation set. Finally, we tested whether the trained CNN model’s performance was maintained when it was used to classify images that were quite different from those used for training and validation. These novel images are commonly called “out-of-sample” and allow for the robust assessment of model performance on new datasets. Along the modeling process, we paid attention to common biases and pitfalls that are common when dealing with ecological datasets and followed technical tips to deal with such issues (Desprez et al. 2023).

### Training and validation datasets

#### Avoiding shortcut learning

We prepared the training and validation datasets using MegaDetectorV5, developed by Beery et al. (2019) (model v5a), on our original dataset to filter out empty images and images containing humans and/or vehicles. MegaDetector v5a is based on the image detection model YOLOv5 (Redmon et al. 2016) and allowed us to produce one cropped image per animal that was detected (there were potentially multiple individuals in a given image). We retained cropped images that had a confidence score higher than 0.8 to decrease the risk of false detection. Since the images in the original dataset were annotated, it was possible to annotate any cropped image in the training and validation datasets using the annotation of its parent image. For instance, if MegaDetectorV5 detected two animals in an image originally annotated as “wild boar”, we considered that the two resulting cropped images contained a wild boar to train the model. After this step, we remained with a dataset of 787,575 cropped animal images.

In addition to often having images taken in dozens of different settings thanks to the numerous contributors, for most species, the “cropping” step described above also enabled us to avoid shortcut learning (Geirhos et al. 2020) as we trained and validated our CNN classification model on annotated images for which the background had been mostly removed.

#### Avoiding data leakage

CNN models require independent training and validation datasets to learn successfully (Kapoor and Narayanan 2022), and as commonly done, we split the whole image dataset into a training dataset containing 90% of the images, and a validation dataset containing the remaining 10%. One issue that could arise during this split is that pictures collected within the same sequence are used in both the training and validation datasets, which would threaten their independence (Desprez et al. 2023). As our original dataset contained pictures and videos collected with many different camera trap

models, there was no consistency in how the date and time stamps were stored. We thus chose to identify sequences through image filenames instead. We used a heuristic based on text mining in the R package *stringdist* (van der Loo 2014) to compare filenames to each other. We considered that two files were not independent if their filenames were too similar, i.e., if their similarity was above 0.9. This conservative threshold ensured that no image, from the same sequence or video, was present both in the training and the validation datasets.

### Dealing with class imbalance

Class imbalance may occur when the number of images differs between classes, and it is known to affect both training and validation (Johnson and Khoshgoftaar 2019). Here, we propose a novel approach that combines downsampling and upsampling during the training and validation phases. At each epoch of the training phase, we downsampled the class which was overrepresented down to a multiple of the rarest class. We chose to have a ratio of 5 between the number of images of the most common class and the number of images of the rarest class. This was estimated for every epoch, such that every image is seen by the model if we fit the model for enough epochs. As a consequence, images of the rarest classes were used in many epochs and can thus be considered upsampled whereas those of the most common classes are downsampled. This way, the optimization problem was different at every epoch, but more balanced. We considered that the stochasticity induced by the sampling process at each epoch had a positive impact on the model fit procedure and we observed a continuous reduction in model loss through epochs. We used the same idea to handle imbalance during validation. This enabled us to compute what we called a balanced validation accuracy.

### Training and validation phases

We used transfer learning starting from a ConvNext-Base model (Liu et al. 2022) that was pre-trained on Imagenet 22 K, with a resolution of  $224 \times 224$ , using PyTorch. We performed image augmentation using the *imgaug* Python library (<https://github.com/aleju/imgaug>) during the training phase. Each image in each batch was modified with a random set of transformations such as horizontal flip, affine transformations, gray scale transformation, blurring, brightness, or contrast changes. We used the softmax output as a prediction score. We used the SGD optimizer with a learning rate of  $4e-4$ . We then estimated the model for a maximum of 100 epochs, monitored the overall balanced validation accuracy, and stopped the estimation when it did not increase with a patience of 10 epochs.

For each processed image, the model computed a prediction score for each class (these scores sum to 1). The prediction score expresses the certainty on the attribution of the image to a given class. In the following, we considered as a prediction the class that maximized these scores. To estimate the quality of the model, we computed global accuracy (i.e., the probability that a prediction is correct), precision (i.e., the probability that an image classified as showing species  $i$  actually has species  $i$  present), and recall (the true positive rate, i.e., the probability that an image having species  $i$  present is actually classified as showing species  $i$ ).

### Estimating classification performance on out-of-sample data using sequences

#### Building an out-of-sample dataset

We investigated the ability of the pipeline (i.e., the detection model followed by the classification model) to perform an accurate identification of species in an out-of-sample dataset, i.e., on images taken in contexts that have never been seen during the training stage (Schneider et al. 2020). Our out-of-sample dataset originated from five partners plus a public dataset from the Peneda-Gerês National Park in Portugal (Zuleger et al. 2023). We explored the classification accuracy of the CNN-based classification step after using MegaDetector V5 (model v5a) to retrieve cropped images around animals using a threshold of 0.8. The final out-of-sample contained 213,059 cropped animal images of 23 of the 26 species or higher taxonomic groups on which the Deepfaune pipeline focuses (lynx, hedgehog, and nutria were lacking).

#### Using sequence information to enhance prediction

We predicted the species present at the level of the sequence and not at the level of the individual image. We remained with an out-of-sample dataset of 36,033 sequences. We chose to predict on the sequence level for two reasons: camera traps are now often set to take images in bursts, and animals commonly stay several seconds near the camera, triggering it multiple times in a row. To do so, we extracted the date and time of each image of the out-of-sample dataset using the EXIF information. We obtained the prediction score at the sequence level by first computing the prediction score for each image of the sequence that was not predicted as empty. We then summed these scores and considered that the class with the highest total prediction score was the predicted class for the sequence. Images that were not in a sequence were classified using their own prediction score. Sequences with a score lower than 0.5 were considered as “undefined”.

