



**ECOLE SUPERIEURE
D'AGRICULTURES**

55, rue Rabelais
49007 Angers



OFFICE FRANÇAIS DE LA BIODIVERSITE

5 Imp. de Saint-Thibault, 78610 Auffargis (France)

AUDDICÉ BIODIVERSITE

60 avenue de la gare, 71960 La Roche Vineuse (France)

Maître de stage : Dr. MATUTINI Florence (OFB)

Co-encadrante : Dr. LEROUX Camille (Auddicé biodiversité)

MESURES DE CONSERVATION ET DE GESTION DES HAIES POUR FAVORISER L'ACTIVITE DES CHIROPTERES DANS LES ESPACES AGRICOLES



Etudiant-Ingénieur : TARCY Noé
Patron de mémoire : CASQUIN Antoine

Mémoire de Fin d'Etudes

Promotion 122

Date de remise du document : 13 septembre 2024

Mots clés : Chauves-souris, haie, suivi acoustique passif, agroécosystème, conservation

NOTICE BIBLIOGRAPHIQUE

AUTEUR : Noé TARCY, **Promotion** : 122 (2019)

Patron de mémoire : Antoine CASQUIN / **Encadrantes de stage** : Dr. Florence MATUTINI, Dr. Camille LEROUX

Signalement du mémoire : « Mesures de conservation et de gestion des haies pour favoriser l'activité des chiroptères dans les espaces agricoles » - 76 pages, 31 figures, 6 tableaux, 4 cartes, 22 annexes

Mots-clés : Chauves-souris, haie, suivi acoustique passif, agroécosystème, conservation, restauration.

PLAN INDICATIF

Ce rapport comporte (1) un état actualisé des connaissances sur les enjeux liés à la préservation des haies agricoles en faveur des chiroptères aboutissant à la problématique de l'étude. Les (2) méthodes d'analyse employées pour y répondre, les (3) résultats obtenus ainsi que leur (4) interprétation sont traitées dans des parties distinctes.

OBJECTIFS

Cette étude vise à mieux comprendre l'effet des caractéristiques des haies sur l'activité des chiroptères à l'échelle locale afin de (i) mieux évaluer la qualité écologique d'une haie pour ce taxon (évaluation des enjeux de conservation) et de (ii) proposer des mesures de gestion favorables et efficaces en tenant compte du contexte paysager.

MATERIEL & METHODES

Nous avons mobilisé des données issues de plusieurs inventaires chiroptères associés à des relevés typologiques de haies (2020-2023) à partir desquels nous avons sélectionné six caractéristiques que nous avons ensuite analysé en relation avec l'activité des chiroptères à l'aide de plusieurs modèles statistiques (GLMM). Nous avons considéré l'activité de trois groupes acoustiques permettant de distinguer les chiroptères selon leur portée d'écholocation entre courte (SRE), moyenne (MRE) ou longue (LRE) portée. D'une part (approche i), nous avons construit nos modèles sur la base d'un ensemble de modèles candidats (*model averaging*) en incluant de manière sélective des variables d'ajustement à l'échelle du paysage (*dredge*). D'autre part (approche ii), nous avons réalisé des modèles visant à identifier de potentielles interactions entre le type de haie et le type de paysage environnant (classification de Ward) dans un rayon autour de la haie de 1.5 km.

RESULTATS

Tous les groupes acoustiques ont été significativement plus actifs le long de haies connectées par leurs deux extrémités par rapport aux haies isolées ou moins connectées. Les espèces adaptées aux milieux fermés (SRE) et aux lisières de bois (MRE) ont davantage fréquenté les haies arborées que les haies arbustives, en particulier les MRE pour lesquelles il y a eu un effet positif du gradient de hauteur. Nous avons observé un effet négatif de la largeur et de la densité de feuillage sur les trois groupes d'espèces mais cet effet n'était pas significatif. Les SRE et MRE ont présenté des niveaux d'activité nettement supérieurs aux abords de haies gérées en hauteur (arbres d'émonde, arbres têtard et arbres de haut-jet). Les haies en cépées ont eu un effet négatif sur l'activité des SRE mais un effet positif sur l'activité des LRE. Enfin, les haies comportant trois essences différentes ont été plus attractives pour les SRE que les haies ne comportant qu'une ou deux essences. De plus, l'attractivité d'une haie haute et diversifiée chez les SRE a été modulée à la fois négativement par la densité du réseau de haie et positivement par la proportion de surfaces de cultures dans le paysage. Les haies basses et moins diversifiées ont été plus attractives pour les LRE en contexte prairial.

CONCLUSION

Dans un objectif de conservation des chiroptères dans les agroécosystèmes, nous recommandons de conserver en priorité les haies hautes, arborées et connectées à d'autres haies ainsi que de favoriser l'émondage et l'étêtage des arbres, surtout en contexte bocager. Dans le cadre de mesures compensatoires, l'implantation de nouvelles haies devrait intégrer un assemblage d'essences arbustives et arborées et s'appuyer sur un diagnostic préalable visant à identifier le meilleur emplacement possible compte tenu du contexte paysager. Afin d'éviter de créer des pièges écologiques, nous recommandons de favoriser l'implantation de nouvelles haies au sein de contextes paysagers favorables (proportion de cultures plus faible, densité du réseau de haie plus élevée).

BIBLIOGRAPHICAL NOTE

AUTHOR : Noé TARCY, **Promotion** : 122 (2019)

Tutor : Antoine CASQUIN, **Supervisors** : Dr. Florence MATUTINI, Dr. Camille LEROUX

Thesis reporting : "Hedgerow management recommendations for promoting bat activity in agricultural areas" - 76 pages, 31 illustrations, 6 tables, 4 maps, 22 appendices

Keywords : Bats, acoustic passive monitoring, hedgerows, agroecosystem, conservation, restoration.

CONTENT

This thesis includes (1) an updated state-of-the-art bibliographic study on the challenges related to the preservation of hedgerows and the ways bats use hedgerows leading to the main question of this study. The (2) methods that we used, the (3) results we obtained and their (4) interpretation are discussed within separate sections.

STUDY OBJECTIVES

This study aims to better understand the effect of hedgerow characteristics on bat activity at the local scale in order to (i) better assess the ecological quality of hedgerows for this taxon (assessment of conservation issues) and (ii) propose favorable and effective management measures taking into account the landscape context.

METHODS

We aggregated data from several bat inventories associated with hedgerow typological surveys (2020-2023) from which we selected six characteristics that we then analyzed in relation to bat activity using several statistical models (GLMM). We considered the activity of three acoustic groups to distinguish bats according to their echolocation range between short (SRE), medium (MRE) or long (LRE) range echolocators. On the one hand (approach 1), we built our models from a set of candidate models (*model averaging*) by selectively including landscape-scale adjustment variables (*dredge*). On the other hand (approach 2), we produced models aimed at identifying potential interactions between the type of hedge and the type of surrounding landscape (Ward's classification method) within a 1.5 km radius.

RESULTS

All guilds were significantly more active along hedgerows connected at both ends compared to isolated or less connected hedgerows. Species adapted to closed environments (SRE) and forested edges (MRE) were more active along tall hedgerows with trees than along shrub hedges, in particular MREs which showed a positive effect of the height gradient. A greater width and density of foliage seemed to have a negative effect on all three guilds, but this trend is not significant. SREs and MREs showed significantly higher levels of activity around hedgerows managed for pollard trees while shrub/thicket hedges had a negative effect on the activity of SREs but a positive effect on the activity of LREs. Finally, hedges with three different species of plants were more attractive for SREs than hedges with only one or two species. In addition, the activity along high and diversified hedgerows for SREs was modulated both negatively by the hedge network density and positively by the proportion of crops in the landscape. LREs were more active along lower and less diversified hedges in grasslands.

CONCLUSION

In order to preserve bat populations in agroecosystems, we suggest that preservation incentives be targeted at highly connected, tall hedges with trees and promote tree pollarding, especially in bocage-type landscapes. As part of compensatory measures, the establishment of new hedges should integrate an assemblage of diverse shrub and tree species and be based on a prior diagnosis aimed at identifying the best possible location given the landscape context. In order to prevent ecological traps, we recommend that new hedges be planted in favorable landscape contexts (lower proportion of crops and higher density of hedgerows in the landscape).

REMERCIEMENTS

En premier lieu, je remercie chaleureusement toute l'**équipe du service « Santé Faune-Agri »** du site de St Benoît de l'OFB pour m'avoir accueilli durant ces six mois dans une ambiance joyeuse et amicale entre chauves-souris, corbeaux et perdrix.

A **Florence Matutini** (OFB) et **Camille Leroux** (Auddicé biodiversité), mes super co-encadrantes, je vous remercie de votre bienveillance, vos conseils et votre soutien infailible et précieux tout au long de cette mission. Florence, je suis heureux de pouvoir prolonger l'expérience chiro avec toi dès Octobre avec la rédaction de l'article scientifique et notre participation au congrès de la SFE². Camille, merci pour ton appui régulier et ta disponibilité malgré les kilomètres. J'ai passé une super semaine ponctuée de promenades avec Liott, de parties de Mario Kart et d'apéros à l'écogîte en ta compagnie et celle de toute l'équipe Auddicé biodiversité de Mâcon. Tout simplement, merci à vous deux de m'avoir fait confiance pour mener à bien cette mission, j'en ressors grandi !

Je remercie également **Antoine Casquin** d'avoir veillé au bon déroulement de la mission côté ESA.

Jérémy Froidevaux (CREA) et **Christian Kerbiriou** (CESCO), je suis reconnaissant du temps que vous m'avez accordé et de votre appui dans mes réflexions et choix de méthodes pas toujours évidents. Vos regards d'experts m'ont été très précieux. Merci à **Théo Dokhelar** (CEFE) pour nos discussions stats en début de stage, ainsi qu'à **Sophie Morin** (OFB) d'avoir fait la lumière sur les avancées récentes en matière de politique nationale de préservation des haies.

Merci à **Olivier** de m'avoir emmené en suivi/capture de corbeaux avec **Grégoire** – ce jour-là les corbeaux auront sans doute passé plus de temps à voler nos appâts qu'à se laisser attraper ...

Merci à Florence d'avoir organisé cette session de terrain en Loire-Atlantique avec l'équipe OFB de Nantes, j'ai passé de bons moments entre retrouvailles au gîte, pose de détecteurs, traversées bocagères et pommes de *pain*. Grâce à toi Florence, j'ai bien fini par voir une chauve-souris de mes propres yeux ! D'ailleurs, merci à **Sylvain Haie**, mon coéquipier de terrain, pour ton aide dans l'acquisition des métriques de densité de... *haie* :)

Merci à vous tous et pour une partie d'entre vous : à bientôt !



TABLE DES MATIERES

TABLE DES FIGURES	
TABLE DES TABLEAUX.....	
SIGNES & ABREVIATIONS	
INTRODUCTION.....	1
I. CONTEXTE DE L'ETUDE.....	2
1. Enjeux de préservation des haies pour la biodiversité dans les paysages agricoles	2
1.1. Intensification de l'agriculture en Europe : diminution des éléments semi-naturels dans les paysages et déclin de la biodiversité agricole	2
1.2. Les milieux semi-naturels sont des leviers majeurs de préservation de la biodiversité dans les espaces agricoles	5
1.3. Fonctions des haies dans les agroécosystèmes	6
1.4. Déclin des haies en France et en Europe	10
1.5. Des politiques nationales fortes s'organisent autour de la protection des haies	11
2. Les chiroptères : enjeux de conservation d'un taxon protégé dans les paysages agricoles	13
2.1. Mieux caractériser la qualité écologique des haies pour des taxons hautement mobiles	13
2.2. Présentation et écologie générale des chiroptères présentes en Europe	14
2.3. Déclin et régimes de protection des chiroptères.....	18
2.4. Enjeux de conservation des chiroptères dans les espaces agricoles	20
2.5. Approfondir la connaissance des relations haie-chiroptères : un moyen de protéger les haies et la biodiversité qu'elles abritent	21
3. Vers une meilleure compréhension des effets liés aux caractéristiques des haies sur les chiroptères	22
3.1. Effets des caractéristiques de haies à l'échelle locale : des axes de recherche encore récents.....	23
3.2. Effet du contexte paysager : des processus mieux documentés	23
II. PROBLEMATIQUE.....	25
III. MATERIEL & METHODES	29
1. Agrégation de plusieurs bases de données	29
2. Choix des métriques	31
2.1. Mesure de l'activité des chiroptères	31
2.1.1. Matériel et protocole de suivi acoustique.....	31

2.1.2. <i>Traitement des sons et métrique d'activité</i>	31
2.1.3. <i>Cortèges d'espèces : utilisation du concept de groupes acoustiques</i>	31
2.2. Caractéristiques de haies	33
2.3. Variables d'ajustement paysagères	35
2.3.1. <i>Variables de composition</i>	35
2.3.2. <i>Variables de connectivité</i>	37
3. Modélisation statistique (GLMM)	39
3.1. Effets fixes et aléatoires	39
3.2. Conceptualisation et plan général d'analyse	40
3.2.1. <i>Approche 1 : analyse de l'effet des variables locales d'intérêt</i>	40
3.2.2. <i>Approche 2 : identification d'effets d'interaction à partir d'une typologie de haies (classification)</i>	42
3.3. Implémentation informatique	44
IV. RESULTATS	47
1. Activité globale des chiroptères	47
2. Résultats des modèles moyens (approche 1)	48
2.1. Effet des variables locales de haies	49
2.1.1. <i>Effet de la structure (hauteur, largeur, densité)</i>	49
2.1.2. <i>Effet de la continuité structurelle</i>	51
2.1.3. <i>Effet du mode de gestion</i>	51
2.1.4. <i>Effet de la diversité d'essences</i>	51
2.2. Contrôle des covariables paysagères de connectivité	51
2.3. Contrôle des covariables paysagères de composition	52
3. Typologie de paysages	53
4. Typologie de haies	55
5. Résultats des modèles d'interaction par typologie de haie (approche 2)	57
5.1. Effet des types de haies et potentiels effets d'interaction avec le contexte paysager	57
5.2. Interaction entre la typologie de haie et la surface de cultures	59
5.3. Interaction entre la typologie de haie et la surface de prairie	60
5.4. Interaction entre la typologie de haie et la densité du réseau de haie	60
5.5. Interaction entre la typologie de haie et la surface en Bio	60
V. DISCUSSION	61
1. Effets des caractéristiques de haies à l'échelle locale	61
1.1. Influence de la structure : hauteur et présence d'arbres	61
1.2. La continuité structurelle contribue fortement à l'activité	64

1.3. Le mode de gestion influence l'activité différemment selon les guildes	65
1.4. Influence de la diversité d'essences.....	66
2. Effet du contexte paysager sur la fréquentation des types de haies	66
2.1. Une préférence générale pour des haies hautes et diversifiées	67
2.2. L'effet du type de haie est indépendant du type de paysage.....	67
2.3. La fréquentation de types de haies est modulée par des variables paysagères différentes en fonction du groupe acoustique.....	69
3. Recommandations de gestion	71
VI. LIMITES & PERSPECTIVES	73
1. Temps d'échantillonnage	73
2. Influence de certaines variables testées sur la détectabilité des chiroptères	73
3. Echelles paysagères	73
4. Suggestions d'amélioration du protocole de caractérisation des haies	74
SYNTHESE & CONCLUSION	75
TABLE DES ANNEXES	78
ANNEXES	80
BIBLIOGRAPHIE	98

TABLE DES FIGURES

Figure 1. Evolution du nombre moyen d'exploitation (gauche) et de la surface agricole utilisée moyenne (droite) en France métropolitaine entre 1970 et 2020	3
Figure 2. Extrait de Rigal et al., 2023. (A) Évolution de l'abondance d'espèces d'oiseaux agricoles en Europe entre 1996 et 2016. (B) Relation entre les pressions anthropiques et les tendances de l'avifaune (1996 à 2016, 141 espèces) obtenus par régression partielle des moindres carrés.	3
Figure 3. Photographies aériennes de la commune de Domagné (35) prises en 1950 (gauche) et 2012 (droite).	4
Figure 4. Principaux systèmes agroforestiers d'Europe (Rolland, 2020).	6
Figure 5. Carte de densité des haies en France métropolitaine (DSB, IGN/OFB, 2020)	7
Figure 6. (Montgomery et al., 2020). Principaux services écosystémiques rendus par les haies : les services d'approvisionnement, de régulation, de support ainsi que les services culturels	8
Figure 7. Carte de la Trame Verte et Bleue adoptée par arrêté préfectoral le 30 octobre 2015 suite au SRCE Pays de la Loire	11
Figure 8. Représentation schématisée d'un réseau écologique au sens de la Trame Verte et Bleue (schéma ©Vully Diversité)	12
Figure 9. Carte de répartition de la richesse des chiroptères dans le monde (Olival et al., 2017).	14
Figure 10. Présentation de l'anatomie générale d'une chauve-souris et de la diversité morphologique de certains de ses membres et organes (Encyclopedia Britannica, Inc. 2013).	15
Figure 11. Exemples d'espèces de chiroptères présentes en Europe (EUROBATS	16
Figure 12. Cycle de vie abrégé des Microchiroptères Européennes (illustration : Léa FOGLAR).	17
Figure 13. Evolution de l'abondance des populations de chauves-souris métropolitaines entre 2006 et 2021 (ONB, Vigie-Chiro, CESCO-Patrinat, 2022).	18
Figure 14. Classement des principales menaces pour les chiroptères par proportion d'espèces concernées (Frick et al., 2020).	19
Figure 15. Schéma général de la démarche méthodologique	26
Figure 16. Répartition géographique des haies échantillonnées au sein des quatre principales zones d'étude. Les limites de régions sont en gras, les limites de départements sont en pointillés fins	32
Figure 17. Traitement des données d'activité : suivis acoustiques passif et identification automatique des espèces de chiroptères.	32
Figure 18. Schéma explicatif des échelles utilisées dans cette étude.	38
Figure 19. Schéma explicatif de l'imbrication spatiale des données : exemple de la zone d'étude Hauts-de-France (HDF).	40

Figure 20. Représentation schématique de la démarche de modélisation en approche 1 (modèles moyens <i>i</i>).	42
Figure 21. Représentation schématique de la démarche de modélisation en approche 2 (modèles d'interaction par typologie de haie <i>ii</i> et <i>iii</i>)	44
Figure 22. Distribution de l'activité par haie et par nuit (échelle log) pour chacune des guildes (SRE, MRE, LRE) sur l'ensemble des 1484 nuits d'enregistrement	47
Figure 23. Variables paysagères d'ajustement retenues dans les modèles candidats des groupes SRE (43 modèles), MRE (19 modèles) et LRE (29 modèles) après sélection des variables et classement des modèles candidats ($\Delta AIC_c < 4$).	48
Figure 24. Coefficients des modèles moyens pour les guildes SRE, MRE et LRE.	49
Figure 25. Valeurs d'activité prédites par les modèles moyens pour les guildes SRE (bleu), MRE (vert) et LRE (rouge).	50
Figure 26. Plan factoriel de la distribution des 448 haies caractérisées entre 2020 et 2023.	53
Figure 27. Fréquence des trois types de paysage	54
Figure 28. Plan factoriel de la distribution des 448 haies caractérisées entre 2020 et 2023. Les flèches noires indiquent la force et le sens de l'association entre les variables de haie et les axes dimensionnels. Les trois ellipses indiquent les types de haies identifiés	55
Figure 29. Fréquence des trois types de haies au sein des trois types de paysages.	56
Figure 30. Coefficients des paramètres des modèles d'interaction <i>ii</i> ([Activité] ~ typologie de haie * typologie de paysages + effets aléatoires) pour les guildes SRE, MRE et LRE.	58
Figure 31. Activité prédite par les modèles <i>ii</i> ([Activité] ~ typologie de haie * typologie de paysages) en fonction du type de haie et du type de contexte paysager pour chacune des guildes	58
Figure 32. Activité prédite par les modèles <i>iii</i> en fonction du type de haie (1 : bleu ; 2 : vert ; 3 : rouge) modulée (interaction) par la densité du réseau de haie (A : SRE), la surface de cultures (B : SRE) et la surface de prairies (C : LRE).	59
Figure 33. Zones de chasses des chiroptères selon 3 guildes : « open space » associé aux LRE, « edge space » associé aux MRE, « narrow space » associé aux SRE (Denzinger et Schnitzler, 2013).	63
Figure 34. Boxplots des valeurs d'activité enregistrées chez les SRE en fonction de la diversité d'essences de la haie.	67
Figure 35. Corrélogramme des variables paysagères (méthode de Kendall).	70