## The DeepFaune software

We found that MegaDetectorV5 created a bottleneck in terms of speed when used on a CPU (about 2 to 3 s per image in our experiments on various personal computers) due to its high image resolution (1280) and large model size based on YOLOv5x (<https://github.com/ultralytics/yolov5>). We therefore developed a much faster alternative using YOLOv8s (<https://github.com/ultralytics/ultralytics>), which is a high-performance medium-sized detection model with a resolution of 640. We trained the YOLOv8s-based detector using the cropping information given by MegaDetectorV5 in images previously used in this study (to limit the computing needs, we took a subset of our full dataset). We obtained a detection performance that is generally similar to the one of MegaDetectorV5, but at a much higher speed (see Online Resource 1 Table S.1). We then implemented this alternative detector (which needs only about 0.3 s per image) and our CNN classifier inside a free, user-friendly, and independent software. The detector automatically crops the image around the animal if one is detected, so users can upload their full-size images, stored locally and directly in the software, and classify these images either as empty, human, vehicle, or one of the 26 animal classes on which the CNN classifier was trained. Users can decide on a threshold on the prediction score below which the images will not be classified and will be set aside in a “undefined” class for visual inspection. The software only requires the installation of Python v3 and its PyTorch module. To overcome the common difficulties associated with the installation of Python libraries on Windows operating systems, we created a standalone and ready-to-use .exe program for these systems. The software processing time depends on the machine’s CPU and is linear with the number of images to be processed. In our experiments, it processed 1000 images in 2 min with an Intel Octa-Core i7-10,700 CPU. Its memory footprint is also small (around 2 GB) as images are loaded on the fly in small batches. Consequently, there is no memory limit with respect to the number of images to treat in one run. The software is available on the project’s website: <https://www.deepfaune.cnrs.fr>.

## Results

### Performance of the classification model on the validation dataset

We obtained an overall balanced validation accuracy of 97.3%. Recall and precision were > 0.9 for most classes (Table 1) and notably above 0.95 for many classes for which the number of training images was high (e.g., cow

or wild boar). Interestingly, we obtained high performance scores for lynx regardless of the small training sample size (806 images) for this species. This may be due to its characteristic coat color and spotted pattern which facilitates recognition and classification.

We did not observe many identification mismatches between the different ungulate species (Online Resource 1, Fig. S.1). For instance, performance for red deer and roe deer was excellent, despite some objective visual similarities. Precision for mouflon was not great (0.72), but this was because of the imbalance in the validation set: since there was at least twice as many chamois or sheep as mouflon images, having only a few of the chamois and sheep misclassified as mouflon was enough to lead to a low precision for mouflon. The same reason explained the low precision for goat (0.83). Surprisingly, we obtained a moderate performance for ibex: indeed, mismatches appeared on images where ibex’s distinctive horns were not visible on the images. Finally, we observed a lower-than-desired precision for wolf. This was due to some confusion between wolf and fox and dog, mostly on night images in which species identification was intrinsically challenging. Again, this precision is also driven by the aforementioned imbalance in the validation set.

### Performance of the classification model on the out-of-sample dataset

The classification model achieved an overall accuracy of 93.6% on individual images and 96.7% on the out-of-sample dataset when predicting at the level of image sequences. Class-specific results were also generally significantly better when identification was done at the sequence level (Table 2). For instance, the recall for roe deer increased from 0.92 to 0.96 using sequences. This suggested that fine-grained species identification was facilitated by having different views of the same moving animal (see an example in Fig. 1). The performance using sequences is overall close to those obtained on the validation dataset (without sequences).

High performance was achieved for large ungulates, with precision and recall being about 0.95 for red deer, roe deer, chamois, and wild boar (Table 2), with the exception of ibex and mouflon for which the model made some confusion with other species (e.g., goat). There remained some mismatches between classes (Online Resource 1 Fig. S.2); for instance, 155 sequences of roe deer were classified as red deer. Performance remained excellent for smaller animals, including marmots, lagomorphs, micromammals, and birds. As in the validation dataset, inspection of the confusions revealed that they mostly occurred in night-time images or when the animal was partially visible (see examples in Fig. 2).

**Table 1** Performance metrics of the classification model computed on the validation dataset

Class	<i>N</i> Training	<i>N</i> Validation	Precision	Recall
Badger ( <i>Meles meles</i> )	9263	1227	0.96	0.98
Bear ( <i>Ursus arctos</i> )	6672	1362	0.91	0.98
Bird	26,575	4069	0.99	0.99
Cat (wild and domestic <i>Felis catus</i> )	5013	926	0.90	0.94
Chamois ( <i>Rupicapra rupicapra/pyrenaica</i> )	113,527	14,465	0.99	0.96
Common genet ( <i>Genetta genetta</i> )	340	52	0.89	0.92
Cow ( <i>Bos Taurus</i> )	44,773	7241	0.99	1.00
Dog ( <i>Canis familiaris</i> )	9413	1202	0.94	0.93
<i>Equidae sp.</i>	1211	80	0.91	0.99
Goat ( <i>Capra sp.</i> )	3459	235	0.83	0.93
Hedgehog ( <i>Erinaceus europaeus</i> )	231	2	0.50	1.00
Ibex ( <i>Capra ibex</i> )	6168	756	0.83	0.97
Lagomorph	4655	764	0.94	0.96
Lynx ( <i>Lynx lynx</i> )	806	89	0.95	1.00
Marmot ( <i>Marmota marmota</i> )	1934	228	0.95	0.98
Micromammal	3265	444	0.99	1.00
Mouflon ( <i>Ovis gmelini</i> )	967	72	0.60	0.96
<i>Mustelidae sp.</i>	4515	619	0.87	0.95
Nutria ( <i>Myocastor coypus</i> )	382	63	0.94	0.97
Red deer ( <i>Cervus elaphus</i> )	130,753	11,468	0.96	0.96
Red fox ( <i>Vulpes vulpes</i> )	47,064	4558	0.98	0.95
Roe deer ( <i>Capreolus capreolus</i> )	81,923	8167	0.95	0.95
Sheep ( <i>Ovis aries</i> )	113,691	15,566	1.00	0.99
Squirrel ( <i>Sciurus vulgaris</i> )	4771	576	0.94	0.98
Wild boar ( <i>Sus scrofa</i> )	70,616	13,300	0.98	0.99
Wolf ( <i>Canis lupus lupus</i> )	7096	959	0.87	0.96

*N* Training and *N* Validation refer to the number of images of a given class within the training and validation datasets, respectively

### Thresholding prediction scores to balance error rate vs. increased manual labeling effort

Most of the prediction errors are associated with a moderate to low or very low score (see Fig. 2 for example). To improve the likelihood that species are correctly predicted by the classification model, one can therefore consider as correct only predictions that have a score above a certain threshold and change the predictions that have a lower score to an “undefined” class. Images with predictions being “undefined” would have to be inspected manually to be correctly labeled. As the score for threshold predictions is increased, the number of errors is reduced, but the number of images to be annotated manually increases. Figure 3 shows how these numbers vary with the score threshold for the classification model presented in this work. In the DeepFaune software, we use a score threshold of 0.8 by default, leading to an error rate of less than 1% on the out-of-sample dataset, at the cost of having to manually annotate approximately 30% of the images. This score threshold can be modified by the user.

### Discussion

The DeepFaune initiative represents a successful multi-partner collaboration to build a large-scale camera trap image dataset and develop a machine learning model, fully tested and evaluated, readily available to automatically classify camera trap images collected in Europe. Our current model allows for predicting the presence of 26 different species or higher order taxa in camera trap images, with an emphasis on mammals. Although we did use the standard approach of transfer learning, we implemented a combination of heuristics to deal with class imbalance and the independence of training and validation datasets that could be useful to others. Ultimately, our species classification model performed extremely well on the validation dataset and provided robust results on out-of-sample data. Additionally, we built a graphical user interface (GUI) that is freely available online (<https://www.deepfaune.cnrs.fr>) so that practitioners can easily run the model locally on a personal computer and automatically sort their images

**Table 2** Performance metrics of the classification model computed on out-of-sample data, when predicting at the level of individual images or image sequences. Model performance at the image level is expected to be lower than at the sequence level as people who annotated the images had the complete 3-image sequences available and could use previous or subsequent images to clarify uncertainties. Images and sequences that had a prediction score lower than 0.5 were not considered and classified as “undefined” (4.07% and 5.59% of the images and sequences, respectively)

Class	Recall at the sequence (image) level	Precision at the sequence (image) level
Badger ( <i>Meles meles</i> )	0.99 (0.97)	0.98 (0.92)
Bear ( <i>Ursus arctos</i> )	0.98 (0.96)	0.70 (0.46)
Bird	0.99 (0.98)	0.99 (0.99)
Cat (domestic and wild <i>Felis catus</i> )	0.96 (0.93)	0.88 (0.83)
Chamois ( <i>Rupicapra rupicapra/pyrenaica</i> )	0.94 (0.93)	0.95 (0.85)
Common genet ( <i>Genetta genetta</i> )	0.91 (0.92)	1.00 (0.99)
Cow ( <i>Bos Taurus</i> )	0.95 (0.88)	0.99 (0.98)
Dog ( <i>Canis familiaris</i> )	0.93 (0.86)	0.89 (0.68)
Equidae sp.	0.95 (0.90)	0.98 (0.96)
Goat ( <i>Capra sp.</i> )	0.73 (0.64)	0.83 (0.39)
Ibex ( <i>Capra ibex</i> )	0.83 (0.77)	0.45 (0.22)
Lagomorph	0.98 (0.96)	0.99 (0.97)
Marmot ( <i>Marmota marmota</i> )	0.99 (0.98)	1.00 (0.98)
Micromammal	0.96 (0.92)	1.00 (0.98)
Mouflon ( <i>Ovis gmelini</i> )	0.91 (0.89)	0.92 (0.66)
Mustelidae sp.	0.97 (0.96)	0.94 (0.88)
Red deer ( <i>Cervus elaphus</i> )	0.98 (0.96)	0.95 (0.94)
Red fox ( <i>Vulpes vulpes</i> )	0.97 (0.94)	0.99 (0.99)
Roe deer ( <i>Capreolus capreolus</i> )	0.96 (0.92)	0.97 (0.95)
Sheep ( <i>Ovis aries</i> )	0.99 (0.98)	0.94 (0.80)
Squirrel ( <i>Sciurus vulgaris</i> )	0.67 (0.43)	0.75 (0.34)
Wild boar ( <i>Sus scrofa</i> )	0.99 (0.97)	0.98 (0.96)
Wolf ( <i>Canis lupus lupus</i> )	0.95 (0.96)	0.69 (0.58)

or videos based on model predictions. The model is also available as a software component to be integrated in other tools, in particular in online platforms for the management of camera trap images, such as Agouti ([www.agouti.eu](http://www.agouti.eu)), in which the Deepfaune classification model can already be used.

### Model performance and relevance for ecological studies

There are currently few species-recognition models available for the European fauna, and our results could therefore be used to benchmark future studies. The quality of our model appears very good, even by deep learning classification standards, and compares favorably with results from similar exercises conducted on fauna from other continents.

For instance, overall accuracies of 0.97, 0.78, and 0.94 on validation datasets were respectively reported in studies on North American fauna (Tabak et al. 2019), Central African fauna (Whytock et al. 2021), and East African fauna (Norouzzadeh et al. 2018). Our model also performs better than those reported by Carl et al. (2020) and Simões et al. (2023) (0.71 accuracy and 0.74 mAP, respectively), which are the rare published models focused on European fauna and for which performance metrics are available. We note however that these performance metrics were computed on different datasets than ours, so that direct comparison between performance values across studies should be interpreted with caution.

We managed to obtain good results with a moderately sized dataset (by deep learning standards), by overcoming a number of obstacles. Firstly, the large imbalance (e.g., two orders of magnitude more images of chamois than ibex) would have biased the classification towards the most common species. We therefore implemented an original approach combining downsampling and upsampling techniques that successfully prevented the emergence of a relationship between identification performance and the number of images per class. Secondly, deep learning models are known to be able to learn “shortcuts” (Geirhos et al. 2020) and can misclassify images due to spurious similarities (e.g., similar image backgrounds). In our context, this would correspond to learning contextual elements (e.g., snow and vegetation structure) that would be associated with the species, rather than learning to recognize the species itself. To avoid this potential issue, we chose to classify cropped images and not full-size images (as opposed to Whytock et al. 2021), with an additional procedure of image augmentation.