TABLE DES TABLEAUX

Tableau I. Méta-données des six inventaires acoustiques chiroptères et relevés typologiques de haies mobilisés dans la réalisation de l'étude.	30
Tableau II. Tableau récapitulatif des caractéristiques des guildes acoustiques fonctionnelles utilisées dans l'étude.	34
Tableau III. Tableau récapitulatif des caractéristiques locales de haie.	36
Tableau IV. Tableau récapitulatif des résultats des modèles moyens : force et sens de la relation observée en fonction du type de facteur mesuré et de la guildes (SRE, MRE, LRE).	61
Tableau V. Tableau récapitulatif des types de haies identifiés.	68
Tableau VI. Tableau récapitulatif des types de paysages identifiés.	68

SIGNES & ABREVIATIONS

SIGNES

- % : pourcentage
- °C : degrés Celsius
- CO₂ : dioxyde de carbone
- ha : hectare(s)
- km : kilomètre(s)
- m : mètre(s)

ABREVIATIONS

- AIC_c : Critère d'information d'Akaike corrigé (*adjusted Akaike information criterion*)
- ARA : Auvergne-Rhône-Alpes
- BACI : protocole Avant-Après-Contrôle (*Before After Control Impact*)
- BCAE : Bonnes conditions agricoles et environnementales
- BFC : Bourgogne-Franche-Comté
- BZH : Bretagne
- CESCO : Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation
- DIREN : Direction Régionale de l'Environnement
- DSB : Dispositif National de Suivi du Bocage
- EEA : Agence Européenne de l'Environnement (*European Environment Agency*)
- GLMM : Modèle linéaire généralisé à effets mixtes (*Generalized linear mixed model*)
- IGN : Institut national de l'information géographique et forestière
- INPN : Inventaire national du patrimoine naturel
- LRE : Long-range echolocaters
- M&M : Matériel et méthodes
- MEA : Millenium Ecosystem Assessment
- MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle
- MRE : Medium-range echolocaters
- OFB : Office Français de la Biodiversité
- PAC : Politique Agricole Commune
- PDL : Pays-de-la-Loire
- SANDRE : Service National d'Administration des Données et Référentiels sur l'Eau
- SRE : Short-range echolocaters
- TVB : Trame Verte et Bleue
- UICN : Union internationale pour la conservation de la nature
- WWF : Fonds mondial pour la nature (*World Wild Life*)

INTRODUCTION

Depuis une cinquantaine d'année, la **biodiversité des espaces agricoles subit un déclin** largement documenté, notamment en Europe, chez de très nombreuses espèces parmi les oiseaux (Chamberlain et al., 2000; Inger et al., 2015; Rigal et al., 2023), les mammifères (Balčiauskas et Balčiauskienė, 2022; Panzacchi et al., 2010; Ritchie et Roser, 2024), les insectes (Hallmann et al., 2017; Outhwaite et al., 2022; Raven et Wagner, 2021) ainsi que les plantes à fleur (Khoury et al., 2022). Le taux d'extinction est actuellement mille fois supérieur aux taux historiques des archives fossiles (MEA, 2005) et un rapport du Fonds mondial pour la Nature a récemment rapporté un déclin moyen des populations de 68 % parmi 4 392 espèces de vertébrés dans le monde entre 1970 et 2016 (WWF, 2020). La nouvelle **Stratégie Nationale pour la Biodiversité** (2022-2030) a pour objectif de « réduire les pressions sur la biodiversité, de protéger et restaurer les écosystèmes et de susciter des changements en profondeur afin d'inverser la trajectoire du déclin de la biodiversité » (Ministère de l'écologie, 2023). Parmi ces pressions, l'**intensification de l'agriculture** a été reconnue, avec le changement climatique, comme le plus grand moteur du déclin de la biodiversité (Burns et al., 2016; Foley et al., 2005). En France, l'intensification de l'agriculture avec notamment des politiques de remembrement a entraîné entre 1960 et 2000 la **disparition de près de 1.4 millions km de haies**, soit 70% du linéaire national en 40 ans (Pointereau, 2002). Les haies, éléments structurants de nombreux paysages agricoles. Pourtant, **les haies contribuent au maintien de la biodiversité** ainsi que de nombreux **services écosystémiques** utiles à l'agriculture, tels que la pollinisation et la régulation des insectes ravageurs. De plus, ce sont à la fois des refuges et des axes de déplacement pour de nombreuses espèces de **chiroptères** (chauves-souris), taxon protégé en France, qui les utilisent pour parcourir plusieurs dizaines de kilomètres quotidiennement afin de se nourrir. Ces enjeux soulignent la nécessité d'une réponse globale et cohérente des pouvoirs publics pour **conserver les chiroptères et restaurer les réseaux de haies** en contexte agricole. Pour cela, il est nécessaire de mieux connaître les facteurs locaux impliqués dans l'attractivité des haies pour les chiroptères de manière à prioriser les actions à l'échelle des exploitations, notamment dans le cadre de la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC).

Cette étude vise donc à apporter de nouveaux éléments de compréhension sur l'effet des caractéristiques des haies sur l'activité des chiroptères à l'échelle locale afin de (i) mieux évaluer la qualité écologique d'une haie (évaluation des enjeux de conservation) et de (ii) proposer des mesures de gestion favorables et efficaces en tenant compte du contexte paysager. Ainsi, ce rapport est construit en quatre grandes parties. D'abord, (1) un état actualisé des connaissances sur les enjeux liés à la préservation des haies agricoles en faveur des chiroptères nous a permis de formuler deux questions de recherche. D'une part (i) nous cherchons à mesurer comment la structure, la continuité structurelle, la composition et le mode de gestion des haies influence l'activité des chiroptères à l'échelle locale au moyen d'une approche par groupe acoustique. D'autre part, (ii) nous cherchons à expliquer dans quelle mesure le contexte paysager peut moduler la fréquentation des haies par les chiroptères. Enfin, nous détaillerons les (2) méthodes employées ainsi que les (3) résultats obtenus à l'issue de nos analyses que nous (4) interpréterons dans une dernière partie aboutissant à des recommandations de gestion des haies.

I. CONTEXTE DE L'ETUDE

1. Enjeux de préservation des haies pour la biodiversité dans les paysages agricoles

1.1. Intensification de l'agriculture en Europe : diminution des éléments semi-naturels dans les paysages et déclin de la biodiversité agricole

Selon la Convention sur la Diversité Biologique (1992), la notion de **biodiversité** désigne à la fois la diversité des écosystèmes, des espèces et des gènes, leur répartition dans l'espace et dans le temps ainsi que les interactions au sein de ces différents niveaux d'organisation. En Europe, les pratiques agricoles ont façonné les paysages depuis des milliers d'années (Meeus, 1993) créant une relation étroite entre les activités humaines et une « **biodiversité agricole** » (*farmand biodiversity*), caractérisée par la complexité particulière des interactions trophiques qui les relient (Fahrig et al., 2011). La stabilité d'un écosystème (i.e. degré de résilience aux perturbations) semble résulter de sa richesse et de la capacité des groupes d'espèces à interagir de manière « diversifiée, positive et complémentaire » (Tilman, 2000). Pour cause, la biodiversité occupe un rôle crucial dans le fonctionnement des écosystèmes en étant à l'origine des **fonctions écologiques** pouvant être exercées par divers **groupes fonctionnels**. Il est souvent admis que l'abondance (i.e. nombre total d'individus en un lieu) exerçant une fonction écologique particulière, comme la pollinisation, influence directement l'efficacité de cette fonction. Bien que les processus par lesquels la richesse spécifique (i.e. nombre d'espèces en un lieu) influence les fonctions écologiques ne sont pas complètement compris (Woodcock et al., 2010; Kremen et al., 2004; Tscharntke et al., 2005), il est établi que les écosystèmes à forte diversité favorisent fortement des fonctions écologiques importantes et contribuent au maintien de « **services écosystémiques** ». Cette notion désigne l'ensemble des fonctions écologiques utiles à l'Homme tels que l'approvisionnement en nourriture, la rétention et le cycle des nutriments, de l'eau et de l'énergie (Daily, 1997). Ainsi, les services rendus par la biodiversité sont essentiels au maintien durable des interactions positives entre les composantes biotiques et abiotiques des systèmes agricoles ou « agroécosystèmes » (Brussaard et al., 2010; Tscharntke et al., 2012).

En 1962, la **Politique Agricole Commune** (PAC) voit le jour avec pour un de ses objectifs d'accroître la productivité et l'autosuffisance agricole dans l'Europe d'après-guerre afin de subvenir aux besoins d'une population mondiale qui crût de 2.8 à 6.3 milliards d'habitants entre 1950 et 2000 (Blaxter et Robertson, 1995; Krebs et al., 1999). Au moyen de fortes incitations économiques et technologiques, la PAC a fortement contribué à l'**intensification rapide de l'agriculture**, permise par la mécanisation du travail dès le début du XX^{ème} siècle (Meeus, 1993; Petit, 2017), qui s'est traduite par une réduction du nombre d'exploitations et de la main-d'œuvre (Figure 1) couplée à l'augmentation des rendements (Robinson et Sutherland, 2002).

I. CONTEXTE DE L'ETUDE

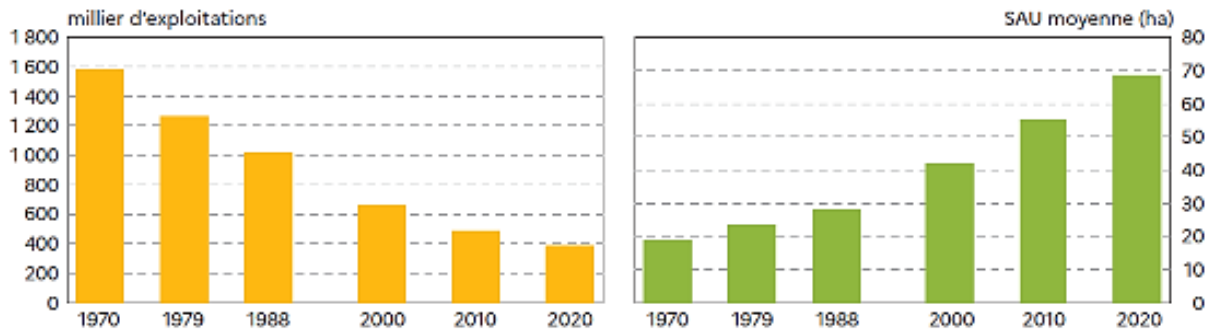


Figure 1. Evolution du nombre moyen d'exploitation (gauche) et de la surface agricole utilisée moyenne (droite) en France métropolitaine entre 1970 et 2020 (AGRESTE, 2022).

Néanmoins, cette « révolution agricole » (Blaxter et Robertson, 1995) et l'ensemble des pratiques associées ont fortement **perturbé le fonctionnement des écosystèmes** (Gordon et al., 2008) en altérant de manière directe et indirecte la qualité de :

- i) **l'environnement abiotique** en contribuant à 29% des émissions de gaz à effet de serre (WWF, 2020), par une pollution accrue des nappes phréatiques (Stoyanova et Harizanova, 2019), par l'érosion accélérée des sols (Harrison, 2002), ou encore par l'eutrophisation des milieux aquatiques (Withers et al., 2014) et ;
- ii) **l'environnement biotique** par la conversion d'espaces semi-naturels (i.e. espaces modifiés par l'action de l'homme mais conservant de nombreux éléments naturels, Allaby, 2010) en terres d'agriculture intensive ou encore par l'introduction de substances biocides dans l'environnement (Demeneix, 2020). Récemment, Rigal et al. (2023) ont montré que l'utilisation intensive de pesticides et d'engrais est le principal facteur de déclin des populations d'oiseaux associés aux milieux agricoles (Figure 2).

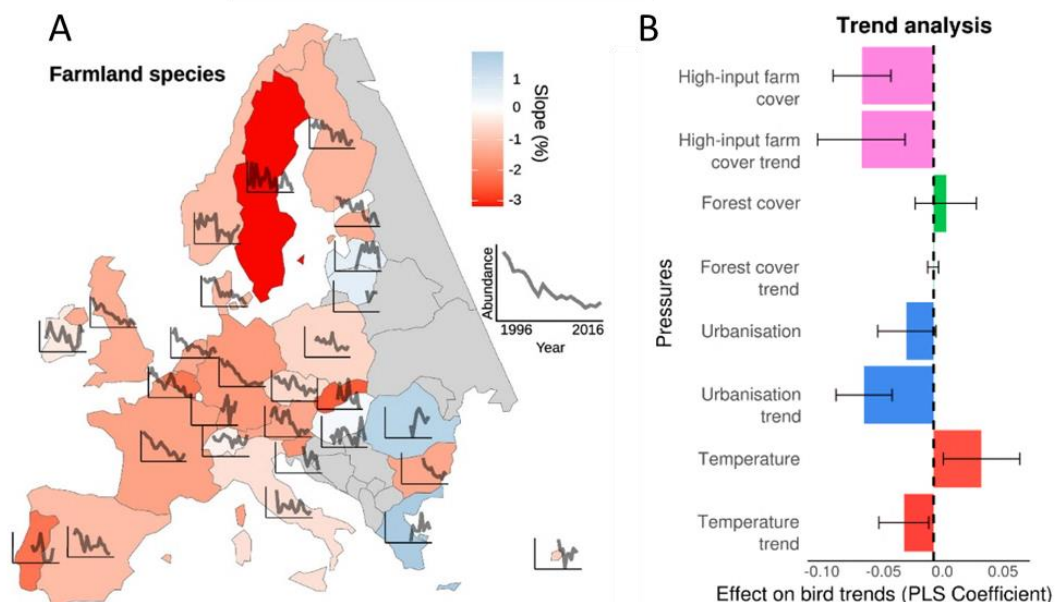


Figure 2. Extrait de Rigal et al., 2023. (A) Évolution de l'abondance d'espèces d'oiseaux agricoles en Europe entre 1996 et 2016. Pour chaque pays, la couleur représente la pente (rouge pour déclin, bleu pour hausse) et la ligne noire correspond aux séries chronologiques de l'indice multi-spécifique ; (B) Relation entre les pressions anthropiques et les tendances de l'avifaune (1996 à 2016, 141 espèces) obtenus par régression partielle des moindres carrés.

I. CONTEXTE DE L'ETUDE

Ainsi, depuis une vingtaine d'années, l'**agriculture intensive** (cf. définition : Annexe 1) est reconnue comme une des **causes majeures de l'érosion de la biodiversité dans le monde** (Robinson et Sutherland, 2002; Tilman et al., 2001; Millennium Ecosystem Assessment, 2005), à l'origine du déclin de 62 % des espèces terrestres inscrites comme « menacées » ou « quasi menacées » par l'UICN (Maxwell et al., 2016). Dans ce contexte d'intensification agricole, de vastes processus interdépendants à **l'échelle des paysages**, liés au déclin des milieux naturels et semi-naturels (Fahrig, 2003; Fischer et Lindenmayer, 2007), contribuent grandement cette érosion de la biodiversité : l'homogénéisation et la fragmentation des paysages (Chateil et al., 2013; Tscharntke et al., 2012).

L'**homogénéisation des paysages** s'opère à la fois dans le temps, par la simplification des rotations, et dans l'espace par la conversion généralisée d'éléments naturels ou semi-naturels en terres cultivées, comme les prairies permanentes, les haies, les boisements, les bosquets, les mares et les zones humides (Baudry et Papy, 2001; Tscharntke et al., 2005). Ainsi, dès la moitié du XXe siècle, la mécanisation accrue de l'agriculture, la spécialisation des exploitations et les politiques de remembrements ont engendré une **réduction drastique de la diversité des paysages** en substituant une mosaïque complexe de petits espaces cultivés et non-cultivés au profit de grands ensembles dominés par les prairies et les monocultures à haut rendement (Tscharntke et al., 2012). Ce processus, particulièrement visible par comparaison de prises de vue aériennes (Figure 3), a débuté en France dans les années 1940 et s'est poursuivi au fil des politiques de remembrements (Leonard et Cobham, 1977; Meeus et al., 1988). L'homogénéisation des paysages en résultant a été largement associée à une réduction de la biodiversité liée à des pertes d'habitats fonctionnels pour de nombreuses espèces (Emmerson et al., 2016; Gámez-Virués et al., 2015; Tscharntke et al., 2005).



Figure 3. Photographies aériennes de la commune de Domagné (35) prises en 1950 (gauche) et 2012 (droite). On remarque ici un agrandissement des parcelles, la suppression des haies et la disparition de nombreux arbres fruitiers. En ligne [Geobretagne.fr].

La **fragmentation** est le processus de morcellement d'une surface continue aboutissant à la formation d'un ensemble de « *patches* » (taches) plus ou moins isolées les unes des autres pouvant être accompagné d'une réduction de la surface totale (Fahrig, 2003). Les *patches* favorables à une espèce donnée peuvent être séparées par un environnement

peu favorable aux déplacements (Opdam et al., 1993) ce qui, à long terme, peut altérer la viabilité et la persistance des populations. En effet, la fragmentation de l'habitat¹ d'une espèce peut limiter grandement les phénomènes de déplacement et de dispersion des individus par la création de discontinuités, l'isolement et la réduction de la taille des *patches* (Fahrig et Merriam, 1985; Kindlmann et Burel, 2008). C'est aujourd'hui une des causes majeures du déclin de la biodiversité (Bergès et al., 2010; Fahrig, 2003).