Overall, class-specific recall and precision are high enough for the model to be useful for many specific studies, some of which we highlight now: (1) automated monitoring of large ungulates, a guild of important management interest in Europe. Ungulates are indeed generally very well classified by the model, with recall and precision values above 0.9 for most species (as explained in the “Results” section, performance for ibex and mouflon are low, but will likely improve as new pictures are continuously added in the database). These results suggest that our model could be a useful tool to facilitate studies investigating the effects of management practices on locally abundant ungulates (e.g., can wild boar population dynamics be controlled by hunting?) or the dynamics of prey under predation (e.g., do roe deer populations decrease as wolves return?); (2) monitoring large mammalian communities. Although model accuracy levels were generally lower for classes other than ungulates, the model’s performance and taxonomic coverage suggest that it could be useful to automatically sort out hundreds of thousands of pictures for a range of taxonomic groups. This could prove especially



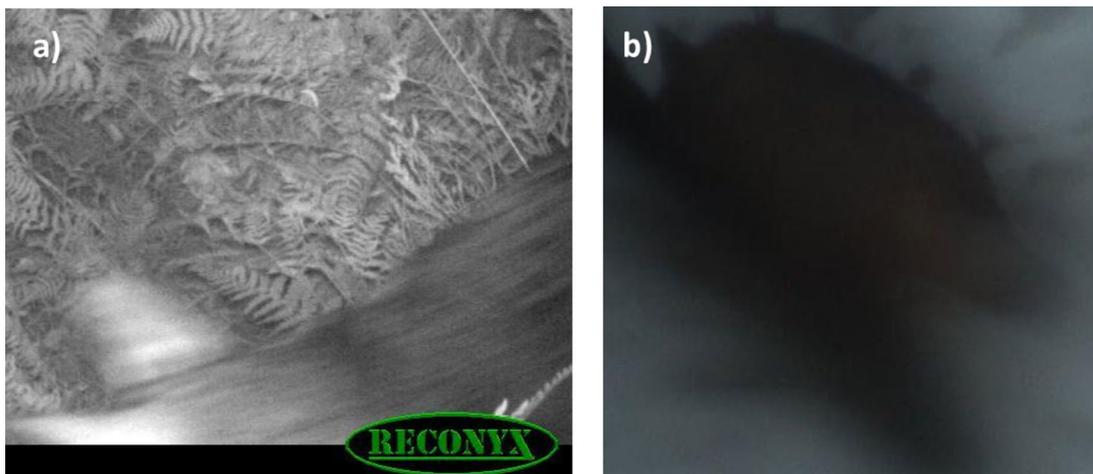
**Fig. 1** Using sequences decreases the false positive rate in classification predictions. A sequence of three images of a chamois, taken over a 3-s interval (and cropped by MegaDetectorV5). The two first images (**a**, **b**) are predicted as chamois (with scores 0.91 and 0.96).

The third image (**c**) is misclassified as a mouflon with a lower score (0.81), but the score at the sequence-level is highest for chamois. The three images are therefore predicted to show a chamois by the Deep-Faune pipeline

useful in studies looking at the impact of anthropization on large mammal communities for example. A human intervention would still be required to manually verify the pictures for which prediction scores are low or to identify the species present in images where the model classifies at a higher taxonomic level (e.g., *Mustelidae sp.*), but this effort should be dramatically reduced when using our model; (3) quantifying human disturbance levels, as our pipeline is able to distinguish images containing humans, vehicles, and/or domestic animals such as cattle (sheep, cow) and dogs. The current model performances should therefore enable us to build reliable metrics estimating human activities along wide gradients.

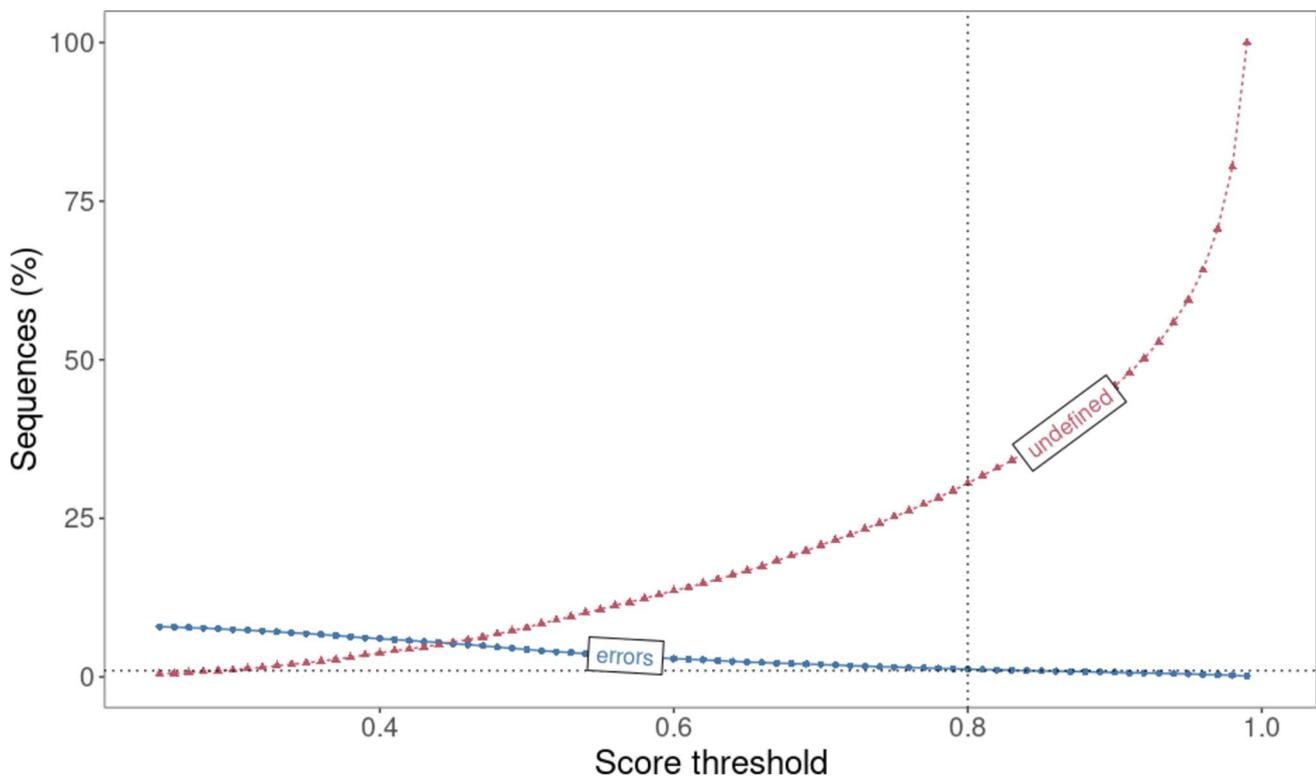
Importantly, the general high quality of the model results was conserved when applied to out-of-sample datasets. It is

a common error to take model results on validation datasets at face value and assume similar accuracies will be observed in new applications. Previous studies (Whytock et al. 2021) have shown that this is not the case and observed dramatic declines in accuracy when tested on out-of-sample datasets, to the point where the usefulness of the model could sometimes be called into question. Our out-of-sample tests, based on heterogeneous images from new and unseen locations, suggest that our model performances are robust to new applications. Additionally, these out-of-sample tests were designed to test the applicability of our model to real-world scenarios. It revealed that using the average prediction score over temporally-close pictures (i.e., sequence) can improve classification results if classification at the sequence-level is sufficient. Our results also show that the common approach