1.2. Les milieux semi-naturels sont des leviers majeurs de préservation de la biodiversité dans les espaces agricoles

L'intensification de l'agriculture, sur la base du modèle développé dans les années 1950-1970, présente d'importantes limites non seulement pour le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes et des services associés mais aussi pour la santé humaine (ex. Douglas et al., 2018; Dudley et Alexander, 2017). Alors que la population mondiale devrait atteindre 9.8 milliards en 2050 (Zeifman et al., 2022), **concilier les enjeux du maintien de la biodiversité et de sécurité alimentaire** est un défi majeur pour l'agriculture de demain (Brussaard et al., 2010; Tschardt et al., 2012). Les terres agricoles occupent 38.5% des surfaces émergées à l'échelle mondiale (39,1% dans l'Union Européenne, Eurostat, 2018) dont environ un tiers est dédié aux cultures et les deux tiers restants aux prairies et aires de pâturage (FAO, 2011). En comparaison, les espaces protégés à objectif strict de conservation (catégories I à IV de l'UICN) ne couvrent que 16.6% de la surface mondiale (IUCN) et 26% du territoire Européen (EEA, 2021). A titre d'exemple, près de 80 % des zones prioritaires pour la conservation des mammifères sont occupées par une forme d'agriculture (Ceballos et al., 2005). Ainsi, **la majeure partie de la biodiversité existe au sein d'espaces agricoles.**

Les éléments semi-naturels soutiennent un grand nombre de services écosystémiques utiles à l'agriculture (Landis et al., 2000; Olimpi et al., 2022; Rosenfield et al., 2022), notamment en favorisant **l'hétérogénéité paysagère** au sein des espaces agricoles. En effet, la préservation des milieux semi-naturels contribue, d'une part, à *l'hétérogénéité compositionnelle* (i.e. diversité de types de milieux formant une mosaïque d'espaces cultivés et non-cultivés) qui influence positivement de très nombreux taxons tels que les plantes (Baudry et al., 2000; Poggio et al., 2010), les oiseaux (O'Connor et Schrub, 1986; Barbaro et al., 2009), les insectes (Dover et al., 2000) dont les carabes (Woodcock et al., 2010), certains micromammifères (Benton et al., 2003; Billeter et al., 2008) et chauves-souris (Ethier et Fahrig, 2011). Ces effets s'expliquent par des phénomènes complexes de *complémentation paysagère* et de *diversité fonctionnelle* (cf. focus en Annexe 2). D'autre part, ils contribuent à *l'hétérogénéité structurelle* (i.e. complexité de l'arrangement spatial des milieux au sein du paysage) qui influence les déplacements d'individus et d'espèces d'un milieu à un autre (Blitzer et al., 2012; Brudvig et al., 2009; Tschardt et al., 2005). Ainsi, la préservation des éléments semi-naturels, composantes « non productives » des agroécosystèmes, constitue un **levier majeur pour la conservation** la biodiversité au sein des paysages agricoles grâce aux interactions complexes entre milieux cultivés et non-cultivés (Baudron et Giller, 2014). Dans ce cadre, il est important de considérer les espaces agricoles en tant qu'**espaces multifonctionnels** à la fois productifs et support de biodiversité (ex. Huang et al., 2015; Van Huylenbroeck et al., 2007).

¹ Au sens suivant : « une zone aux ressources et conditions qui permettent l'occupation, ce qui peut inclure la survie et la reproduction de manière spécifique pour un organisme donné » (Krausman et Morrison, 2016).

Les recherches autour de la multifonctionnalité des espaces agricoles se sont souvent intéressées aux **multiples rôles des haies** dans le maintien de la biodiversité agricole (Boinot et al., 2023; Burel, 1996; Burel et Baudry, 1995; Montgomery et al., 2020). En effet, contrairement aux éléments semi-naturels parcellaires (bois, prairies permanentes, friches, etc.), les éléments semi-naturels linéaires (bordures de champs, haies, etc.) sont des leviers plus facilement actionnables permettant d'augmenter l'hétérogénéité au sein des paysages par leur faible emprise au sol ainsi que leurs nombreuses fonctions utiles à l'agriculture associées à des pratiques de gestion pouvant parfois remonter au Néolithique (Burel et Baudry, 1995).

1.3. Fonctions des haies dans les agroécosystèmes

1.3.1. Les haies en France : définition et typologie de référence

Une **haie** est une structure végétale linéaire souvent élevée associant arbres, arbustes, arbrisseaux et autres plantes ligneuses dont le développement peut être spontané ou influencé par l'Homme à des fins spécifiques (Baudry et Jouin, 2003). Les haies peuvent être associées à des éléments adjacents ayant une fonction similaire ou complémentaire, tels que les berges, les murets, les fossés et les accotements (Montgomery et al., 2020). Leur épaisseur, généralement entre 1 et 5 mètres, en fait un **écosystème particulier** associant à la fois une face ombragée, un zone intérieure stable et dense, et une face ensoleillée (Montgomery et al., 2020). Selon Baudry et al. (2000) les haies sont généralement associées à une **composante humaine** car elles s'intègrent **au sein de nombreux systèmes agricoles** en Europe (Figure 4) et dans le monde. Leur grande variabilité résulte donc d'un ensemble de modes de gestion très diversifié (émondage, coupe sélective, élagage, etc.) visant à préserver des fonctions souhaitées. Ces modes de gestion diffèrent selon de l'histoire du paysage, les techniques ainsi que de la production agricole actuelle et passée (Burel, 1996). Par exemple, leur aspect linéaire résulte de leur fonction primaire qui est généralement de fournir une **délimitation physique** entre deux propriétés ou parcelles.

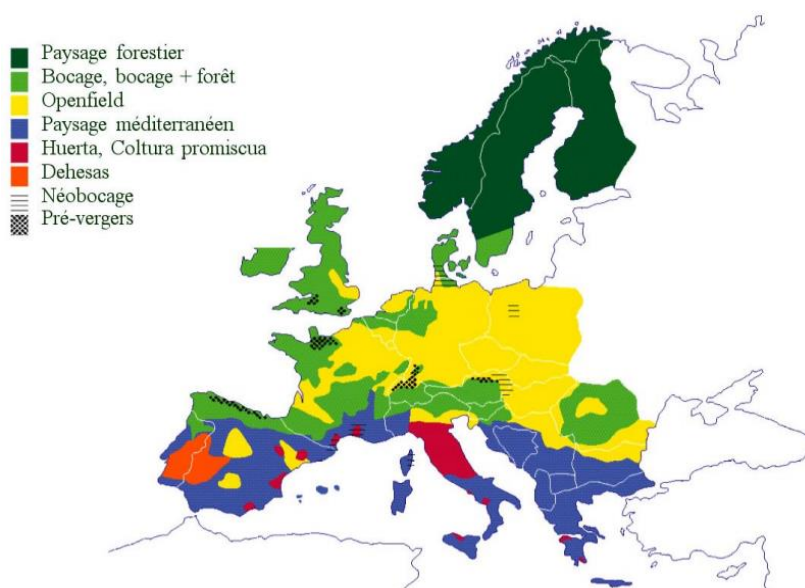


Figure 4. Principaux systèmes agroforestiers d'Europe. La France comporte une diversité de systèmes, des *openfields* aux bocages en passant par les paysages ruraux méditerranéens (Rolland, 2020).

I. CONTEXTE DE L'ETUDE

Ainsi, les haies sont des **éléments semi-naturels particuliers** par leur morphologie linéaire, leur stratification verticale (différentes strates végétales) et transversale (différents degrés de densité et d'exposition au soleil) ainsi que par la variabilité de leur composition qui est étroitement liée aux systèmes agricoles et sociaux dans lesquelles elles s'insèrent, eux-mêmes soumis à la géomorphologie et au climat (Baudry et al., 2000). Afin de décrire les très nombreux types de haies à l'échelle nationale en termes communs, il existe depuis 2019 une typologie compatible pour l'ensemble des régions portée par l'**Afac-Agroforesteries** répartis sur tout le territoire. Ce **référentiel commun** repose sur la **classification forestière** des haies (taillis vs futaies) permettant d'intégrer la variabilité des techniques de gestion influençant leur renouvellement (ex. recépage, prélèvement, élagage, régénération naturelle, etc.). Ainsi, le référentiel national comporte 6 classes de haies (Annexe 3) déclinées en 23 sous-classes suivant leurs modalités de gestion.

Les haies sont rarement isolées et forment souvent des réseaux plus ou moins interconnectés. On appelle « **bocage** » un paysage maillé par des réseaux de haies s'insérant entre une mosaïque diversifiée de milieux ouverts (prairies) et de parcelles cultivées, comprenant également des milieux fermés (landes, bosquets, forêts), des milieux intermédiaires (haies arbustives, bosquets en régénération) et des écosystèmes aquatiques (mares, rivières, zones humides) (Baudry et al., 2000 ; Baudry et Jouin, 2003). Les bocages sont des paysages caractéristiques de certaines régions Françaises et subsistent également dans d'autres pays d'Europe tels que l'Angleterre, l'Irlande et la République-Tchèque (Burel et Baudry, 1995; Montgomery et al., 2020). En France, les plus grandes densités de haies se trouvent en Normandie, Bretagne, Pays de la Loire, Centre-Val de Loire et Bourgogne Franche-Comté (Figure 5).

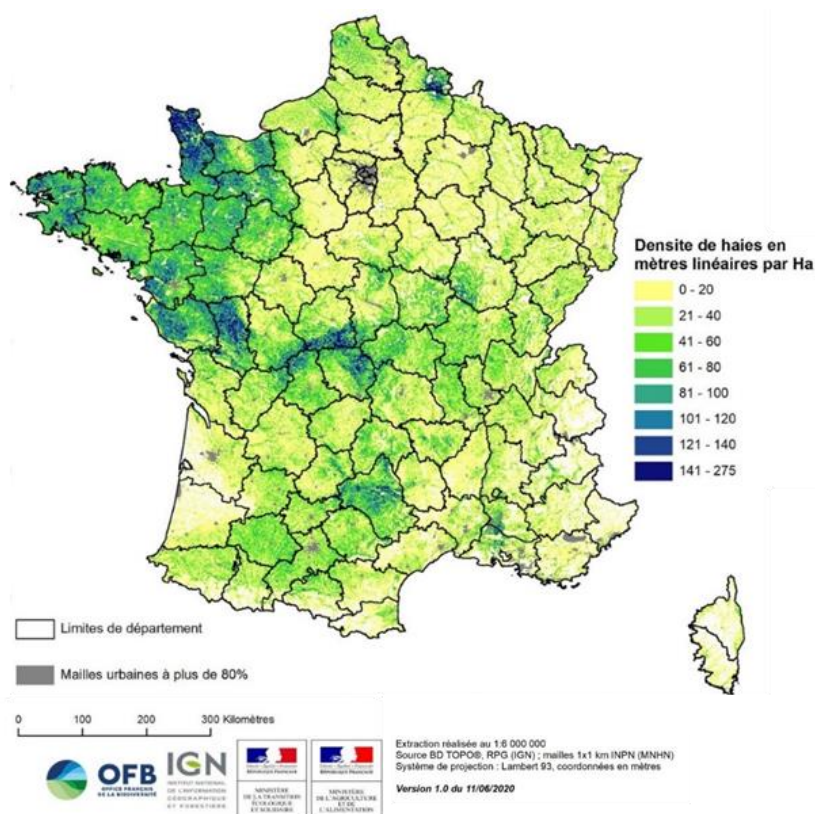


Figure 5. Carte de densité des haies en France métropolitaine (DSB, IGN/OFB, 2020)

1.3.2. Des services de régulation : les haies contrôlent divers flux dans le paysage

Les haies revêtent une importance écologique primordiale sur différents plans écologiques et agronomiques (Figure 6). Dans de nombreux cas, la présence de haie entre les parcelles constitue des axes de déplacement, des habitats et des ressources propices à une diversité d'**auxiliaires de cultures** (ex. arthropodes parasitoïdes, oiseaux insectivores, chauves-souris). Leur présence a ainsi été associée à une amélioration de l'efficacité de la **régulation des insectes bioagresseurs** (Précigout et Robert, 2022), permettant de diminuer les recours aux pesticides (Tscharntke et al., 2005). Les haies possèdent une végétation plus haute et diversifiée que d'autres types de bordures végétales, offrant des conditions favorables à l'établissement de populations de coléoptères et d'araignées (Pywell et al., 2005). Généralement, cette fonctionnalité est plus importante pour des haies plus anciennes qui abritent une plus grande diversité fonctionnelle d'espèces (ex. carabes : Theves et Zebitz, 2012) ainsi que pour des haies continues avec une strate arborée développée et une diversité de plantes à fleurs (Puech et al., 2015). Rien qu'aux États-Unis, le service rendu par les haies pour la régulation des bioagresseurs permettrait d'économiser 13.6 milliards de dollars par an en comparaison au coût associé à la lutte chimique (Losey et Vaughan, 2006).

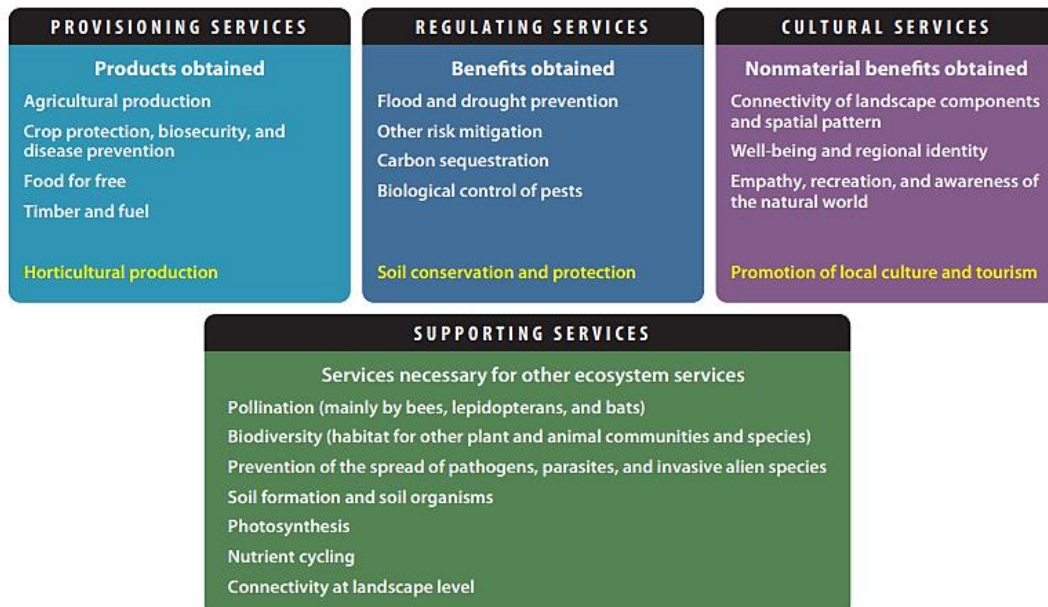


Figure 6. Extrait de Montgomery et al. (2020). Principaux services écosystémiques rendus par les haies : les services d'approvisionnement, de régulation, de support ainsi que les services culturels

La préservation des haies est également un enjeu pour la **protection des sols** contre l'érosion (Lacoste et al., 2015) ainsi que pour l'amélioration de l'infiltration des eaux de surfaces vers les **réserves d'eaux souterraines** dont dépendent les agroécosystèmes (Molden et al., 2007). En Bretagne, les réseaux traditionnels de haies sont associés à des fossés orientés parallèlement à la pente et permettent de limiter l'écoulement superficiel de l'eau au niveau de la parcelle en canalisant les flux vers les cours d'eau principaux. A l'échelle du bassin versant, les paysages bocagers concentrent successivement les écoulements (Burel, 1996). Cependant, dès les années 1950, les mouvements successifs de suppression des haies dans les paysages ont accru les risques naturels associés à l'écoulement de l'eau : érosion, crues et sécheresses en aval (Thomas et al., 2012).

Les haies ont également une fonction de **régulation du climat**, elles protègent les cultures du vent et contribuent au confort thermique des animaux élevés en plein air par la création de microclimats. Leur **effet brise-vent** est bien connu à l'échelle locale (réduction de la vitesse du vent, apport de chaleur, rétention de l'humidité, différentiel de température, etc.) mais s'observe également à une l'échelle d'un réseau bocager où la vitesse du vent peut être 30% inférieure par rapport à un brise-vent isolé en raison de l'effet cumulatif des haies sur les flux d'air (Burel, 1996). Dans un contexte de crise climatique, les haies pourraient permettre une meilleure résilience des territoires (Sanchez et al., 2010) en plus de contribuer significativement à la **séquestration du CO₂** (Mayer et al., 2022), en stockant 30% plus de carbone organique que des sols de prairie (Biffi et al., 2023).

1.3.3. Des services de support : les haies abritent une importante biodiversité

Au-delà de constituer une source de produits et de services utiles à l'Homme (brise-vent, délimitation, bois énergie, fruits, fourrage, etc. – voir Annexe 4), les éléments linéaires du paysage tels que les haies constituent des **milieux semi-naturels clés** parmi les paysages agricoles principalement en Europe mais également en Amérique du Nord et en Chine (Montgomery et al., 2020). Leur importance écologique est connue depuis des décennies (i.e., Burel, 1992; Beier et Noss, 1998; Bennett, 2003) et une grande portion de la biodiversité des espaces agricoles occupe ces linéaires (Burel, 1996). Les haies contribuent au maintien d'une diversité faunique et floristique élevée par **l'hétérogénéité des ressources et des microhabitats** qui la composent (diversité de strates et d'essences, dendro-microhabitats, refuges au sol, etc.). Cette hétérogénéité est liée à la diversité des modes de gestion liés aux contexte régional influençant sa complexité verticale (morphologie de la haie, stratification, espèces végétales présentes, densité et orientation du feuillage, exposition au soleil, etc.), sa diversité ainsi que son environnement immédiat (présence de troncs morts, pierres, fossé, bandes enherbées, etc.). Ces éléments permettent d'entretenir une large gamme de niches écologiques (Burel et Baudry, 1995) le plus souvent au sein d'espaces agricoles subissant de fortes pressions anthropiques (Litza et Diekmann, 2020; Montgomery et al., 2020). Pour les différentes espèces animales dont le cycle de vie dépend en partie ou entièrement de ces milieux, la haie peut être considérée comme (i) un **habitat** pour celles qui y sont restreintes, (ii) un **refuge temporaire** pour celles qui se nourrissent ou passent une partie de leur vie dans les champs adjacents, (iii) une **zone d'alimentation complémentaire** pour de nombreux insectes qui bénéficient d'une diversité floristique élevée, ou encore comme (iv) un **réservoir et/ou voie de déplacement pour les individus et de dispersion pour les propagules** (Burel et Baudry, 1995). En effet, les haies contribuent au déplacement de la faune et à la dispersion de la flore en jouant en rôle majeur dans la connectivité écologique à l'échelle du paysage (Bellamy et Hinsley, 2005; Bergès et al., 2010; Davies et Pullin, 2007). Maintenir un niveau suffisant de connectivité est un élément important pour le développement d'une agriculture plus durable (Heller et Zavaleta, 2009), entre autres nécessaire à la survie et au déplacement des auxiliaires de cultures (Burel et al., 1998; Petit et Burel, 1998).

En ce qui concerne **l'avifaune**, l'importance des haies est bien établie (sites de reproduction, de nidification et d'alimentation : Carrasco et al., 2018; Hinsley et Bellamy, 2000). De même pour de nombreuses espèces de **mammifères** généralistes (voies de dispersions et refuges), privilégiant souvent les haies longues et multi-strates (Pelletier-Guittier et al., 2020), composées d'une strate herbacée, d'une strate arbustive et d'une strate arborée, en raison de leur grand potentiel fonctionnel (Wolton et al., 2013). Pour des **invertébrés** tels que les coléoptères et les papillons, la densité de haies et la présence de bandes enherbées

dans un rayon proche d'un kilomètre est un facteur important de richesse et d'abondance (Dover et al., 2000; Duflot, 2013). En outre, les haies seraient aussi un facteur déterminant de la diversité génétique de certains **amphibiens** (Scribner et al., 2001). A l'échelle locale, la structure et l'orientation de feuillage des haies expliquerait la diversité des **arachnides** (Ysnel et Canard, 2000). De plus, les sols des haies constituent un réservoir de biodiversité pour la **pédofaune** et les **microorganismes du sol** (bactéries, champignons, microarthropodes et annélides) plus riches que des sols dépourvus de végétation (Monokrousos et al., 2006; Spaans et al., 2019).

Les haies sont également susceptibles d'abriter des **taxons protégés** ou menacés qui dépendent partiellement ou entièrement de ces milieux (Staley et al., 2020), comme l'a récemment été rapporté en ce qui concerne les communautés avifaunistiques de la région Grand-Est (Dokhelar et al., 2023). De plus, les haies contribuent au maintien de taxons fonctionnels importants en lien avec la pollinisation (Kremen et al., 2002), le recyclage de la matière organique (Holden et al., 2019) ou encore la production primaire et le stockage de CO₂ par la photosynthèse (Biffi et al., 2023). La disparition des haies compromet donc l'accomplissement de ces services écosystémiques pourtant essentiels à la production agricole. A titre d'exemple, les pollinisateurs sont responsables de 35 % de la production agricole mondiale de plus de 800 espèces végétales (Klein et al., 2007).

1.4. Déclin des haies en France et en Europe

Les **haies**, principaux éléments linéaires semi-naturels des paysages agricoles en Europe, ont été largement réduites en raison de **l'intensification de l'agriculture** et des **politiques nationales de remembrement** (Baudry et Jouin, 2003). **Dans toute l'Europe, des déclin massifs** ont été observés. L'Angleterre a par exemple perdu 50% de son linéaire de haies connues depuis 1945 (Robinson et Sutherland, 2002). La France a vu son **linéaire réduit de 70%** entre 1960 et 2000, soit 1.4 million km de haies perdues en 40 ans (Pointereau, 2002). Les paysages bocagers qui concentrent une grande densité de haie sont également en nette régression depuis la moitié du XX^e siècle (Pointereau et Coulon, 2006) et comptent parmi les paysages agricoles les plus menacés d'Europe de l'Ouest (Burel et Baudry, 1995). Par exemple, en Basse-Normandie, région bocagère, la densité de haie (mètres linéaires/Ha) a été pratiquement divisée par deux en 40 ans depuis 1972 (DIREN, 2007). Plus récemment, selon le scénario Afterres2050 de 2016 (SOLAGRO), la perte annuelle moyenne en France continue d'augmenter et l'érosion annuelle du linéaire est de l'ordre de 1.5% (Couturier et al., 2016). Les politiques de réimplantation initiées il y a une quarantaine d'année **ne permettent pas de compenser ces pertes** (Piveteau et al., 2023), avec seulement 3 000 km/an de nouvelles haies plantées au début des années 2000 (Pointereau, 2002). De plus, une haie récemment plantée nécessite plusieurs années pour devenir fonctionnelle (Biffi et al., 2023; Montgomery et al., 2020).

Le déclin des haies implique des pertes massives d'habitats fonctionnels pour de nombreux taxons, contribuant ainsi au **déclin de la biodiversité des milieux agricoles** (Tews et al., 2004) et à **l'homogénéisation biotique** des espaces ruraux (Gamez-Virues et al., 2015). Cela continu d'être souligné par de nombreuses études récentes à l'échelle de l'Europe, notamment vis-à-vis de l'avifaune (ex. Chamberlain et al., 2000; Reif et al., 2008; Siriwardena et al., 2000). Entre autre, la diminution de la longueur des haies réduit la connectivité du paysage et perturbe le fonctionnement spatial des populations et des communautés (Burel, 1992). Ces bouleversements ont également eu des effets néfastes mesurables pour les

exploitations (dommages causés par le vent aux cultures et aux bâtiments, augmentation des inondations, etc.) alors que les haies fournissent de nombreux **services écosystémiques** essentiels à l'agriculture (Baudry et Burel, 1984; Montgomery et al., 2020).

1.5. Des politiques nationales fortes s'organisent autour de la protection des haies

En France, la réglementation encadre essentiellement les **haies urbaines** et jusqu'à peu il n'existait **aucune protection spécifique aux haies bocagères ou agricoles**. Ce n'est que suite à l'article 4 de l'arrêté du 24 avril 2015 que la France a mis en place des dispositifs de protection assortis de mesures compensatoires dans le cadre des « bonnes conditions agricoles et environnementales » (BCAE). Ce texte limite fortement la destruction des haies, interdit la coupe entre le 1^{er} avril et le 31 juillet et ajoute que, lors du déplacement de la haie, la longueur de haie replantée doit être a minima de même longueur que la haie détruite (Article 4 - Arrêté du 24 avril 2015 - Légifrance).

Cependant, les **haies agricoles** font l'objet d'une ambition croissante et des politiques nationales fortes s'organisent autour de leur gestion. Le développement de la recherche autour du rôle des haies dans la connectivité des paysages (ex. Davies et Pullin, 2007; Staley et al., 2023) s'est traduite par la création de la **Trame Verte et Bleue** (TVB) en France, déclinaison nationale du réseau écologique paneuropéen. Cet outil d'aménagement du territoire issu des Grenelles de l'environnement (2009, 2010) vise à préserver et restaurer les **continuités écologiques** au sein d'un **réseau fonctionnel** à la fois terrestre (trame verte) et aquatique (trame bleue) par le maintien d'éléments semi-naturels, y compris les haies (Figure 7).

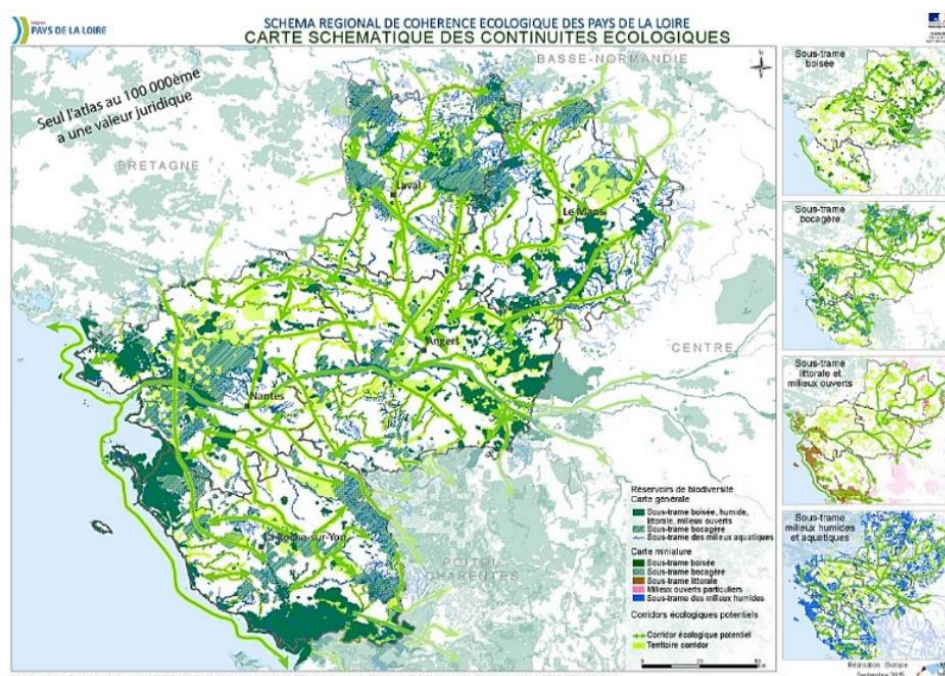


Figure 7. Carte de la Trame Verte et Bleue adoptée par arrêté préfectoral le 30 octobre 2015 suite au SRCE Pays de la Loire

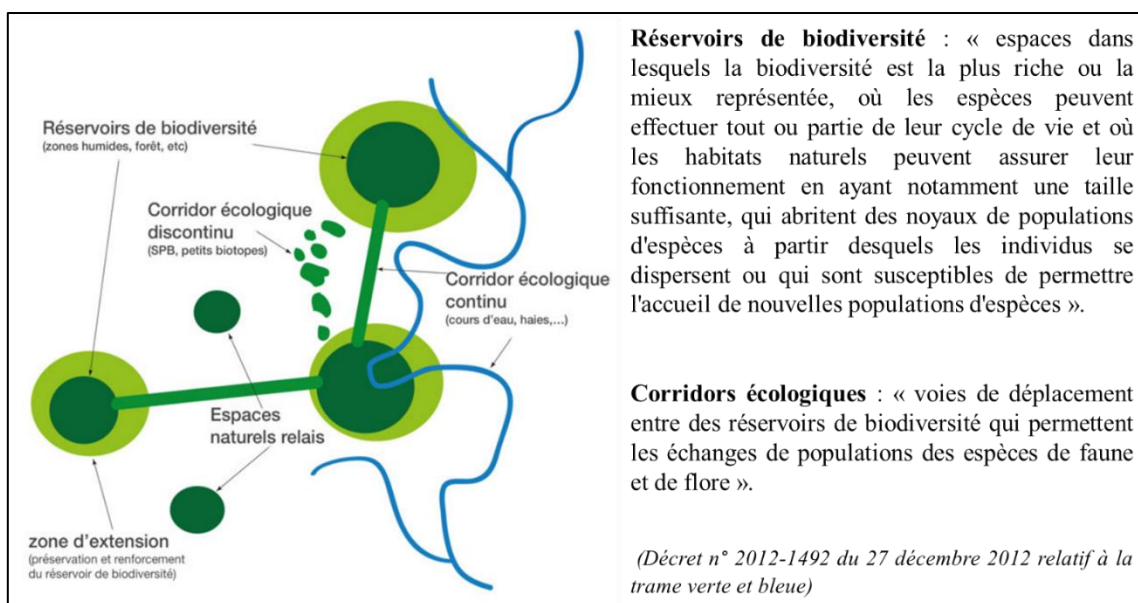


Figure 8. Représentation schématique d'un réseau écologique au sens de la Trame Verte et Bleue (schéma de gauche : Vully Diversité)

Ces continuités écologiques à différentes échelles spatiales doivent permettre aux espèces de se déplacer entre divers « réservoirs de biodiversité » possédant des ressources nécessaires à l'accomplissement de leur cycle de vie (Bergès et al., 2010) tout en préservant des « corridors écologiques » (Figure 8) assurant des « connexions entre les réservoirs de biodiversité, offrant aux espèces des conditions favorables à leur déplacement et à l'accomplissement de leur cycle de vie » (Article R371-19 - Code de l'environnement). Plus récemment, le « **Pacte en faveur de la Haie** », doté d'un budget de 110 millions d'euros, a été déployé dans les territoires début 2024 avec pour objectif un gain net de 50 000 km de linéaire d'ici 2030 au moyen d'une approche globale et intégrée portant sur l'ensemble des haies (agricoles et urbaines) et sur l'ensemble des maillons contribuant à leur valorisation. Initié en 2017 par l'Office français de la biodiversité (OFB), le **Dispositif de suivi des bocages** (DSB) a permis de cartographier les linéaires de haies en France métropolitaine en collaboration avec l'Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN). Son objectif est de produire des données nationales sur les bocages et les haies à une échelle fine afin d'harmoniser la mise en œuvre de ces politiques en explicitant le niveau de fonctionnalité des trames bocagères pour la biodiversité (Piveteau et al., 2023).

Malgré cela, au-delà du cadre d'écoéligibilité de la PAC incitant uniquement à préserver les éléments paysagers semi-naturels « d'intérêt agroécologique », des linéaires identifiés au titre de la TVB et certains arrêtés préfectoraux interdisant ponctuellement la destruction des haies, aucune mesure de protection des haies agricoles permet aujourd'hui d'inverser la **baisse généralisée** du linéaire (Piveteau et al., 2023; Pointereau et Coulon, 2006). A ces fins, un axe de solution porté par l'OFB est d'encadrer les interventions sur les haies par la **réglementation relative aux espèces protégées** qui s'applique à tous types de haies, avec certaines spécificités pour les haies agricoles. Pour ce faire, il est nécessaire de définir les types de haies agricoles qui i) constituent systématiquement des **habitats d'espèces protégées** (au sens de l'Arrêté Ministériel du 29 octobre 2009 comme aire de repos et site de reproduction) dans le champ des articles L411-1 et 2 du code de l'environnement, ou bien qui ii) sont **susceptibles d'accueillir des espèces protégées**. Cette logique s'appuie sur deux

directives Européennes : la Directive « Habitats » (92/43/CEE) qui interdit la perturbation intentionnelle d'espèces animales protégées ainsi que la détérioration des biotopes servant de site reproduction ou d'aires d'habitats, et la Directive « Oiseaux » 2009/147/CE qui interdit de détruire ou d'endommager les nids et les œufs ainsi que de perturber intentionnellement les oiseaux pendant la période de reproduction ou de dépendance. Ainsi, l'exigence réglementaire en matière de gestion « Oiseaux » interdit la destruction d'une haie dans le cas où elle assure la conservation des espèces et des habitats. Dans le cadre de cette étude, **nous proposons d'élargir cette approche aux chiroptères**, un taxon protégé et encore rarement pris en compte dans les études d'impacts écologique.

2. Les chiroptères : enjeux de conservation d'un taxon protégé dans les paysages agricoles

2.1. Mieux caractériser la qualité écologique des haies pour des taxons hautement mobiles

En écologie de conservation, plutôt que de recenser la biodiversité de manière exhaustive, on peut avoir recours à des **taxons-modèles** dont la réponse au milieu reflète sa qualité écologique pour un ensemble plus large de taxons. Afin de caractériser **l'influence multi-échelles des haies sur la biodiversité**, une espèce-modèle doit i) être sensible aux changements de pratiques agricoles ; ii) être sensible à l'hétérogénéité compositionnelle et configurationnelle caractérisant les réseaux de haies et les paysages bocagers ; iii) utiliser les haies pour répondre à des besoins distincts au cours de leur cycle et, pour ce faire, iv) réagir à des processus à différentes échelles spatiales (Meurant et al., 2018; Rolland, 2020).

Cependant, les relations haies-biodiversité ont principalement été étudiées au moyen d'espèces d'invertébrés répondant essentiellement à des échelles locales (ex. Coulthard et al., 2016; Dover, 2019), en particulier concernant les insectes auxiliaires (Morandin et al., 2014; Pisani Gareau et Shennan, 2010). Ces travaux ont permis de mettre en lumière l'effet de certaines caractéristiques des haies - telles que la structure, la densité de feuillage et la proportion de plantes ligneuses – dans l'accomplissement de la pollinisation, la dispersion des graines, la régulation des ravageurs ainsi que de la qualité des sols (Kratschmer et al., 2024). En revanche, la littérature porte rarement sur l'influence de paramètres structurels des haies sur des taxons hautement mobiles et ces travaux tendent en majorité à se baser sur les oiseaux selon une méta-analyse de Kratschmer et al. (2024) sur la période 1974-2022.

Il est donc nécessaire de mieux comprendre à la fois l'effet des caractéristiques locales des haies agissant sur des taxons mobiles ainsi que leurs interactions avec le contexte paysager (Boughy et al., 2011a; Dainese et al., 2015; Montgomery et al., 2020; Staley et al., 2023). Ceci aurait des implications directes sur **l'efficacité des politiques de gestion** des haies à l'échelle des exploitations tant en termes de coûts investis qu'en gains de biodiversité. Dans cette étude, nous proposons de considérer les **chiroptères** comme taxon-modèle dans la mesure où elles dépendent fortement de facteurs à la fois locaux et paysagers et sont particulièrement sensibles aux variations de pratiques agricoles (ex. réduction de l'abondance de proies en agriculture conventionnelle, Wickramasinghe et al., 2004).

2.2. Présentation et écologie générale des chiroptères d'Europe

2.2.1. Un ordre diversifié

Les chiroptères (*Chiroptera*) sont un **ordre très diversifié de mammifères** ayant comme caractères clés d'avoir acquis la fonction de **vol actif** et, pour une partie d'entre elles, de disposer d'un système de repérage par **écholocation** (Jones et Teeling, 2006; Schnitzler et al., 2004). Cet ordre se compose de deux sous-ordres : les **Ptérropodiformes** (*Yinpterochiroptera*) regroupant les mégachiroptères ainsi que quelques familles de microchiroptères (ancienne classification) vivant essentiellement proche de l'équateur, et les **Vespertilioniformes** (*Yangochiroptera*) composés de toutes les autres familles de microchiroptères que l'on retrouve notamment en Europe (Arthur et Lemaire, 2021). Au total, cet ordre se compose de 1 400 espèces réparties en 19 familles, représentant à elles seules 22% des espèces de mammifères connues (Burgin et al., 2018). Actuellement, 36 espèces sont présentes en France métropolitaine (principalement des familles des Vespertilionidés et quelques Rhinolophes, Minioptères et Molossidés, Denzinger et Schnitzler, 2013).

Leur quasi-omniprésence sur Terre (Figure 9) tient à leur **fort facteur de dispersion** ainsi qu'à de **nombreuses adaptations** des systèmes sensoriels et moteurs au cours de l'évolution qui leur ont permis de rayonner au sein d'une **multitude de niches écologiques** (Arthur et Lemaire, 2021). Cet ordre comprend une grande diversité de comportements de chasse, de régimes et de caractères morphologiques (Figure 10) permettant leur regroupement au sein de **guildes** (concept détaillé en III-2.1.3, Denzinger et Schnitzler, 2013).

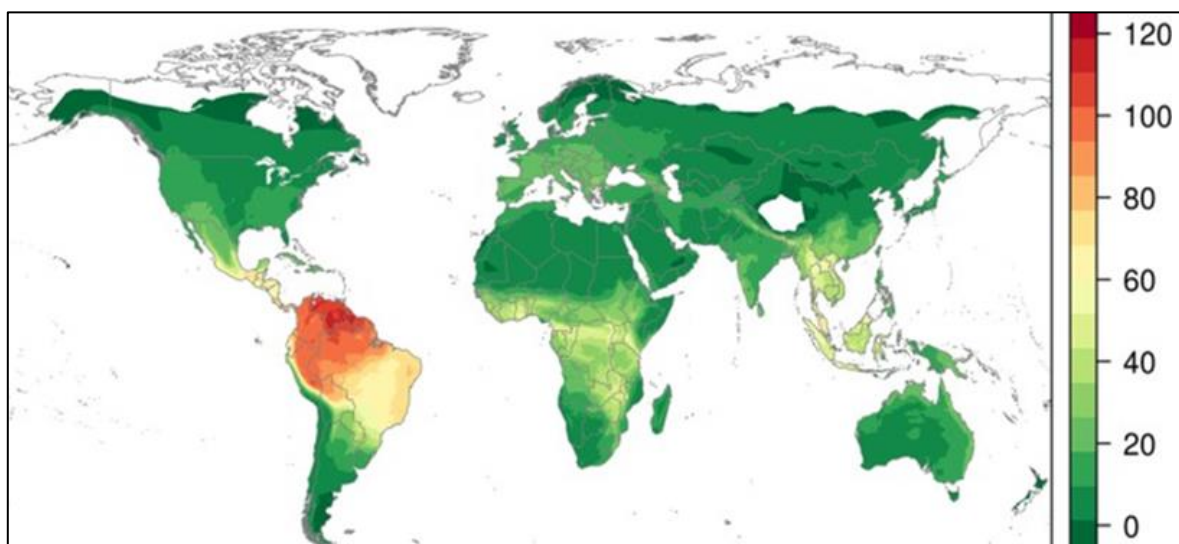


Figure 9. Carte de répartition de la richesse des chiroptères dans le monde (Olival et al., 2017). Le gradient de couleur indique le nombre d'espèces différentes recensées dans chaque région.