**Fig. 2** Examples of images in which a wolf is not correctly identified, possibly due to poor image quality. A wolf was classified as a roe deer, with a low prediction score of 0.51 in a sequence with only

one non-empty image (**a**), and as a fox with a moderate score of 0.82 in a sequence of 1 image (**b**). Both images were cropped by MegaDetectorV5



**Fig. 3** Effect of increasing the prediction score threshold value on the percentage of image sequences that are wrongly classified (“errors”; in blue squares) or classified as “undefined” (red triangles). The anal-

ysis is conducted on the out-of-sample dataset. The vertical dotted line is at 0.8, the default score threshold value used in the DeepFaune software. The horizontal dotted line indicates 1% of the sequences

of field practitioners to set up camera traps to take several images at each trigger can be leveraged when using classification models. Our work also highlights that the reported performance of a classification model trained without sequence information is likely an under-estimation of the performance it could achieve at the sequence-level. Whether there are better ways to aggregate image-level scores into sequence-level scores remains to be studied. We also note that sequence or temporal information could be directly integrated into the training step, as done in context CNN models (Beery et al. 2020; Tuia et al. 2022), but we could not use this approach here as many partners who provided images for training the models provided batches of images that did not come from the same sequences.

### Lessons learned from a successful multi-partner initiative

One of the main strengths of the DeepFaune initiative lies in the creation of a nation-wide network among key actors in French and European biodiversity research, conservation, and management. Under the lead of an academic research group originating from two distinct laboratories, over 50 partners have shared camera trap pictures and videos allowing to build what is likely to be one of the largest databases

of camera trap medias in France, in both, number of files (more than 2 million annotated pictures and 20 thousand annotated videos) and location heterogeneity (e.g., mountains, wetlands).

This success should not hide the technical challenges of working with such a large number of actors. Building the original database clearly revealed the intricacies of dealing with multiple, high-volume data transfers as well as with the strong heterogeneity in data acquisition and organization among the partners. The devil is in the details, and harmonizing directory, file and species names were all very time-consuming tasks that had to be dealt with by combining automatic and manual interventions. Partner-specific data management appears as one of the strongest barriers to creating efficient large-scale datasets that do not depend on a single monitoring program (as opposed to the Serengeti Snapshot (Swanson et al. 2015) dataset for instance). Interestingly, however, some of our individual partners were members of the same institution but worked in different sites. For example, we received data from several national parks that all belonged to the same institution (Parc Nationaux de France). Similarly, several teams from the Office Français de la Biodiversité shared data, all having different formats. In such cases, it would seem beneficial for the

master institution to provide detailed data management guidelines that would allow standardized data management internally. In this context, centralized data management platforms that enforce data standardization, developed either within institutions or at national or international levels, might facilitate future studies.

Having numerous and diverse partners is key however to ground our work in the reality of end-users, as the DeepFaune initiative was originally conceived to develop a free and easy-to-access tool of sufficient quality for field practitioners. Beyond the data collection stage, regular communication between the leading academic team and the partners was critical to identify key expectations and potential difficulties in appropriation. Expectations shared by all partners were that the machine learning approach should be easy to implement and run on a standard personal computer. This is a long-standing issue regarding deep learning models, as even when training is not required and only predictions are expected, the installation of libraries necessary for computation (e.g., Tensorflow and PyTorch) can be difficult. Uploading pictures on an online platform running its own servers naturally solves this issue. We however found that many partners were reluctant to follow this approach either because of the need to upload gigabytes of images online or because the data-sharing policies were too stringent. We thus decided to implement our approach in a freely available, cross-platform (Windows, macOS, Linux), Python-based software whose developments can be followed at <https://www.deepfaune.cnrs.fr>. These developments also include regularly adding new taxa to the list of species that can be identified (e.g., training to add fallow deer is underway). In general, we feel that the diversity of users and their needs will prevent finding a one-size-fits-all solution and will allow for numerous initiatives, cloud- or desktop-based, to co-exist.

Expectations of our partners differed regarding the classification model and how to use its prediction to sort out images. What makes an “optimal” sorting strategy might in fact vary between partners. Some partners are interested in minimizing false negatives over false positives. This can be the case when studying sensitive species, such as wolves, as positive classifications will be verified manually in any case. For other studies, the balance between false positives and false negatives matters less. This is generally the case in occupancy modeling studies of common species (Gimenez et al. 2022). We also foresee that, in a near future, prediction scores will be directly used in the inference process allowing the uncertainty of the classification to be propagated into the estimation of any metric of interest. Irrespective of whether this will be successful or not, in response to this diversity of needs, we decided to let the users decide on a threshold on the prediction score below which the images will not be classified and requires manual inspection. We believe that

this approach gives an important level of flexibility and that users will be able to learn what threshold works best for them by trial-and-error.

## Conclusion

In conclusion, our work provides a rather successful classification model of the European fauna in camera trap images, which can be easily used by practitioners through the DeepFaune software on self-hosted images using a standard personal computer. Such an approach contrasts with some recent developments that favor cloud-computing. Our work however remains a work-in-progress and feedback on the use of the model and the associated software, as well as annotations of images for which the model failed, should allow us to improve the model’s performances and increase the number of taxa that are recognized in the near future.

**Supplementary Information** The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01742-7>.

**Acknowledgements** This work was performed using the computing facilities of the CC LBBE/PRABI. This work has benefited from discussions initiated within meetings of the GDR “Ecologie Statistique” of the CNRS. V. Miele would like to thank the LECA laboratory for having hosted him in Chambéry and L. Humblot for insightful discussions about the software. Also, for many partners, field technicians and students contributed largely to data collection, and they are acknowledged for their critical work. Some partners could not share images at the time of our study but actively participated in the discussions around future model developments: PNR des Ardennes, PNR de Chartreuse, PNR du Haut-Languedoc, PNR du Haut Jura, PNR du massif des Bauges, PNR de Préalpes d’Azur, PN de la Vanoise, and PN des Calanques, FNC.