I. CONTEXTE DE L'ETUDE

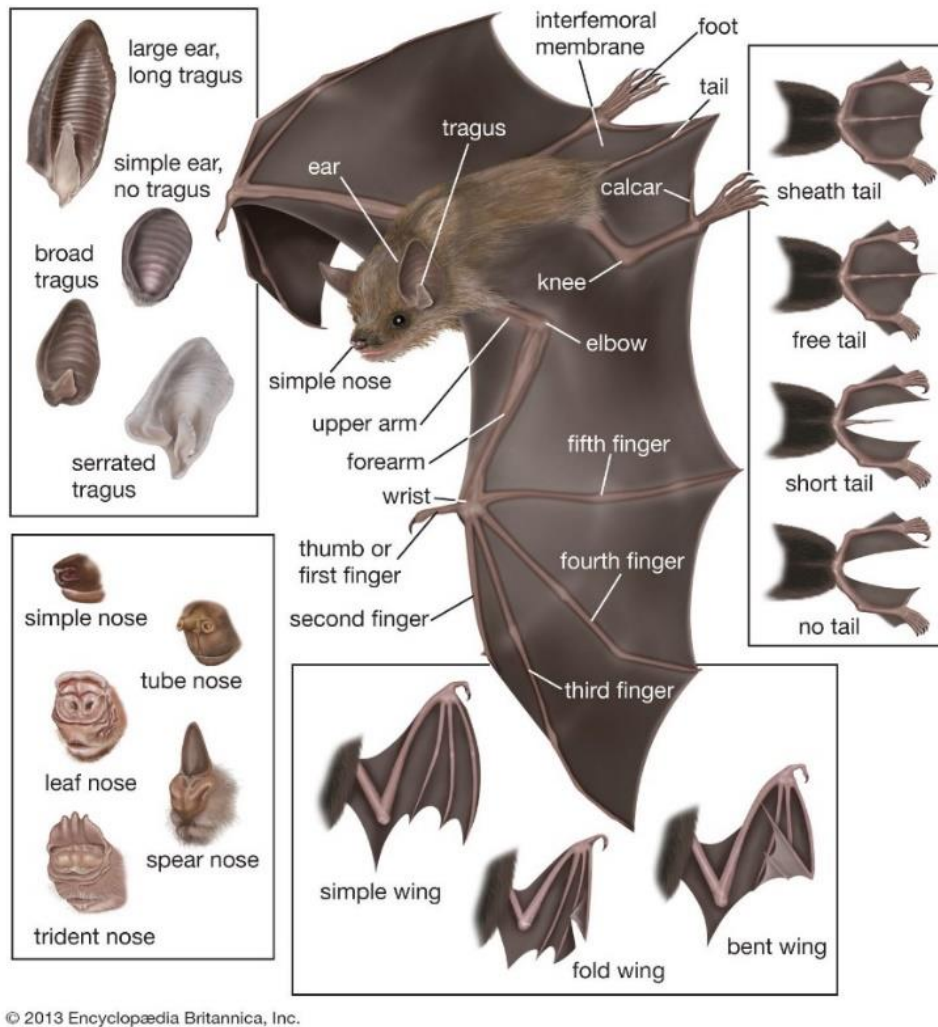


Figure 10. Présentation de l'anatomie générale d'une chauve-souris et de la diversité morphologique de certains de ses membres et organes (Encyclopedia Britannica, 2013).

2.2.2. L'écholocation : une perception fine de leur environnement physique

La nuit, la majorité des espèces présentes en Europe (microchiroptères) se repèrent au sein de leur environnement par **écholocation** en émettant des cris ultrasonores par vibrations des plis vocaux. Ces cris durent en moyenne 5 millisecondes et sont amplifiés et filtrés en fréquence (entre 10 et 110 kHz) par des résonateurs situés dans le nez et la gorge afin de capter l'écho qui leur est renvoyé. A partir de la variation des signaux électriques produits par le système auditif, le cerveau forme une **carte mentale de son espace acoustique** permettant aux chauves-souris de localiser précisément des objets et des proies, d'en déterminer la taille et les mouvements. Chaque espèce émet dans une **gamme spécifique** et peut moduler la structure du signal afin d'ajuster la portée et la résolution de l'information perçue. Cette adaptation évolutive leur permet également d'évoluer la nuit et dans des milieux sombres, tandis que les espèces de chiroptères n'ayant pas cette aptitude sont crépusculaires. L'écholocation est utilisée essentiellement en phase de chasse en raison de la forte dépense énergétique associée à ce trait, le reste du temps les chiroptères ont recours à la vision (Arthur et Lemaire, 2021; Barataud et Tupinier, 2012)

2.2.3. Cycle vital des microchiroptères d'Europe

Les microchiroptères vivent généralement moins de **15-20 ans**, une longévité en moyenne trois fois supérieure à celle d'un mammifère de taille semblable (Lagunas-Rangel, 2020). Au cours d'une journée, un individu dort environ 20 heures et sort de son gîte en début de nuit pour chasser. Les espèces d'un même milieu occupent différentes niches écologiques et choisissent des **terrains de chasse** adaptés à leurs besoins. Certains groupes d'espèces préfèrent les espaces stratifiés (forêts, vergers, haies, lisières : ex. *Miniopterus schreibersii*), d'autres les espaces ouverts (prairies et pâtures : ex. *Myotis blythii*), ou les points d'eau (rivière lente, mares, etc. : ex. *Myotis capaccinii*, *Myotis daubentonii*). Certaines fréquentent même les **espaces urbanisés** en plus de leurs terrains de chasse naturels, en particulier les zones éclairées qui attirent des essaims d'insectes. Les microchiroptères d'Europe (Figure 11), exploitent une grande variété de sources de nourriture, elles sont généralement insectivores mais peuvent également consommer des araignées et des petits vertébrés. Leur **cycle vital se déroule en 2 phases** (Figure 12), (i) une phase active et (ii) une phase d'hibernation associée à de profondes transformations physiologiques. La réalisation de ce cycle dépend de la disponibilité d'une **pluralité de types de milieux**, impliquant des **déplacements fréquents** au cours de l'année (Arthur et Lemaire, 2021).

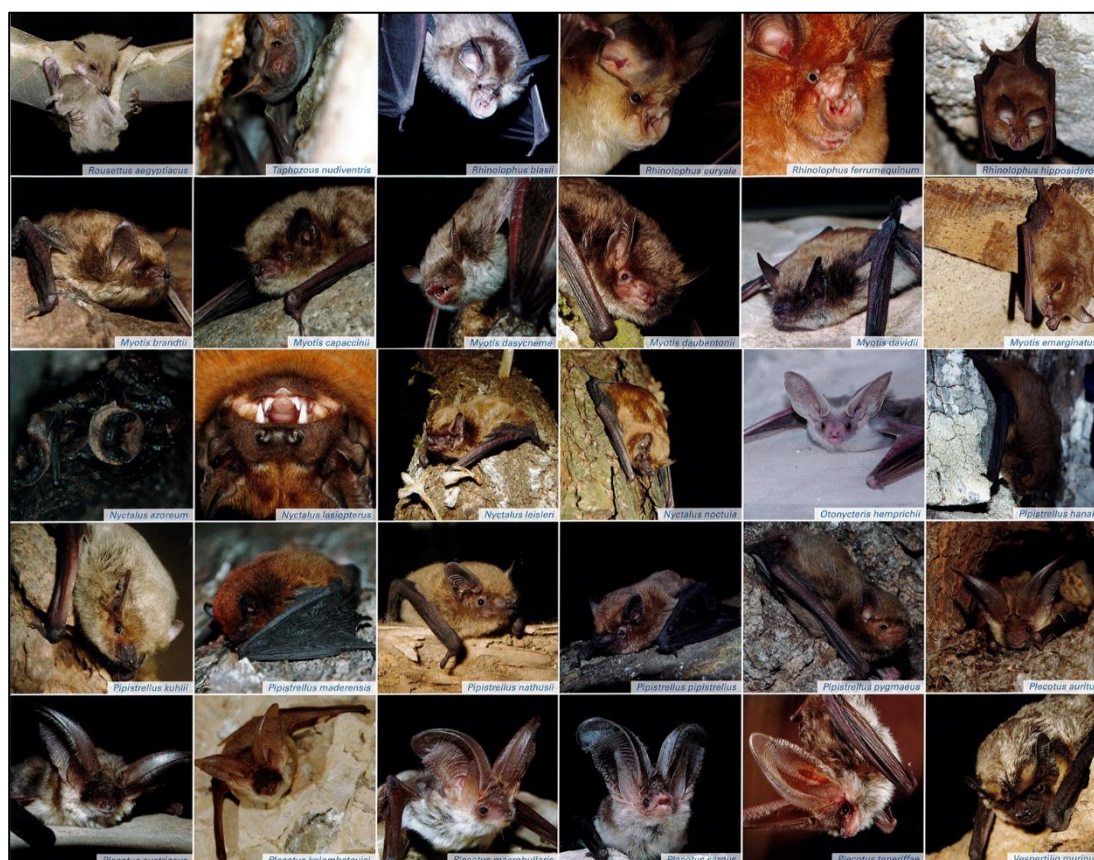


Figure 11. Exemples d'espèces de chiroptères présentes en Europe (EUROBATS).



Figure 12. Cycle de vie abrégé des Microchiroptères Européennes (illustration : L. FOGLAR).

(i) En sortie d'hibernation, les chauves-souris transitent vers leurs **gîtes d'été**. Tandis que les mâles occupent une gamme très hétéroclite de sites (ex. fissures de mur, tronc creux, boîtiers électriques, terriers, etc.), les femelles se regroupent, parfois à plusieurs espèces, dans de grandes **colonies maternelles** ou « nurseries » afin de mettre-bas et élever les juvéniles. Les naissances ont lieu entre fin du printemps et début de l'été à l'issue d'une période de gestation pouvant durer 40 à 70 jours. Une portée comporte généralement un juvénile qui acquiert la capacité de vol en quelques jours et devient autonome en 6 à 8 semaines. Dès 1 à 3 ans, la maturité sexuelle est atteinte et le rut dure tout l'automne parallèlement à la **constitution de réserves lipidiques**. Puisque la période d'activité annuelle d'une femelle s'étale sur seulement 6 mois (Figure 12), cela contraint les individus à s'accoupler avant l'hibernation et donc à retarder la fécondation par **ovulation différée**.

(ii) En fin de période de rut, les chauves-souris transitent de nouveau vers leurs **gîtes d'hiver** au moyen d'**axes de déplacements** (corridors semi-naturels). Des groupes peuvent s'établir brièvement au sein de **gîtes intermédiaires**, que ce soit au printemps ou en automne, en-dessous des ponts ou bien dans des tunnels d'égouts. Les mâles et les femelles hibernent ensemble, parfois en groupes pour conserver la chaleur. Les espèces cavernicoles (ex. *Myotis myotis*) préfèrent les cavités souterraines sombres afin de se prévenir des courants d'air et assurer une température et une hygrométrie stable durant leur léthargie. En revanche, les espèces sylvoles (ex. les genre *Barbastella* et *Nyctalus*) sont capables d'hiberner à des températures plus élevées et choisiront plutôt des cavités d'arbres. L'**hibernation** est une réponse adaptative à la baisse des températures et à la pénurie d'insectes en hiver. Durant cette période, leur **métabolisme change drastiquement**, marqué par un ralentissement cardiaque et une baisse de leur température interne de 39°C à environ 1-10°C selon les espèces. Au retour des conditions favorables, les individus sont amaigris et les femelles, après déclenchement de la **fécondation**, entreront dans une nouvelle période de gestation.

2.3. Déclin et régimes de protection des chiroptères

2.3.1. Un taxon en déclin sensible aux perturbations anthropiques

De premiers travaux ont permis de mettre en évidence un déclin à partir des années 1950-1960 (Girard-Claudon, 2010), période de « révolution agricole » caractérisée par bouleversements majeurs dans l'organisation des paysages ruraux. Aujourd'hui, des espèces jusqu'alors « communes » affichent des déclin parfois alarmants. Selon l'INPN (2020), 20 espèces Françaises sont confrontées à des risques élevés de disparition, surtout en métropole où parmi les 36 espèces recensées **près de la moitié sont menacées ou quasi-menacées** (1 CR, 1 EN, 6 VU et 8 NT²). En 2022, l'indicateur de l'ONB (Observatoire National de la Biodiversité) indique que les chauves-souris de France métropolitaine ont connu une **diminution de 38% en 10 ans**, toutes espèces confondues. Dans les espaces agricoles, l'ONB estime une perte d'abondance similaire de l'ordre de 43% (Figure 13) en moins de 15 ans, de 2006 à 2021 (Naturefrance, 2022). Cela concerne particulièrement la Noctule commune (*Nyctalus noctula*) qui a vu ses effectifs baisser de 88%, mais également la Sérotine commune (*Eptesicus serotinus*, -30%) ou encore la Pipistrelle de Nathusius (*Pipistrellus nathusii*, -46%). Cet indicateur provient de données issues du **programme de sciences participatives Vigie Chiro** associé au CESCO-Patrinat (OFB-CNRS-MNHN). Il s'agit du taux d'évolution de l'abondance sur toute la période de suivi de 11 taxons communs (cf. figure 13). Alors que certaines populations semblent se rétablir dans certains pays européens, les facteurs extrinsèques et intrinsèques à l'origine de ces augmentations n'ont pas encore été élucidées (Froidevaux et al., 2017a).



Figure 13. Evolution de l'abondance des populations de chauves-souris métropolitaines entre 2006 et 2021 (ONB, Vigie-Chiro, CESCO-Patrinat, 2022).

² CR : En danger critique ; EN : En danger ; VU : Vulnérable ; NT : Quasi menacé (Liste Rouge UICN).

I. CONTEXTE DE L'ETUDE

Du fait de leur cycle de vie complexe, de leur dynamique de population lente et de leur phénologie (migration, dispersion, agrégation saisonnière, etc.), les chauves-souris sont **sensibles aux variations brutales de leur milieux**. Les causes des déclinés observés sont donc **multifactorielles** et liées à l'activité humaine, en particulier à l'**intensification de l'agriculture** comme le montre la Figure 14 (Estrada et Coates-Estrada, 2002; Gorresen et Willig, 2004; Kerbiriou et al., 2018a). D'une part, la réduction des éléments et zones semi-naturelles ainsi que l'homogénéisation spatiotemporelle et la fragmentation des paysages agricoles en Europe ont entraîné des **pertes d'habitats** et ont réduit la connectivité et l'hétérogénéité des milieux. D'autre part, la conversion de prairies permanentes en cultures annuelles et l'utilisation accrue de pesticides et d'engrais, outre les effets néfastes causés par **bioaccumulation** et effets **reprotoxiques**, tendent à réduire l'**abondance d'insectes** dans les espaces agricoles, engendrant probablement des effets en cascade sur les chauves-souris comme en témoignent les déclinés d'autres taxons insectivores occupant des niveaux trophiques élevés (Hallmann et al., 2017, 2014; Outhwaite et al., 2022). A ces menaces s'ajoutent aujourd'hui des **phénomènes nouveaux** et encore peu étudiés, tels que la **pollution lumineuse** liée à l'étalement urbain (Boldogh et al., 2007) ou encore les **éoliennes** qui posent des risques importants de barotraumatismes chez les chauves-souris (Baerwald et al., 2008).

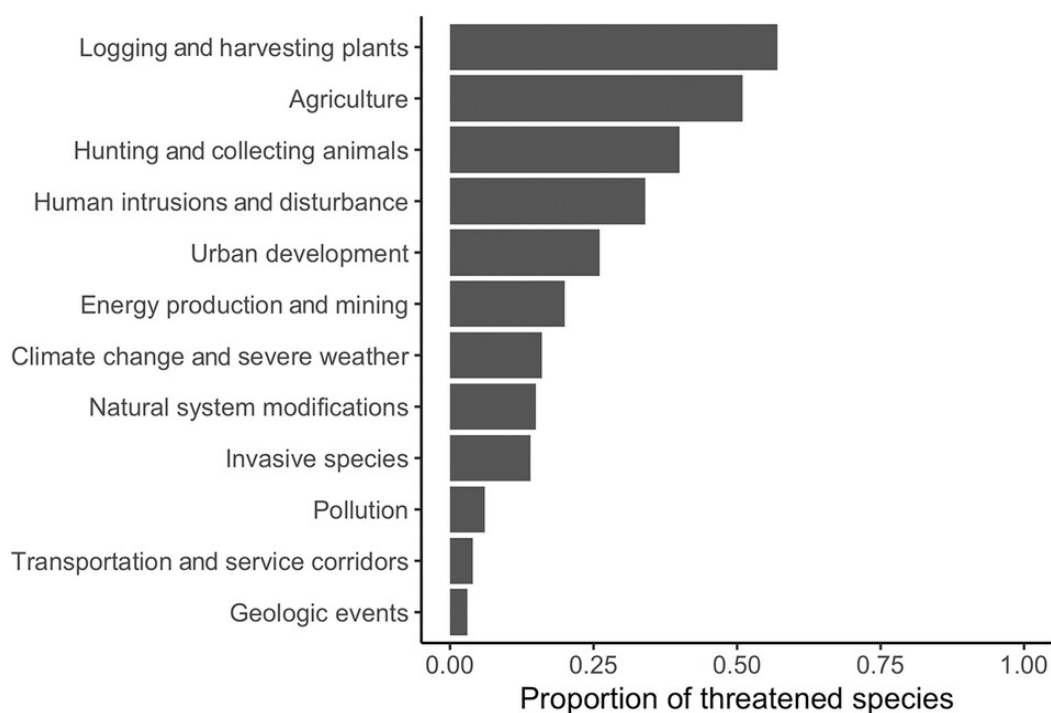


Figure 14. Classement des principales menaces pour les chiroptères par proportion d'espèces concernées – 94% des 180 espèces sont concernées par au moins un type de menace (Frick et al., 2020).

2.3.2. Un régime de protection à l'échelle nationale et Européenne

En France, le début de la protection réglementaire des chiroptères remonte à l'Arrêté de la **Loi pour la Protection de la Nature** de 1976 (Loi n° 76-629). Cependant, l'ensemble des espèces ne bénéficient d'une protection nationale que depuis les **arrêtés ministériels des 9 juillet 1999**, fixant la liste des espèces de vertébrés protégées menacées d'extinction en France, et **23 avril 2007**, incluant les sites de reproduction et les aires de repos sous le régime de protection. En France métropolitaine, les chiroptères font l'objet d'un **Plan National d'Actions** (PNA) décliné à l'échelle régionale. Dans le cadre du 3^{ème} PNA Chiroptères (2015-2025), 19 des 36 espèces présentes en métropole ont été identifiées comme « prioritaires » pour faire l'objet d'actions de conservation dont le Grand Rhinolophe, la Grande Noctule, la Sérotine commune et la Pipistrelle commune.

Au niveau Européen, la **Directive Habitats** faune-flore (92/43/EEC) de 1992 visant protéger les habitats d'espèces protégées, associée à la constitution du réseau Natura 2000, comporte un volet Oiseaux et Chiroptères renforçant leur protection. Cette directive inscrit 12 espèces en Annexe II des « espèces animales et végétales d'intérêt communautaire nécessitant la désignation de zones spéciales de conservation » en plus d'ajouter l'ensemble des espèces en Annexe IV des « espèces animales et végétales d'intérêt communautaire qui nécessitent une protection stricte ». En conséquence, la destruction ou le dérangement intentionnel d'individus ainsi que la destruction ou l'altération des sites de chasse, de repos et de reproduction sont interdits.

2.4. Enjeux de conservation des chiroptères dans les espaces agricoles

2.4.1. Contribution à la lutte contre les insectes bioagresseurs

Concentrant presque un quart de la diversité des espèces de mammifères et réparties sur la quasi-entièreté des surfaces terrestres, les chiroptères sont au centre de très nombreuses régulations et interactions écologiques. Ce sont généralement des **espèces « clé de voûte »** (Annexe 5) au sein des écosystèmes qu'elles peuplent en raison des **fonctions très variées** qu'elles occupent (Ramírez-Francel et al., 2022). Dans les régions tempérées, elles ont un rôle important dans la **régulation des populations d'insectes** y compris nuisibles tels que les moustiques (Gonsalves et al., 2013; Tuneu-Corral et al., 2023).

La lutte contre les insectes bioagresseurs est un défi majeur pour l'agriculture et les formes de lutte biologique intégrées constituent des leviers connus et rentables pour les exploitants, notamment en arboriculture et en viticulture (Tuneu-Corral et al., 2023). Les chiroptères, un taxon particulièrement bien représenté au sein des paysages agricoles (ex. Dietz et al., 2013; Park, 2015; Vallé et al., 2023), font l'objet d'un nombre croissant de travaux portant sur leur qualité d'**auxiliaire de cultures** (Boyles et al., 2011; Puig-Montserrat et al., 2015; Tuneu-Corral et al., 2023) dont l'efficacité pourrait surpasser celle des oiseaux (Beilke et O'Keefe, 2023; Kalka et al., 2008). En effet, les espèces d'insectes bioagresseurs peuvent constituer jusqu'à **80% du régime alimentaire** d'une chauve-souris. Ces dernières incluent des insectes nocturnes et crépusculaires associés à une différents milieux (forêts, prairies ou zones humides) dont de nombreux genres de coléoptères et d'hémiptères (Kunz et al., 2011). Chaque nuit, les chiroptères de métropole peuvent consommer jusqu'à la moitié de leur poids en insectes, soit 1 à 23 kg par individu par an. Selon Whitaker (1995), une colonie de 150 Sérotines brunes (*Eptesicus fuscus*) consommerait annuellement environ 600 000 chrysomèles rayées du concombre, 194 000 coléoptères communs, 158 000 cicadelles et 335

000 punaises. Boyles et al. (2011) estiment que la disparition des chiroptères aux États-Unis coûterait à minima **3.7 milliards de dollars** par an au secteur agricole. En France, dans le cadre du PNA Chiroptères, un des objectifs de la Fédération des Conservatoires d'espaces naturels est de concilier pratiques agricoles et préservation des Chiroptères en accompagnant les exploitants. En Maine-et-Loire, par exemple, des viticulteurs sont nombreux à installer des gîtes au sein de leurs vignobles dans la lutte contre les vers de la grappe eudémis et cochylis (ex. Anjou agricole, 2024).

2.4.2. Un taxon au fort potentiel bioindicateur

Certaines espèces de chiroptères pourraient constituer des **espèces « parapluie »** (Annexe 5). En effet, les conditions favorisant la persistance de ce taxon sont susceptibles de favoriser celles d'un plus grand spectre d'espèces co-occurentes (Jones et al., 2009; Stahlschmidt et Brühl, 2012). Récemment, Wang et al. (2023) ont suggéré que puisque « les espèces clé-de-voûte et les espèces parapluies reflètent respectivement la stabilité et l'intégrité du réseau trophique », leur conservation conjointe serait « appropriée [dans le cadre de] la protection globale du réseau trophique ». En ce sens, propose de mettre en avant l'importance des chiroptères en tant qu'**espèces indicatrices de biodiversité** (Annexe 6), à la fois capables de servir d'**indicateurs écologiques** (témoins de la dégradation de processus écologiques spécifiques) et **environnementaux** (sensibles à une large gamme de stress, notamment anthropogéniques) pour mieux rendre compte de l'altération des écosystèmes (Jones et al., 2009; Park, 2015; Russo et al., 2021; Zukal et al., 2015). Un **bioindicateur** peut être défini comme un taxon réagissant de manière prédictible à la qualité ou à certaines altérations des caractéristiques de son milieu. Leur suivi permet de rendre compte de bouleversements environnementaux afin d'identifier des mesures pour les atténuer (Russo et al., 2021).

2.5. Approfondir la connaissance des relations haie-chiroptères : un moyen de protéger les haies et la biodiversité qu'elles abritent

Les chiroptères ont longtemps été tenus à l'écart des problématiques d'évaluation et de gestion des milieux en raison de **défis techniques** posés par leur suivi *in situ* (observation directe, capture au filet et baguage ; Girard-Claudon, 2010), par leur mode de vie nocturne ainsi que par la perception culturelle dont elles font parfois l'objet, en particulier dans les régions occidentalisées (ex. Sieradzki et Mikkola, 2022). Récemment, des **progrès en acoustique passive et télémétrie** ont permis **une meilleure prise en compte** de ce taxon dans les suivis des populations de faune sauvage (Froidevaux et al., 2019; Lacoëuilhe et al., 2018a). Ce regain d'intérêt s'est traduit par l'émergence **d'une dynamique associative** dans laquelle s'inscrit le programme de science participatives **Vigie Chiro** de Vigie Nature, rattaché au CESCO-MNHN et en partenariat avec l'OFB.

Puisque **l'évaluation de la qualité d'un habitat** est un des objectifs des procédures d'instruction prévues au Code de l'Environnement, la **forte valeur bioindicatrice** des chiroptères en fait un taxon important dans la réalisation d'études d'impact pour une large gamme de projets à emprise spatiale large ou faible. Au vu du **déclin de ce taxon** et de son rôle dans le maintien de la biodiversité et dans la fourniture de services utiles à l'agriculture, les mesures de conservation des haies doivent être optimisées afin de **préserver les chiroptères dans les paysages agricoles**.

Les haies agricoles, en fort déclin depuis les années 1960, souffre encore d'une **réglementation insuffisamment cohérente**. Il y a cependant un levier d'action immédiat qui permettrait d'assurer la préservation des haies agricoles en s'appuyant sur la **réglementation relative aux espèces protégées**. Cependant, relativement peu d'études ont examiné l'efficacité des programmes agroenvironnementaux quant à l'atténuation des impacts de l'agriculture sur les chiroptères en Europe (Britzke et al., 2013). Ainsi, la principale difficulté à l'application de cette réglementation tient dans la **caractérisation de la présence de chiroptères** parmi une **typologie de haie** établie en tenant compte des **différents contextes paysagers**. Une meilleure compréhension des interactions haie-chiroptères à l'échelle locale permettrait de mieux qualifier l'utilisation des haies par les chiroptères et donc de proposer une **gestion plus efficace à la fois des haies et de la biodiversité** qu'elles abritent.

Cela aurait des applications directes dans la mise en œuvre de la **séquence Eviter-Réduire-Compenser** (ERC), un outil très répandu de préservation de la biodiversité à approche « projet par projet » (Bezombes et Regnery, 2020; Bigard et al., 2020). Ce triptyque qui repose sur **trois étapes consécutives** par ordre de priorité permettrait dans notre cas :

- i) D'*éviter* des dégâts en amont d'un projet pouvant affecter directement les haies identifiées comme potentielles habitats de certaines espèces de chiroptères. Cela consiste à garantir l'absence totale d'impacts directs ou indirects sur l'ensemble des les populations ciblées sur les composantes physiques et biologiques nécessaires à l'accomplissement de son cycle de vie ;
- ii) De *réduire* les impacts en hiérarchisant les enjeux principaux auxquels il est nécessaire de répondre par une modification des modalités du projet (durée, intensité, étendue géographique, emprise, etc.) par une meilleure caractérisation de la qualité des haies pour les chiroptères ;
- iii) De *compenser* des impacts résiduels qui n'auraient pas pu être évités par les deux volets précédents en mobilisant la restauration d'autres haies comme mesures compensatoires. Par ailleurs, ces connaissances supplémentaires pourront permettre de mieux accompagner les agriculteurs dans une gestion positive des haies au moyen de modes de gestion adaptés aux divers contextes locaux et paysagers.

3. Vers une meilleure compréhension des effets liés aux caractéristiques des haies sur les chiroptères

Au cours des 60 dernières années, l'intensification de l'agriculture a entraîné une réduction drastique et généralisée des haies dans de nombreuses régions d'Europe, associée à une érosion de la biodiversité dans les paysages agricoles. Compte tenu de l'importance écologique des éléments semi-naturels linéaires tels que les haies, des programmes agroenvironnementaux comme le « Pacte en faveur de la Haie » (Ministère de l'Agriculture, 2023) fournissent un soutien financier pour la gestion, la conservation et la restauration des haies. Cependant, ces programmes n'évaluent pas de manière précise la qualité des haies en tant qu'habitat pour les chauves-souris, taxon protégé en France. Afin d'améliorer l'efficacité de ces initiatives et préserver les chauves-souris dans les paysages agricoles ainsi que leurs nombreux services écosystémiques, il est nécessaire de mieux comprendre **le rôle des haies** sur l'activité des chauves-souris afin de (i) mieux évaluer la qualité écologique d'une haie (évaluation des enjeux de conservation) et de (ii) proposer des mesures de gestion favorables et efficaces en tenant compte du contexte paysager. Cependant, **peu d'études** ont permis à

ce jour de caractériser les relations entre les **caractéristiques de haies à l'échelle locale** et l'activité des chauves-souris.

3.1. Effets des caractéristiques de haies à l'échelle locale : des axes de recherche encore récents

Généralement, l'activité³ des chiroptères est supérieure aux abords de haies plutôt qu'en milieu ouvert. Néanmoins, l'**effet de la présence de haie** dépend à la fois du contexte paysager et des exigences propres à chaque groupe d'espèces. Par exemple, dans le Cher, l'abondance de Sérotines communes est plus élevée dans les prairies pâturées qu'au sein de grandes cultures céréalières (Arthur et al., 2014). Cependant, en présence de haies à proximité, ces dernières sont significativement plus nombreuses dans le cas des grandes cultures sans qu'un effet additif soit détecté dans le cas des pâtures (Kerbiriou et al., 2010). Bien que toutes les espèces dépendent de la composition du paysage, certaines dépendant davantage de la structure du paysage (connectivité) telles que *Pipistrellus pipistrellus* et *P. pygmaeus* qui sont fréquemment associées aux milieux fermés comme les bosquets, les haies et les lisières de forêts. Il est établi que les haies constituent des **terrains de chasse** importants car elles abritent une abondance et une richesse d'invertébrés plus importante qu'en milieux ouverts, à l'intérieur des parcelles (Garratt et al., 2017; Verboom et Spoelstra, 1999; Wickramasinghe et al., 2004). Principaux prédateurs des insectes nocturnes, certaines espèces chassent en lisière le long des haies en vol ou à l'affût perchées sur une branche (Coulthard et al., 2016). Dans ce cas, il s'agit souvent d'espèces adaptées aux milieux encombrés (*Rhinolophus spp.*, *Plecotus spp.*, *Myotis spp.*) et la haie, milieu d'interface, leur est très favorable (Matutini et al., 2022).

Au-delà de l'effet liée à la présence/absence des haies en contexte agricole, il existe assez peu d'études qui ont permis mettre en lumière l'influence de **caractéristiques locales** des haies sur l'abondance et la richesse des chiroptères (Froidevaux et al., 2019; Fuentes-Montemayor et al., 2011; Lacoeyllhe et al., 2018a). La plupart des travaux portent essentiellement sur l'effet de la hauteur des haies (Foxley et al., 2023; Hein et al., 2009; Toffoli, 2016), leur âge (Grüebler et al., 2008; Merckx et al., 2010) et plus récemment sur leur mode de gestion (Blary et al., 2021; Froidevaux et al., 2019). Néanmoins, **des lacunes subsistent** quant à l'effet de la diversité floristique des haies, de leur complexité structurale, de leur densité ou encore de leur diversité des gîtes, d'autant plus que peu d'études ont mené des analyses au sein de différents contextes paysagers (Boughey et al., 2011b; Lacoeyllhe et al., 2016). En effet, alors que des progrès en acoustique passive ont permis de simplifier les suivis de chiroptères, la collecte de données locales et en particulier la caractérisation précise des haies sur le terrain demeure coûteuse et minutieuse.

3.2. Effet du contexte paysager : des processus mieux documentés

Il est bien établi que la qualité écologique d'une haie dépend de son insertion dans une mosaïque paysagère plus ou moins connectée (Aviron et al., 2005; Burel et Baudry, 1995), en particulier pour les chiroptères (Lacoeyllhe et al., 2018b, 2016). La **composition** et la **structure** du paysage (cf. annexe 2) sont susceptibles d'influencer l'utilisation des haies par les chauves-souris et ce de manière différente selon les traits liés à l'espèce (ex. comportement de vol et de chasse). Les espèces très mobiles volant en altitude sont plus susceptibles de répondre à des processus ayant lieu à l'échelle du paysage que des espèces

³ Généralement définie comme le nombre de « passages » enregistrés sur un site au cours d'une période (Reason et al., 2016).

au vol lent, proche de la végétation, adaptées aux milieux fermés (Denzinger et Schnitzler, 2013; Froidevaux et al., 2019).

Comme expliqué précédemment, le cycle annuel des chiroptères dépend de la disponibilité de **plusieurs types de milieux** favorables au cours de l'année pour la chasse et la reproduction : des terrains de chasse variés, abondants en insectes et accessibles, des gîtes d'été relativement chauds pour la mise-bas et l'élevage des juvéniles, des gîtes d'hiver aux conditions stables pour hiberner ainsi que des gîtes intermédiaires en automne et au printemps (Arthur et Lemaire, 2021). Ces milieux peuvent être **distants de plusieurs dizaines de kilomètres** les uns des autres et le domaine vital d'une colonie peut s'étendre à plusieurs hectares. Lors des **phases de transit annuelles** des gîtes d'été vers les gîtes d'hiver, la plupart des espèces parcourent des distances comprises entre **50 km** (*Rhinolophus euryale*) et **300-400 km** (*Myotis dasycneme*), tandis que d'autres espèces peuvent parcourir jusqu'à **3000-4000 km** telles que *Pipistrellus nathusii* et *Vespertilio murinus* (Arthur et Lemaire, 2021). Ainsi, la plupart des individus effectuent également des **déplacements importants quotidiennement** pour s'alimenter ou se reproduire. A l'échelle d'une espèce, ces interconnexions entre populations et sous-populations réparties au sein de sites permanents et fluctuants sont essentielles à la survie et la viabilité des espèces (diversité génétique). Par conséquent, les chiroptères nécessitent des **corridors** de déplacement afin de relier ces différents habitats de manière efficace et sûre (Matutini et al., 2022). Ainsi, les **paysages bocagers** constitués d'une **mosaïque de cultures** et d'espaces boisés reliés par un maillage dense de haies occupent d'important rôles fonctionnels pour les chauves-souris (Boughey et al., 2011b; Garratt et al., 2017a; Kerbiriou et al., 2014; Lacoëuilhe et al., 2018a).

La plupart des espèces de chiroptères Européennes utilisent des éléments semi-naturels linéaires pour **se déplacer au sein du paysage** (Froidevaux et al., 2019; Pinaud et al., 2018). En particulier, les haies sont des **axes de déplacement** majeurs tant pour les juvéniles quittant les colonies maternelles que pour les adultes à la recherche de nouvelles aires de chasse (Schlinkert et al., 2016). A l'échelle du paysage, de nombreuses études supportent la notion qu'une **densité** et une **connectivité** d'éléments linéaires plus élevée influence positivement le mouvement et la dispersion des espèces (Boughey et al., 2011a; Briers, 2002; Erickson et al., 2013; Kindlmann et Burel, 2008). Néanmoins, des espèces adaptées au vol de plein-ciel (*Nyctalus spp.*) ou volant au-dessus de surfaces en eau (*Myotis daubentonii*, *Myotis dasycneme*) sont moins susceptibles de dépendre de la continuité et de la densité du réseau de haie par rapport à des espèces volant le long des lisières (*Barbastella spp.*), au travers de la végétation (*Plecotus spp.*) ou bien en rasant la végétation basse (*Rhinolophus spp.*). Ainsi, les haies sont d'autant plus indispensables pour les **espèces adaptées aux milieux encombrés ou de lisières** (*Barbastella spp.*, *Plecotus spp.*, *Rhinolophus spp.*, etc.) qui dépendent en grande partie d'éléments structurant **pour s'orienter et se déplacer** et dont la continuité est cruciale pour assurer la traversée rapide d'espaces ouverts (Arthur et Lemaire, 2021). Cependant, toutes ces espèces sont menacées par l'extension des zones de cultures et la disparition des éléments semi-naturels.

II. PROBLEMATIQUE

La réponse des chiroptères aux caractéristiques des haies ainsi qu'aux variations du contexte paysager dépend de traits écologiques communs à différentes espèces. Ces espèces peuvent être catégorisées en cortèges associés à différentes exigences écologiques communes, préférence d'habitats et comportement de chasse (Frey-Ehrenbold et al., 2013; Lacoëuilhe et al., 2018a). Dans le cadre de cette étude, nous aurons recours à une métrique d'activité par **groupe acoustique** (cf. développée en III-2.1.3) qui distingue les espèces à écholocation de courte (*short-range echolocators* – SRE), moyenne (*medium-range echolocators* – MRE) et longue portée (*long-range echolocators* – LRE). Nous déclinerons nos hypothèses en fonction de ces guildes et des exigences écologiques de chacune d'entre elles (Denzinger et Schnitzler, 2013; Frey-Ehrenbold et al., 2013).

Cette étude vise à mieux comprendre les facteurs impliqués dans la fréquentation des haies en milieux agricoles par trois ces groupes de chiroptères (SRE, MRE, LRE) en mesurant l'effet de variables locales liées à leur (i) **structure** (hauteur, largeur, densité du feuillage, etc.), à leur (ii) **composition** (diversité d'essences), à (iii) leur continuité structurelle ainsi qu'à certaines (iv) **pratiques de gestion** (cépées, taillis, arbres têtards, etc.) tout en tenant compte du (v) **contexte paysager**. La suite de ce document traite donc des deux **questions** suivantes au moyen de **deux approches de modélisation statistique** dont la démarche est reprise dans la Figure 15 du schéma méthodologique général.

- i. **Question 1 (approche 1) : Quelles sont les caractéristiques de haie déterminantes dans la fréquentation des haies par les chiroptères en milieux agricoles ?** Ici, nous tenterons de comprendre comment la structure, la continuité structurelle, la composition et le mode de gestion des haies influence l'activité des trois guildes de chauves-souris (SRE, MRE, LRE) à l'échelle locale (50m). Pour cela, nous contrôlerons l'effet du paysage à l'aide de variables d'ajustement au sein des modèles.
- ii. **Question 2 (approche 2) : Dans quelles mesure leur activité est-elle modulée par le contexte paysager autour de la haie ?** Ici, nous tenterons de vérifier si le contexte paysager (1.5 km) influence la fréquentation des guildes vis-à-vis des trois principaux types de haies (définis a posteriori). Pour cela, nous évaluerons la manière dont l'activité aux abords de chaque type de haie peut être modulée par (i) le type de paysages, d'une part, et d'autre part, (ii) par quatre métriques paysagères plus fines et potentiellement influentes (surface de cultures, surface de prairies, surfaces en Bio., densité du réseau de haie).