**Author contribution** N. Rigoudy and S. Chamailé-Jammes initiated the project and the collaborative network. V. Miele developed the models and the graphical-user-interface with G. Dussert. G. Dussert performed all the experiments to validate the models’ performance. B. Spataro supervised the use of the CC LBBE/PRABI computing servers for storage and computation. All five make up the DeepFaune team and all contributed to organize the data collection, clean-up and management. E. Chetouane and J. Rabault contributed significantly to the model and software development. Other authors contributed data on their behalf or on behalf of their institutions.

**Funding** The DeepFaune team is funded by the CNRS, the University Lyon 1, the “Ecole Normale Supérieure de Lyon” and the “Programme National de Recherche en Intelligence Artificielle”. The CNRS provided additional financial support through its “Mission pour les Initiatives Transverses et Interdisciplinaires”. The following funders supported data collection through various programs (supported partners in parenthesis): Région Auvergne-Rhône-Alpes (FDC Drôme, Ain, Jura; CREA; PNR Baronnies Provençales), Région Sud-PACA (NR Baronnies Provençales), Réseau de Transport d’Electricité (CEFE), Fédération Nationale des Chasseurs (FDC Ain, Jura, Office Français de la Biodiversité (through the Ecocontribution, FDC Ain, Jura)), Conseils Départementaux de l’Ain et du Jura (FDC Ain, Jura), Fonds européens FEDER/POIA (CREA), Département de la Haute Savoie (CREA), Département de la Drôme (PNR Baronnies Provençales), Département des Hautes-Alpes (PNR Baronnies Provençales), Communauté de

Communes Vallée de Chamonix (CREA), DREAL Bourgogne-Franche-Comté (FDC Jura), DREAL Auvergne-Rhône-Alpes (FDC Ain), DREAL Normandie (PNR Perche), DREAL Centre-Val-de-Loire (PNR Perche), DREAL Occitanie (UMR GEODE), Fondation François Sommer (UMR GEODE), Fédération Départementale des Chasseurs de la Marne (CERFE), Réseau SNCF (CERFE), Autoroutes SANEF (CERFE), Nottingham Trent University, and Fauna & Flora International (B. Smith & A. Uzal & M. Marginean). Programme National de Recherche en Intelligence Artificielle.

**Availability of data and materials** The pictures used in this study are available upon request to each partner. The DeepFaune software code and the model parameters are freely available at <https://www.deepfaune.cnrs.fr>. The code is released under the CeCILL license. The model parameters are protected by the CC BY-NC-SA 4.0 license (Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International).

## Declarations

**Competing interests** The authors declare that they have no financial nor intellectual conflicts of interest with the content of this article.

## References

- Beery S, van Horn G, Perona P (2018) Recognition in terra incognita. arXiv preprint. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1807.04975>
- Beery S, Morris D, Yang S (2019) Efficient pipeline for camera trap image review. arXiv preprint. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1907.06772>
- Beery S, Wu G, Rathod V et al (2020) Context R-CNN: long term temporal context for per-camera object detection. Proc IEEE Comput Soc Conf Comput Vis Pattern Recognit 13075–13085
- Beery S, Agarwal A, Cole E, Birodkar V (2021) The iWildCam 2021 competition dataset. arXiv preprint. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2105.03494>
- Carl C, Schönfeld F, Profft I et al (2020) Automated detection of European wild mammal species in camera trap images with an existing and pre-trained computer vision model. Eur J Wildl Res 66:62. <https://doi.org/10.1007/s10344-020-01404-y>
- Chen G, Han TX, He Z et al (2014) Deep convolutional neural network based species recognition for wild animal monitoring. In: 2014 IEEE Int Conf Image Process (ICIP) 858–862
- Desprez M, Miele V, Gimenez O (2023) Nine tips for ecologists using machine learning. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2305.10472>
- Geirhos R, Jacobsen J-H, Michaelis C et al (2020) Shortcut learning in deep neural networks. Nat Mach Intell 2:665–673. <https://doi.org/10.1038/s42256-020-00257-z>
- Gimenez O, Kervellec M, Fanjul J-B et al (2022) Trade-off between deep learning for species identification and inference about predator-prey co-occurrence. Computo. <https://doi.org/10.57750/yfm2-5f45>
- Howe EJ, Buckland ST, Després-Einspinner M-L, Kühl HS (2017) Distance sampling with camera traps. Methods Ecol Evol 8:1558–1565. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12790>
- Johnson JM, Khoshgftaar TM (2019) Survey on deep learning with class imbalance. J Big Data 6:27. <https://doi.org/10.1186/s40537-019-0192-5>
- Kapoor S, Narayanan A (2022) Leakage and the reproducibility crisis in ML-based science. arXiv preprint. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2207.07048>
- Liu Z, Mao H, Wu CY, Feichtenhofer C, Darrell T, Xie S (2022) A ConvNet for the 2020s. Proceedings IEEE/CVF Conf Comput Vis Pattern Recognit (CVPR) 11976–11986
- Norouzzadeh MS, Nguyen A, Kosmala M et al (2018) Automatically identifying, counting, and describing wild animals in camera-trap images with deep learning. Proc Natl Acad Sci USA 115:E5716–E5725. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719367115>
- O’Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (eds) (2011) Camera traps in animal ecology. Springer Japan, Tokyo
- Redmon J, Divvala S, Girshick R, Farhadi A (2016) You only look once: unified, real-time object detection. arXiv preprint. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1506.02640>
- Schneider S, Greenberg S, Taylor GW, Kremer SC (2020) Three critical factors affecting automated image species recognition performance for camera traps. Ecol Evol 10:3503–3517. <https://doi.org/10.1002/ece3.6147>
- Schneider S, Taylor GW, Kremer SC (2018) Deep learning object detection methods for ecological camera trap data. arXiv preprint. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1803.10842>
- Simões F, Bouveyron C, Precioso F (2023) DeepWILD: wildlife identification, localisation and estimation on camera-trap videos using deep learning. Eco Inform 75:102095. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102095>
- Steenweg R, Hebblewhite M, Kays R et al (2017) Scaling-up camera traps: monitoring the planet’s biodiversity with networks of remote sensors. Front Ecol Environ 15:26–34. <https://doi.org/10.1002/fee.1448>
- Swanson A, Kosmala M, Lintott C et al (2015) Snapshot Serengeti, high-frequency annotated camera trap images of 40 mammalian species in an African savanna. Sci Data 2:150026. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.26>
- Tabak MA, Norouzzadeh MS, Wolfson DW et al (2019) Machine learning to classify animal species in camera trap images: applications in ecology. Methods Ecol Evol 10:585–590. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13120>
- Tuia D, Kellenberger B, Beery S et al (2022) Perspectives in machine learning for wildlife conservation. Nat Commun 13:792. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-27980-y>
- van der Loo MPJ (2014) The stringdist package for approximate string matching. The R Journal 6:111–112
- Wearn OR, Freeman R, Jacoby DMP (2019) Responsible AI for conservation. Nat Mach Intell 1:72–73. <https://doi.org/10.1038/s42256-019-0022-7>
- Whytock RC, Świeżewski J, Zwerts JA et al (2021) Robust ecological analysis of camera trap data labelled by a machine learning model. Methods Ecol Evol 2041–210X:13576. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13576>
- Willi M, Pitman RT, Cardoso AW et al (2019) Identifying animal species in camera trap images using deep learning and citizen science. Methods Ecol Evol 10:80–91. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13099>
- Zuleger AM, Perino A, Wolf F, Wheeler HC, Pereira HM (2023) Long-term monitoring of mammal communities in the Peneda-Gerês National Park using camera-trap data. Biodivers Data J 11:e99588