Nous faisons l'hypothèse (hypothèse de travail) que la réponse des chiroptères aux variables locales testées varie selon le groupe acoustique (SRE, MRE, LRE). Globalement, nous nous attendons à observer des effets locaux plus importants parmi les SRE (espèces moins mobiles chassant dans la végétation et adaptée aux milieux fermés) que parmi les LRE (espèces très mobiles chassant en altitude et adaptées aux milieux ouverts). Partant de ce postulat, nous formulons les **hypothèses** suivantes sur la base de la littérature compilée par Denzinger et Schnitzler (2013) :

- i. Concernant les SRE : Les SRE sont généralement des espèces adaptées aux milieux fermés comme les forêts ou les bosquets. Leur comportement de vol et de chasse nous porte à croire qu'elles sont susceptibles de répondre à des facteurs locaux plutôt que paysager. Ainsi, nous pensons que ces espèces sont dépendantes de la continuité structurelle des haies pour leurs déplacements. Il est aussi probable que l'âge de la haie

II. PROBLEMATIQUE

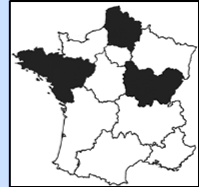
Contexte : Entre 1960 et 2000, la France a perdu près de 1.4 million km de haies soit 70% du linéaire national en 40 ans (Pointereau, 2002) en raison de l'intensification de l'agriculture et des politiques de remembrement. Les haies, éléments structurants de nombreux paysages agricoles, sont à la fois des refuges et des axes de dispersion pour de nombreuses espèces de chauves-souris, taxon protégé en France, capables de parcourir plusieurs dizaines de kilomètres quotidiennement pour se nourrir. De plus, les haies contribuent au maintien de la biodiversité et de taxons importants sur le plan fonctionnel, tels que les pollinisateurs et les auxiliaires de cultures. Ces pressions soulignent la nécessité d'une réponse globale et cohérente des pouvoirs publics pour conserver les chiroptères et restaurer les réseaux de haies en contexte agricole. Pour cela, il est important de mieux connaître les facteurs locaux et paysagers impliqués dans l'attractivité des haies pour les chauves-souris de manière à prioriser les actions, notamment dans le cadre de la séquence ERC.

QUESTIONS DE RECHERCHE (cf. Etat de l'art.4)

- (i) Quelles sont les caractéristiques de haie déterminantes dans la fréquentation (activité) des haies par les chiroptères en milieu agricole ?
- (ii) Dans quelle mesure leur activité est-elle modulée par le contexte paysager ?

Agrégation de six jeux de données (cf. M&M.1)

- **6 jeux de données agrégés** (professionnels & sciences participatives) : des inventaires chiroptères (par acoustique passive) réalisés aux abords de haies caractérisées selon un protocole commun (Vigie-Chiro, MNHN).
- **Tri des sites** selon plusieurs critères afin d'homogénéiser les conditions expérimentales.
- **Jeu de données final** :
 - N = 448 haies, Observations = 1484 nuits d'écoute
 - 4 zones d'études dans l'Ouest, le Nord et l'Est de la France



Regroupement d'espèces en groupes acoustiques (cf. M&M.2.1-3)

- **Espèces classées en trois groupes acoustiques** selon la portée de leurs cris d'écholocation.
- Espèces à courte (**SRE**), moyenne (**MRE**) et longue (**LRE**) portée d'écholocation.
- Corrélation entre structure acoustique des cris et traits écologiques (comportement de chasse, zones de chasse, type de vol, régime alimentaire, etc.).
- Activité = nombre total de cris enregistrés au cours d'une même nuit pour une même haie. On différencie les cris selon le groupe acoustique (Activité_{SRE}, Activité_{MRE}, Activité_{LRE}).
- **OBJECTIF** : différencier les réponses d'espèces ayant des écologies différentes, minimiser les erreurs d'identification, intégrer des espèces relativement rare qui ne pourraient pas être étudiées seule.

Sélection des variables (cf. M&M.2.2-3)

- CARACTERISTIQUES LOCALES DE HAIE**
- 6 variables d'intérêt
 - Origine : protocole Vigie-Chiro
 - **Structure de la haie** (hauteur, densité, largeur)
 - **Diversité d'essences**
 - **Connexion**
 - **Mode de gestion**

- METRIQUES PAYSAGERES**
- Variables d'ajustement
 - Origine : calcul a posteriori (logiciel R) et base de données DSB
 - **Connectivité du réseau de haie** (densité réseau de haie, etc.)
 - **Composition paysagère** (surface de cultures, forêt, etc.)

HYPOTHESES (cf. Etat de l'art.4)

Espèces SRE

Potentielle influence de facteurs locaux : activité plus importante le long de haies connectées, épaisses et denses avec influence de la connectivité paysagère, proximité à la forêt/cours d'eau.

Espèces MRE

Potentielle influence de facteurs paysagers : activité essentiellement déterminée par la présence de prairies et de milieux ouverts autour des haies.

Espèces LRE

Potentielle influence de facteurs à la fois paysagers et locaux : préférence pour des haies hautes, peu denses et connectées avec influence de la connectivité paysagère.

GLMM : Modélisation de l'activité selon les variables définies (cf. M&M.3.1)

APPROCHE 1 : modèle moyen par variables d'intérêt (cf. M&M.3.2.1 – 3.3)

- 1) Modélisation de l'activité en forçant l'inclusion des variables locales **mais** en réalisant une sélection de modèles par AIC_c selon les variables d'ajustement paysagères (*dredge*)
- 2) Intégration des résultats d'un ensemble de modèles candidats ($\Delta AIC_c < 4$) dans la constitution du modèle final (*model averaging*)

► **OBJECTIF** : Mesurer l'influence des caractéristiques locales dans le choix de fréquentation d'une haie par les chiroptères, en contrôlant pour la variabilité liée au paysage (composition, connectivité).

APPROCHE 2 : modèle synthétique par typologie de haie (cf. M&M.3.2.2)

- 1) Identification d'une typologie de haie (3 types, ACM) et de paysage (3 types, ACP) par la méthode de Ward
- 2) Modélisation de l'activité par l'interaction entre le type de haie et (i) le type de paysage ou (ii) une variable paysagère potentiellement influente

► **OBJECTIF** : Observer dans quelle mesure la fréquentation des haies par les chauves-souris est modulée par le contexte paysager.

Figure 15. Schéma général de la démarche méthodologique

II. PROBLEMATIQUE

(liée à la hauteur), la largeur et la diversité des essences qui la compose influencent l'abondance de proies (insectes) et la diversité de gîtes arboricoles et de perchoirs favorables à ces espèces qui chassent à l'affût. De plus, une densité de végétation élevée pourrait entraver le franchissement de la haie d'un côté à l'autre, ce qui n'est pas favorable pour ces espèces (évitement des prédateurs, ajustement de la trajectoire de vol, etc.). Néanmoins, il est probable que les SRE soient sensibles à la densité et à la connectivité du réseau de haie à l'échelle paysagère.

- ii. Concernant les LRE : Les LRE occupent généralement les milieux ouverts au sein desquels elles chassent leurs proies en les poursuivant. Ces sont des espèces très mobiles qui évoluent en altitude. De fait, il est probable qu'elles soient moins sensibles à la continuité structurelle des haies à l'échelle locale mais, a contrario, plus sensibles à la composition du paysage (surface de cultures, de prairie, etc.). Nous nous attendons donc à observer des variations d'activité principalement liées à la composition du paysage ainsi qu'à quelques facteurs locaux liés à l'abondance d'insectes (hauteur, diversité des haies).
- iii. Concernant les MRE : Les MRE se composent de toutes les espèces se trouvant à l'intermédiaire des SRE et des LRE, nos hypothèses les plus fortes se portent donc essentiellement sur ces deux guildes. Contrairement aux autres groupes, les MRE sont principalement des espèces ubiquistes, pouvant évoluer en milieux ouverts ou fermés à différents degrés d'anthropisation. Néanmoins, ces espèces peuvent chasser en lisière de bois ainsi que le long des haies. Nous nous attendons donc observer des effets à la fois locaux et paysagers sur l'activité de ce groupe en lien avec la qualité structurelle et compositionnelle des haies ainsi qu'avec le contexte paysager.

III. MATERIEL & METHODES

1. Agrégation de plusieurs bases de données

Cette étude se base sur la mise en commun de six inventaires acoustiques chiroptères (nommés ci-après A, B, C, D, E et F), présentés dans le tableau I, dont cinq sont issus de programmes de recherche et une issue de la science participative. L'inventaire A dispose de 147 haies (points échantillonnés) réparties sur un gradient de densité bocagère. Ces inventaires avaient pour objectif d'évaluer l'effet de la densité de bocage (haies, petits bois et mares) sur l'activité des chiroptères en milieu agricole. Les inventaires B, C, D et E couvrant la période 2020-2022 ont pour objectif initial d'étudier l'effet d'infrastructures humaines sur la fréquentation des haies par les chiroptères au moyen de différents plans expérimentaux. Le projet lié à l'inventaire B avait pour objectif d'évaluer l'impact de la présence/absence d'éoliennes à proximité immédiate de la haie échantillonnée par le protocole « Before After Control Impact » (BACI). D'autres inventaires ont appliqué un gradient de distance séparant la haie d'une éolienne (C), d'une ligne haute-tension (D) ou d'un mât téléphonique (E). Les données « Vigie Chiro » (F) sont issues du programme de science participative du même nom intégré au réseau Vigie Nature et encadré par des chercheurs du Muséum National d'Histoire Naturel (MNHN-CESCO) mobilisant un matériel et un protocole commun (Point Fixe⁴). Ce dernier vise à caractériser la communauté de chiroptères fréquentant un site fixe au sein de fenêtres prédéfinies de 1 km².

Pour ces six jeux de données, les auteurs ont utilisé le même paramétrage des enregistreurs automatiques (protocole Point Fixe de Vigie-Chiro, cf. III-2.1.1). Tous les relevés typologiques des haies se basent sur un formulaire et un protocole commun pour la caractérisation des haies élaboré par Camille Leroux dans le cadre de sa thèse (2020-2023). Afin d'homogénéiser les conditions expérimentales et prévenir d'éventuels effets « parasites », nous avons exclu les haies (points) qui réunissaient un ou plusieurs de ces critères : (i) la haie se situe dans une région trop éloignée de l'une des 4 zones d'études principales (Figure 16) et/ou la haie se situe à moins de 100 mètres (ii) d'une éolienne (ii) d'une ligne haute-tension ou (iii) d'un mât téléphonique. Il a été prouvé que ces infrastructures ont un effet sur l'activité des chiroptères et il a été vérifié qu'un rayon de 100 m permettait de réduire de potentiels effets confondants avec nos variables d'intérêts (Baerwald et al., 2008; Barré et al., 2018; Froidevaux et al., 2023; Leroux et al., 2022; Nicholls et Racey, 2012; Sotillo et al., 2024). Les sites comportant des données typologiques de haies manquantes sur les variables retenues (cf. III-2.2) ont été écartés⁵ dans la plupart des analyses (ACP, ACM, GLMM). A l'issue de ces phases de tri, le jeu de données final comporte 448 haies pour 1484 observations, une observation correspondant à une nuit d'enregistrement le long d'une haie.






L'activité des chauves-souris se mesure généralement par le nombre de « passages » (nombre minimum de cris d'écholocation séparés par un intervalle de temps) enregistrés au cours d'une période de relevé (Reason et al., 2016).

⁴ www.vigienature.fr/fr/page/protocole-point-fixe

⁵ Il a été jugé préférable de ne pas avoir recours à des algorithmes pour compléter les données manquantes (ex. package « mice »).

III. MATERIEL & METHODES

Tableau I. Description des six inventaires acoustiques chiroptères et relevés typologiques de haies mobilisés dans la réalisation de l'étude (NRD : Normandie ; PDL : Pays-de-la-Loire ; BZH : Bretagne ; HDF : Hauts-de-France ; BFC : Bourgogne-Franche-Comté ; ARA : Auvergne-Rhône-Alpes ; Obs : observations). Obs : observations.

	(A) Inventaires OFB	(B) BACI	(C) Thèse CL	(D) Powerline	(E) Phonemast	(F) Vigie Chiro
Métadonnées						
Auteur	Florence MATUTINI	Camille LEROUX		Jérémy FROIDEVAUX		Données sciences participatives
Affiliation	OFB	MNHN-CESCO-Audicé biodiversité		Stirling University (Ecosse)		Vigie Nature (CESCO-MNHN)
	PDL	PDL, BZH, HDF, NRD		BFC	BZH	PDL, BZH, BFC, ARA
Emprise						
Période	2023 (07-09)	2020, 2021 (06-07)	2020 (05-06)	2021 (06-07)	2022 (06-07)	2020, 2021 (07-09)
Matériel d'inventaire acoustique	AudioMoth v1.2 SM4Bat FS	SM4Bat FS	SM4Bat FS	AudioMoth v1.2	AudioMoth v1.2	SM2Bat+
Plan expérimental	Gradient bocager	Protocole « Before After Control Impact » : Présence/ absence d'éoliennes	Gradient de distance aux éoliennes	Gradient de distance aux lignes à haute tension	Gradient de distance aux mâts téléphoniques	Protocole « point fixe » : caractériser la communauté au sein d'un site fixe
N initial	Points : 147 Obs. : 1170	Points : 9 Obs. : 140	Points : 336 Obs. : 1066	?	?	Points : 31 Obs. : 42
Filtrage						
Relevés typologiques de haies	✓ Version augmentée	✓ Version courte	✓ Version courte	✓ Version courte	✓ Version courte	✓ Version courte
Filtrage des sites avec données manquantes sur les variables retenues	Oui	Oui	Oui	Non	Non	Oui
Autres filtres		<100m d'une éolienne Uniquement les haies		<100m d'une ligne à haute tension	<100m d'un mât téléphonique	Sites hors zones d'études principales
N final	Points : 73 Obs. : 562	Points : 6 Obs. : 85	Points : 230 Obs. : 687	Points : 41 Obs. : 44	Points : 78 Obs. : 78	Points : 20 Obs. : 28
	Points TOTAL : 448 Obs. TOTAL : 1484					

2. Choix des métriques

2.1. Mesure de l'activité des chiroptères

2.1.1. *Matériel et protocole de suivi acoustique*

Sur chaque site, l'activité des chiroptères a été mesurée à la lisière d'une haie à l'aide d'enregistreurs à ultrasons, principalement des SM4BAT® équipés d'un micro SMM-U2® (Wildlife acoustics Inc., Etats-Unis). D'autres appareils de bioacoustiques ont également été utilisés pour certains jeux de données (Annexe 7) : des SM2BAT+® (Wildlife acoustics Inc., Etats-Unis) et des AudioMoth v1.2® (Open Acoustic Devices, Etats-Unis), tous paramétrés selon le standard Vigie Chiro. Ces appareils permettent un suivi acoustique passif sur un point fixe en captant les ultrasons émis par les chiroptères pour s'orienter, chasser et communiquer durant la nuit. Chaque année, les enregistrements ont été menés sur la période fin-printemps (période de mise-bas et élevage des juvéniles) à fin-été (période de dispersion des juvéniles, accouplements et début des migrations vers les gîtes d'hiver) (min. 27/05 ; max. 23/09). Chaque haie a été échantillonnée au moins une fois et une unité d'enregistrement correspond à une nuit entière allant de 30min avant le coucher du soleil à 30min après le lever du soleil. Les enregistrements ont été conduits dans des conditions météorologiques homogènes (pas de pluie, vitesse de vent faible). Chaque haie a été échantillonnée au moins une fois (i.e. une nuit) sur une période allant de 2020 (55% des nuits) à 2023 (37% des nuits). Parmi les 448 haies retenues, la quasi-totalité ont été échantillonnées entre 1 et 7 fois.

2.1.2. *Traitement des sons et métrique d'activité*

Les fichiers acoustiques issus des inventaires ont été formatés (découpage en fichiers audio 5 secondes) pour être traités par le **logiciel de préanalyse et d'identification automatique TADARIDA** (Barré et al., 2019; Bas et al., 2017). Ce logiciel permet d'isoler les contacts de chiroptères et de les comparer à une base de référence afin d'y associer une espèce avec un certain seuil de confiance (Figure 17). Un « contact » est défini par « la présence d'un cri ou plus dans un pas de temps de 5 secondes » (Bas et al., 2020). Les analyses ont été conduites sur les données avec un seuil de confiance de 50% et une vérification des modèles obtenus a été réalisée sur les données à un seuil de 90% afin d'assurer la stabilité des résultats comme le préconise (Barré et al., 2019). Ici, nous mesurons donc l'**activité acoustique** des chiroptères qui correspond à la somme des contacts enregistrés pour une haie et au cours d'une nuit, ramené à un groupe d'espèce réalisé a posteriori. Ces groupes, ou guildes, sont présentés ci-après.

2.1.3. *Cortèges d'espèces : utilisation du concept de groupes acoustiques*

L'effet de caractéristiques locales et paysagères sur l'activité des chiroptères dépend de traits écologiques communs à différentes espèces pouvant ainsi être catégorisées en cortèges d'espèces associés à différentes exigences écologiques, préférences d'habitats et comportements de chasse (Frey-Ehrenbold et al., 2013; Lacoëuilhe et al., 2018a). En ce sens, le développement de l'écologie acoustique a permis de considérer des approches par **groupes acoustiques**, des classes d'espèces dont la structure du signal est similaire et pouvant s'apparenter à des groupes fonctionnels, la portée du signal étant corrélée à certaines exigences écologiques et adaptations évolutives (Denzinger et Schnitzler, 2013). Les espèces

III. MATERIEL & METHODES

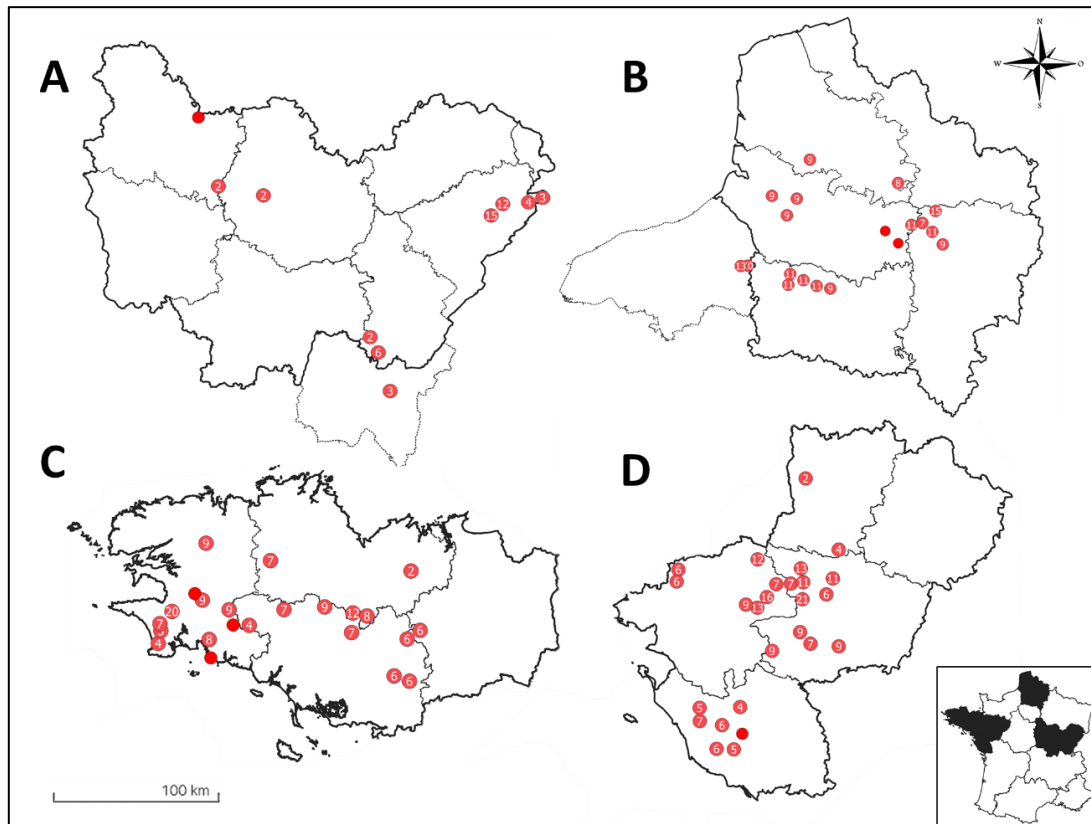


Figure 16. Répartition géographique des haies échantillonnées au sein des quatre principales zones d'étude. Les limites de régions sont en gras, les limites de départements sont en pointillés fins (A : Bourgogne-Franche-Comté + trois points dans l'Ain ; B : Hauts-de-France + 33 points en Seine-Maritime ; C : Bretagne ; D : Pays-de-la-Loire).