**Publisher’s Note** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

## Authors and Affiliations

Noa Rigoudy<sup>1,2</sup> · Gaspard Dussert<sup>2</sup> · Abdelbaki Benyoub<sup>3</sup> · Aurélien Besnard<sup>1</sup> · Carole Birck<sup>4</sup> · Jérôme Boyer<sup>5</sup> · Yoann Bollet<sup>6</sup> · Yoann Bunz<sup>3</sup> · Gérard Caussimont<sup>7</sup> · Elias Chetouane<sup>8,9</sup> · Jules Chiffard Carriburu<sup>10</sup> · Pierre Cornette<sup>11</sup> · Anne Delestrade<sup>12</sup> · Nina De Backer<sup>13</sup> · Lucie Dispan<sup>14</sup> · Maden Le Barh<sup>14</sup> · Jeanne Duhayer<sup>2,10</sup> · Jean-François Elder<sup>15</sup> · Jean-Baptiste Fanjul<sup>6,16</sup> · Jocelyn Fonderflick<sup>17</sup> · Nicolas Froustey<sup>18</sup> · Mathieu Garel<sup>19</sup> · William Gaudry<sup>19</sup> · Agathe Gérard<sup>20</sup> · Olivier Gimenez<sup>1</sup> · Arzhela Hemery<sup>1</sup> · Audrey Hemon<sup>21</sup> · Jean-Michel Jullien<sup>22</sup> · Daniel Knitter<sup>23</sup> · Isabelle Malafosse<sup>17</sup> · Mircea Marginean<sup>24</sup> · Louise Ménard<sup>25</sup> · Alice Ouvrier<sup>26</sup> · Gwennaëlle Pariset<sup>25</sup> · Vincent Prunet<sup>27</sup> · Julien Rabault<sup>28</sup> · Malory Randon<sup>29</sup> · Yann Raulet<sup>30</sup> · Antoine Régnier<sup>11</sup> · Romain Ribière<sup>31</sup> · Jean-Claude Ricci<sup>18</sup> · Sandrine Ruetter<sup>19</sup> · Yann Schneylin<sup>32</sup> · Jérôme Sentilles<sup>33</sup> · Nathalie Siefert<sup>27</sup> · Bethany Smith<sup>34</sup> · Guillaume Terpereau<sup>8,9</sup> · Pierrick Touchet<sup>35</sup> · Wilfried Thuiller<sup>8,9</sup> · Antonio Uzal<sup>34</sup> · Valentin Vautrain<sup>13</sup> · Ruppert Vimal<sup>26</sup> · Julian Weber<sup>23</sup> · Bruno Spataro<sup>2</sup> · Vincent Miele<sup>2</sup> · Simon Chamaille-Jammes<sup>1</sup>

✉ Vincent Miele  
vincent.miele@univ-lyon1.fr

✉ Simon Chamaille-Jammes  
simon.chamaille@cefe.cnrs.fr

<sup>1</sup> CEFE, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

<sup>2</sup> Université Lyon 1, CNRS, UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Villeurbanne, France

<sup>3</sup> Parc National des Ecrins, Gap, France

<sup>4</sup> Conservatoire d'Espaces Naturels de Haute-Savoie, 60 Avenue de Novel, 74 000 Annecy, France

<sup>5</sup> Office Français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et Appui Scientifique Micropolis, Gap, France

<sup>6</sup> Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain, 19 Rue du 4 Septembre, Bourg-en-Bresse, France

<sup>7</sup> Fond d'Intervention Eco-Pastoral (FIEP) Groupe Ours Pyrénées, 1 rue Boyrie, Pau, France

<sup>8</sup> Université Grenoble Alpes, CNRS, Université Savoie Mont Blanc, LECA, Laboratoire d'Ecologie Alpine, Grenoble, France

<sup>9</sup> Observatoire Spatio-temporel de la Biodiversité et du Fonctionnement des Socio-écosystèmes de Montagne (ORCHAMP), ORCHAMP, France

<sup>10</sup> Office Français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et Appui Scientifique, Service "Santé de la Faune et Fonctionnement des Ecosystèmes Agricoles", Saint-Gaudens, Occitanie, France

<sup>11</sup> Institut du Développement et des Ressources en Informatique Scientifique (IDRIS), IDRIS-CNRS Campus Universitaire d'Orsay, Rue John Von Neumann, Orsay, France

<sup>12</sup> Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, (CREA Mont-Blanc), Observatoire du Mont-Blanc, Chamonix, France

<sup>13</sup> Parc Naturel Régional du Perche, Courboyer, Perche-en-Nocé, France

<sup>14</sup> CERFE-URCA, 5 rue de la Héronnière, Boulton-aux-Bois, France

<sup>15</sup> Parc Naturel Régional des Marais du Cotentin et du Bessin, 3 Village Ponts d'Ouve, Saint-Côme-du-Mont, Carentan-les-Marais, France

<sup>16</sup> Fédération Départementale des Chasseurs du Jura, Route de la Fontaine Salée, Arlay, France

<sup>17</sup> Parc National des Cévennes, 6 bis, Place du Palais, 48400 Florac-Trois-Rivières, France

<sup>18</sup> Institut Méditerranéen du Patrimoine Cynégétique et Faunistique, Domaine Expérimental Agri-Environnement, Villa "Les Bouillens", Vergèze, France

<sup>19</sup> Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique, Office Français de la Biodiversité, Montfort 01330 Birieux & 5 allée Bethleem, Gières, France

<sup>20</sup> Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, Wildenstein, France

<sup>21</sup> Etablissement Public du Mont-Saint-Michel, 16 route de la Caserne, Beauvoir, France

<sup>22</sup> Chemin de Pré Rond-Les Mariages, Le Châtelard, France

<sup>23</sup> OEKO-LOG field Research Joachimsthaler, Str. 9, 16247 Parlow, Germany

<sup>24</sup> Fauna & Flora International, The David Attenborough Building, Pembroke Street, Cambridge CB2 3QZ, UK

<sup>25</sup> Parc Naturel Régional des Baronnies Provençales, 575 Route de Nyons, 26510 Sahune, France

<sup>26</sup> GEODE, UMR 5602, CNRS, Université Jean-Jaurès, 5 Allée Antonio-Machado, 31058 Toulouse, France

<sup>27</sup> Parc National du Mercantour, 23 rue d'Italie, CS 51316 06006 Nice, France

<sup>28</sup> Institut de Recherche en Informatique de Toulouse, DPD - Université Toulouse III - Paul Sabatier, 118 Route de Narbonne, Toulouse, France

<sup>29</sup> Fédération Départementale des Chasseurs de la Drôme, 3132 Route des Sétéreés, Crest, France

<sup>30</sup> 100 rue Barbara, 34730 Prades le Lez, France

<sup>31</sup> Parc Naturel Régional de l'Aubrac, Place d'Aubrac, Aubrac, France

<sup>32</sup> 2 la Place du Château, 34190 Brissac, France

<sup>33</sup> Office Français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et Appui Scientifique, Service "Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux", Villeneuve de Rivière, France

<sup>34</sup> School of Animal, Rural and Environmental Sciences, Nottingham Trent University, Nottingham NG25 0QF, UK

<sup>35</sup> Office Français de la Biodiversité, Service Départemental, 12000 Rodez, France

**Titre. — Évaluer et quantifier les effets des aménagements soutenus ou réalisés par les Fédérations des chasseurs en faveur de la petite faune gibier sédentaire de plaine sur la biodiversité ordinaire et remarquable en zone méditerranéenne française.**

**Mots clés.** — biodiversité, diagnostic écologique, aménagement cynégétique, petit gibier, garrigues, France.

**Résumé.** La riche biodiversité observée dans les régions du bassin méditerranéen souligne l'importance des pratiques agricoles traditionnelles dans la gestion des paysages et le fonctionnement des écosystèmes. La déprise agricole dans les zones rurales ont conduit à l'expansion des garrigues. Cette fermeture des milieux met en péril le bon fonctionnement des écosystèmes méditerranéens de plaine, génère des pertes en espèces de milieux ouverts et fragilise de nombreux services écosystémiques, culturels et patrimoniaux. Ces dernières décennies, les gestionnaires à des fins cynégétiques souhaitent restaurer des zones favorables aux espèces de petit gibier, ces dernières étant en régression partout en Europe. Or, les effets de ces actions sur la biodiversité restent méconnus. Ce travail de thèse a pour objet d'évaluer le potentiel écologique de stratégies de gestion de l'habitat pour le petit gibier sur la conservation de la biodiversité. Si les avantages de la garrigue aménagée pour le petit gibier ont été relevés pour les passereaux, des études supplémentaires sont nécessaires pour préciser l'impact de ces stratégies sur la conservation des chauves-souris, des petits mammifères terrestres et des macro-arthropodes, les résultats actuels demeurent préliminaires voire ambivalents.

L'activité saisonnière des chauves-souris est influencée par d'autres facteurs que les aménagements eux-mêmes. Les communautés de petits mammifères terrestres présentent une diversité naturellement limitée dans les garrigues, rendant difficile l'évaluation de l'impact des aménagements sur celles-ci. Enfin, l'organisation et l'enrichissement des communautés de macro-arthropodes terrestres dans les garrigues sont influencés par divers descripteurs spatiaux du paysage à l'échelle locale. Dans ce manuscrit il est proposé (1) quatre études comparatives des zones garrigues aménagées pour la petite faune gibier, par rapport à des zones non aménagées, afin d'évaluer l'impact de la gestion de l'habitat sur la conservation d'espèces non ciblées ; (2) des méthodes d'inventaire développées et adaptées aux environnements contraints d'accès, caractérisés par de denses végétations à feuilles persistantes et épineuses ; (3) des pistes de réflexion pour orienter les futurs travaux de recherche dans l'élaboration d'un itinéraire technique simplifié pour les chasseurs désireux de s'investir dans l'aménagement des territoires, en faveur d'une chasse durable et soucieuse de la biodiversité.

---

**Title. — Evaluate and quantify the effect of the management supported by the hunters' federations to the sedentary game fauna of lowlands and more widely on common and exceptional biodiversity in the French Mediterranean area.**

**Key-words.** — biodiversity, ecological diagnosis, hunting facilities, small game species, scrubland, France.

**Abstract.** The high biodiversity seen in the Mediterranean basin underlines the importance of traditional agricultural practices in landscape management and ecosystem functioning. Agricultural abandonment in rural areas has led to the spread of scrubland. This closure of environments is jeopardizing the proper functioning of Mediterranean lowland ecosystems, generating losses of species in open environments and undermining a large number of ecosystem, cultural and heritage services. Nowadays, hunting managers have been keen to restore areas suitable for small game species, which are in decline throughout Europe. However, the effects of these actions on biodiversity remain poorly understood. The aim of this doctoral thesis was to assess the ecological value of habitat management actions for small game in relation to biodiversity conservation. While the benefits of habitat management actions for small game species have been highlighted for passerines, further studies are needed to assess the impact of these actions on the conservation of bats, small terrestrial mammals and macro-arthropods, as

current results remain preliminary, if not mixed. Seasonal bat activity is impacted by factors other than the habitat management itself. The diversity of small terrestrial mammal communities is naturally restricted in scrublands, making it difficult to assess the impact of habitat management on them. Moreover, the structure and enrichment of terrestrial macro-arthropod communities in scrublands are affected by various spatial descriptors of the local landscape. This manuscript proposes (1) four comparative studies of scrubland areas managed for small game fauna, compared with unmanaged areas, in order to assess the impact of habitat management on the conservation of non-target species; (2) inventory methods designed and suited to environments with restricted access, featuring dense evergreen and thorny vegetation ; (3) ideas to guide future research into the design of a simplified technical itinerary for hunters wishing to become involved in land-use planning, in support of sustainable, biodiversity-friendly hunting.