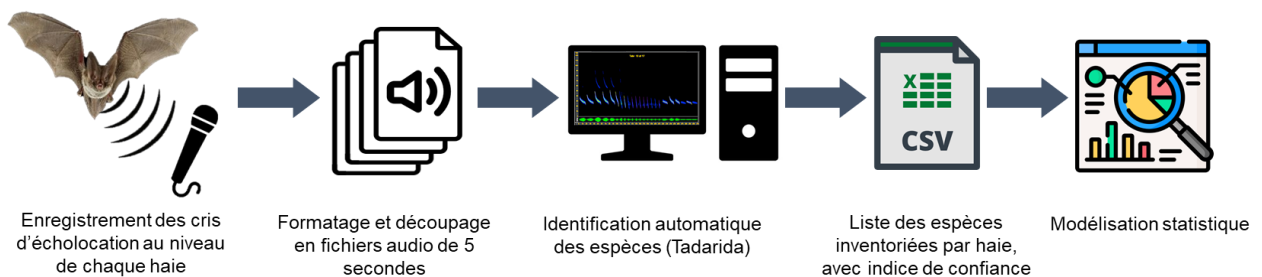


Figure 17. Traitement des données d'activité : suivis acoustiques passif et identification automatique des espèces de chiroptères.

d'un même groupe acoustique partagent des **traits écologiques similaires** et sont susceptibles de répondre de manière similaire aux facteurs étudiés. De plus, le regroupement d'espèce permet d'intégrer des occurrences/abondances relatives d'espèces rares (meilleure considération de l'ensemble de la communauté de chiroptères) et de s'affranchir de potentielles erreurs d'identification automatique, celles-ci ayant essentiellement lieu entre espèces d'une même guildes (Barré et al., 2019; Frey-Ehrenbold et al., 2013).


Cette étude utilise les trois groupes acoustiques de chiroptères communément admis en Europe : les espèces à écholocation de **portée courte** (*short-range echolocators* ou SRE), **moyenne** (*medium-range echolocators* ou MRE) et **longue** (*long-range echolocators* ou LRE). Cette classification, présentée dans le tableau II, est basée sur la fréquence et la durée des cris d'après Frey-Ehrenbold et al. (2013) et Obrist et al. (2004) pour les espèces et genres de chauve-souris recensés dans cette étude. Des traits écologiques et comportementaux ont été spécifiés à titre indicatif afin de mieux comprendre la définition de ces classes selon Barataud (2015) et Denzinger et Schnitzler (2013). Les espèces du **groupe des SRE** (ex. *Barbastella spp.*, *Plecotus spp.*, etc.) émettent de cris courts (≤ 6 ms) dans une gamme de fréquence élevée (> 50 kHz), leur permettant d'acquérir une perception très informative de leur environnement mais uniquement dans un faible rayon. Il s'agit d'espèces spécialistes caractérisées par un vol lent qui ont une tendance à préférer les espaces fermés comportant des repères visuels ou acoustiques (forêt, sous-bois, etc.) et chassent généralement à l'affût (espèces glaneuses). Lors de traversées de milieux ouverts, ces espèces dépendent énormément de la continuité des éléments structurants du paysage, comme les haies, les lisières et les cours d'eau, et s'y aventurent de manière incrémentale d'arbre en arbre. A l'inverse des SRE, le **groupe des LRE** (ex. *Nyctalus spp.*) émettent des cris plus longs (> 9 ms) à basse fréquence (< 30 kHz) leur conférant une perception lointaine mais peu informative de leur environnement. Ce sont des espèces généralistes adaptées au vol rapide de plein ciel, chassant leurs proies en les poursuivant en altitude. Enfin, le **groupe des MRE** (ex. *Pipistrellus spp.*) est composé de toutes les espèces se situant à l'intermédiaire des caractéristiques acoustiques des deux guildes précédentes. Il est caractérisé par des espèces plutôt généralistes à vol rapide et chassant à proximité de la végétation. Elles sont capables d'évoluer dans une large gamme de milieux ouverts comme fermés à différents niveaux d'anthropisation.

2.2. Caractéristiques de haies

Les **variables locales de haies** ont toutes été collectées au moyen d'un **formulaire uniformisé** élaboré dans le cadre de la thèse de Camille LEROUX (Muséum National d'Histoire Naturel) avec l'appui de membres la « Team Chiro » (Christian Kerbiriou, Isabelle Le Viol, Kévin Barré, Jérémy Froidevaux). Il s'agit d'un groupe de recherche sur les chiroptères de l'unité CESCO (MNHN) dont l'objectif était de produire un protocole de relevé typologique de haie accessible à un **public non-expert** dans le but d'encourager les sciences participatives. Ce protocole comporte une **cinquantaine de critères** à relever sur la portion de haie échantillonnée s'étalant sur 25 m de part et d'autre de l'enregistreur (50m total, cf. schéma : figure 18). Cela correspond à la zone de détection acoustique de la plupart des espèces Françaises (environ 30 m, Kerbiriou et al., 2019). Le protocole comprend des critères de structure (hauteur, longueur, largeur, densité), de composition (diversité d'essences arborescentes et arbustives) et d'implantation de la haie (présence d'un talus, fossé, muret, etc.).

III. MATERIEL & METHODES

Tableau II. Tableau récapitulatif des caractéristiques des guildes acoustiques fonctionnelles utilisées dans l'étude (selon Barataud, 2015; Denzinger et Schnitzler, 2013; Frey-Ehrenbold et al., 2013; Obrist et al., 2004).

	Short-range echolocators (SRE)	Medium-range echolocators (MRE)	Long-range echolocators (LRE)
<i>Espèces ou genres^a</i>	⇒ <i>Barbastella</i> spp. ^c ⇒ <i>Myotis</i> spp. ⇒ <i>Plecotus</i> spp. ^c ⇒ <i>Rhinolophus</i> spp. ^b	⇒ <i>Pipistrellus</i> spp. ⇒ <i>Miniopterus schreibersii</i>	⇒ <i>Nyctalus</i> spp. ⇒ <i>Eptesicus serotinus</i>
<i>Portée d'écholocation</i>	Courte portée : ⇒ Cris courts (≤ 6 ms) ⇒ à fréquence élevée >50 kHz Perception courte mais très informative	Moyenne portée ⇒ Cris moyens [6;9 ms] ⇒ à fréquence moyenne [30;50 kHz] Perception longue mais peu informative	Longue portée : ⇒ Cris longs (>9 ms) ⇒ à basse fréquence <30 kHz Perception longue mais peu informative
			
<i>Valence trophique</i>	Principalement spécialistes	Généralistes Adaptées à l'anthropisation des milieux	Généralistes
<i>Milieu de chasse</i>	Sous-bois, milieux forestiers ou encombrés	Lisières de forêts, bosquets Milieux ouverts ou fermés	Aérien
<i>Comportement de vol</i>	Vol lent au travers de la végétation, ou en milieu ouvert uniquement le long d'éléments structurants	Vol rapide à proximité de la végétation	Vol rapide en altitude
<i>Comportement de chasse</i>	Poursuite en vol et/ou glanage sur substrat	Poursuite en vol	Poursuite en vol

a : parmi les espèces recensées dans l'étude

b : les Rhinolophes ont une signature acoustique particulière les excluant des 3 guildes, cependant ils se rapprochent le plus du groupe des SRE d'un point de vue fonctionnel.

c : Le genre Plecotus qui émet de faibles cris (Waters et Jones, 1995) et Barbastella barbastellus qui peut s'alimenter autour des lisières et des trouées de végétation avec des cris pouvant aller à 90 ms (Denzinger et al., 2001) ont été regroupés dans la guildes des SRE - voir Frey-Ehrenbold et al. (2013) et Obrist et al. (2004).

Une version augmentée de ce formulaire a été utilisée pour l'inventaire « A » (cf. tableau I) et comporte des critères supplémentaires liés à l'assolement de part et d'autre de la haie (hauteur de couvert, type de couvert, etc.), à la présence d'une strate buissonnante et/ou herbacée, à l'âge des arbres, à la présence de gîtes arboricoles potentiels pour les chauves-souris, etc. Les caractéristiques de haie retenues dans la suite des analyses sont uniquement des **variables qualitatives**, principalement **ordinales** excepté pour « Mode de gestion ». Ces variables sont décrites dans le tableau III ainsi que les raisons de leur inclusion dans les analyses. Pour certaines variables, plusieurs modalités ont été regroupées lorsque que l'une d'entre elles est jugée sous-représentée (i.e. présente dans moins de 10% des sites échantillonnés), c'est notamment le cas de la variable *Connexion* dont les modalités initiales {0, 1, 2} ont été regroupées de la manière suivante : {0-1, 2}.

La **connectivité structurelle des haies** (variable « connexion ») correspond, pour chaque haie échantillonnée, au nombre d'extrémités connectée à une haie voisine. Une absence de connexion est caractérisée par une rupture de connectivité de plus de 30 m, distance à partir de laquelle la probabilité de franchissement de nombreuses espèces de chauves-souris est fortement réduite, en particulier chez les SRE (Pinaud et al., 2018). A notre connaissance, **peu d'études ont considéré l'effet de la connectivité des haies à l'échelle locale** sur l'activité des chiroptères. Généralement, la littérature approche la continuité fonctionnelle des haies soit en intégrant la connectivité au sein d'une zone plus vaste à l'échelle du paysage (ce que nous avons également pris en compte, cf. III-3) soit en intégrant la distance entre la haie et la forêt (ou cours d'eau) la plus proche. Plusieurs **modes de gestion** ont été renseignés pour une même haie, ainsi la variable « Mode de gestion » correspond à la classification de ces modes de gestion en groupes similaires (réalisés a posteriori par méthode de classification hiérarchique de Ward) : (i) le groupe des haies ne présentant pas mode de gestion particulier, (ii) le groupe des arbres gérés en cépées (issues d'un taillis simple ou fureté) et (iii) le groupe des arbres gérés en hauteur réunissant des arbres têtards, des arbres de haut-jets et des arbres d'émonde. Le groupe iii diffère du groupe ii par plusieurs aspects : contrairement aux cépées qui se développent principalement en largeur et possèdent des branches plus fines (ii), les arbres d'émonde, têtard et de haut-jet se développent davantage en hauteur avec un houppier distinct et un tronc plus large, susceptible de comporter une plus grande diversité de gîtes pour les chauves-souris (écorce décollée, fissure, fente, trou de pic, etc.). Les arbres têtards, d'émonde et de haut-jets (Annexe 8) étant sous-représentés au sein de l'échantillon ne constituent pas des modalités à part entière.

2.3. Variables d'ajustement paysagères

L'objectif n'est pas d'étudier l'effet du paysage sur l'activité des chiroptères avec une approche multi-échelles mais de contrôler et d'identifier de potentielles interactions entre les variables locales et le contexte paysager. Pour cela, nous mobiliserons différentes métriques paysagères dont les effets sur l'activité des chiroptères sont détectés dans rayon de 1 km, comparable au domaine vital de certaines espèces (Kerbiriou et al., 2019, 2018). Ici, nous utiliserons un rayon plus conservateur de **1.5 km** comme expliqué dans le schéma explicatif des échelles utilisées dans cette étude (Figure 18). Ces métriques (quantitatives) servent à tenir compte de la **composition** et de la **connectivité** du paysage autour de la haie et serviront de variables d'ajustement dans les modèles (cf. III-3.1). La plupart de ces métriques ont été calculées pour cette étude à l'aide du logiciel R (v4.3.3, R Core Team, 2024) à partir des bases de données présentée dans l'Annexe 9. D'autres (indiquées par un astérisque dans l'annexe 9) sont issues de la base de données du Dispositif National de Suivi du Bocage (DSB) qui ont été calculées à partir du **maillage INPN** (1×1 km) de France métropolitaine.

2.3.1. Variables de composition

La **surface de forêts** a été calculée à partir de la BD Forêt® v2 (IGN, 2007-2018) qui associe une catégorie à chaque surface végétale d'au moins 5000 m², de laquelle ont été écartées les catégories suivantes : « Landes », « Formation herbacée », « Forêt fermée sans couvert arboré », « Forêt ouverte sans couvert arboré », « Peupleraie ». Les **surfaces de cultures** ont été obtenues à partir du Registre Parcellaire Graphique (RPG, 2022) en excluant les catégories 11 (jachères et surfaces gelées), 18-19 (prairies permanentes et temporaires) et 17 (estives et landes). Pour les **surfaces de prairies**, seules les catégories 11, 18 et 19 ont

Tableau III. Tableau récapitulatif des caractéristiques locales de haie (*variable uniquement utilisée dans la typologie de haies, cf. IV-4).

Variable	Signification	Raison d'inclusion dans les analyses
Hauteur	Hauteur moyenne de la haie (3 modalités) : <ul style="list-style-type: none"> < 5 m 5-7.5 m >7.5 m 	Lié à la présence d'arbres, effet généralement positif sur l'activité des chauves-souris : complexité des micro habitats, repère acoustique, etc. (Boughey et al., 2011a; Lacoeyllhe et al., 2018a; Russ et Montgomery, 2002)
Largeur	Largeur de la haie au sol (2 modalités) : <ul style="list-style-type: none"> Rang simple (0-2 m) Rang double et plus (>2 m) 	Refuge, surtout pour espèces SRE (Gelling et al., 2007) Influence microclimat intérieur, perméabilité au vent et protection des prédateurs (Boughey et al., 2011a; Verboom et Spoelstra, 1999)
Connexion	Degré de connectivité de la haie correspondant au nombre d'extrémités reliées à d'autres linéaires de haies par au moins une strate (2 modalités) : <ul style="list-style-type: none"> Par aucun côté (haie isolée) ou par 1 de ses côtés Par 2 de ses côtés 	Insertion de la haie dans un maillage. Influence la dispersion et déplacement, les haies servant à la fois de corridors et de refuge (Davies et Pullin, 2007; Froidevaux et al., 2017b)
Diversité d'essences	Indicateur de la diversité d'essences arborées et arbustives correspondant au nombre de genres recensés pour chaque haie (3 modalités) : <ul style="list-style-type: none"> 1 à 2 genres 3 genres > 3 genres 	Indicateur d'âge de la haie, influence la diversité de gîtes et de ressources pour insectes et chauves-souris (Graham et al., 2018; Hinsley et Bellamy, 2000; Lacoeyllhe et al., 2016)
Densité	Indicateur de la densité du feuillage des portions de haie (hors trouées). Cet indicateur est basé sur la facilité, estimée par l'observateur, d'une chauve-souris à traverser la haie d'un côté à l'autre (3 modalités) : <ul style="list-style-type: none"> Densité faible (traversée facile) Densité moyenne (traversée possible) Densité élevée (traversée difficile) 	Possibilité de franchissement en vol et opportunités de chasse à l'affût, disponibilité d'insectes (Burel, 1989, p. 198).
Gestion	Mode de gestion prédominant issue d'une typologie par Analyse des Correspondances Multiples (ACM) a posteriori sur la base des divers modes de gestion renseignés par l'observateur pour chaque haie (3 modalités) : <ul style="list-style-type: none"> Sans mode de gestion particulier Cépées (issues d'un taillis simple ou fureté) Arbres d'émonde, têtard et de haut-jet 	Le mode de gestion influence la hauteur, largeur et la diversité d'essences d'une haie (Froidevaux et al., 2019)
Longueur*	Somme cumulée de la longueur de haie sur la portion étudiée (50m) (2 modalités) : <ul style="list-style-type: none"> < 50m (la haie peut être discontinue, comporte des trouées) 50m (la haie est continue, ne comporte pas de trouée) 	Influence la disponibilité des ressources et les déplacements par l'écholocation (Grüebler et al., 2008; Jensen et al., 2005; Schweiger et al., 2005)

été retenues. Puisque les parcelles en agriculture biologique sont susceptibles d'être plus attractives par une abondance et une richesse en proies (insectes) plus importante (Wickramasinghe et al., 2004), la **surface de cultures en Agriculture Biologique (AB)** a été calculée à partir de des parcelles déclarées en Agriculture Biologique à la PAC (Agence Bio, 2019-2022). Nous avons également sélectionné une variable de **diversité des cultures** issue du DSB et du RPG 2015 qui correspond au nombre de types de cultures différents détectés au sein d'une maille (1×1 km).

2.3.2. Variables de connectivité

Les variables de connectivité se composent, d'une part, de la **densité du réseau de haies et de cours d'eau** (buffer 1.5 km) en km/km² issues respectivement de la BD Haie[®] v2 (IGN) et de la BD Topage[®] (SANDRE, IGN, OFB) car, comme les haies, les cours d'eau constituent des axes de transit et des repères visuels pour certaines espèces de chiroptères (Buckley et al., 2013; Limpens et Kapteyn, 1991). Les haies de la BD Haie[®] v2 concernent des éléments de végétation longilignes (i.e. longueur deux fois supérieure à la largeur) composés d'arbres, d'arbustes ou d'arbrisseaux de moins de 20 m de large et sans interruption supérieure à 5 m.

D'autre part, afin d'évaluer la proximité des haies vers des espaces semi-naturels d'intérêt, la **distance la plus courte** séparant la haie d'une forêt et d'un cours d'eau ont été calculées à partir de la BD Forêt[®] v2 (2007-2018) et de la BD Topage[®] (2023) respectivement. Ces deux variables de distance ont été log-transformées dans les modèles et permettent de prendre en compte la manière dont la répartition des gîtes à l'échelle du paysage pourrait influencer la fréquentation des haies (McHugh et al., 2019).

Enfin, un **indice de cohérence (ICoh, %)** issu de la base de données du DSB-IGN permet de rendre compte de la continuité du réseau de haies au sein d'une maille (1×1 km). Cet indice repose sur 2 variables. La variable ICop, Indice de connectivité pondéré (Eq.1), correspond au nombre total d'extrémités de haies connectées dans une maille où chaque type de connexion (i.e. 2 haies « L », 3 haies « T », 4 haies « X », très rarement 5 haies « X' ») est pondéré par un facteur (respectivement : 1, 2, 3 et 4). Les connexions entre une haie et une lisière de forêt (« B ») sont aussi prises en compte et pondérées par un facteur 2. La variable E est le nombre d'extrémités de haies libres (non-connectées) dans une maille. Les variables ICop et E ont ensuite été associées pour obtenir l'indice ICoh (Eq.2). Plus ICoh est élevé (proche de 100%), plus le maillage de haies est structuré, il contient beaucoup d'intersections et peu d'extrémités libres. A l'inverse, plus l'indice est faible (proche de 0%), plus le maillage est discontinu et peu connecté (Vadaine, 2002).

$$\text{Eq. 1 : } ICop = L + 2T + 2B + 3X + 4X'$$

$$\text{Eq. 2 : } ICoh = \left(\frac{ICop}{ICop + E} \right) \times 100$$

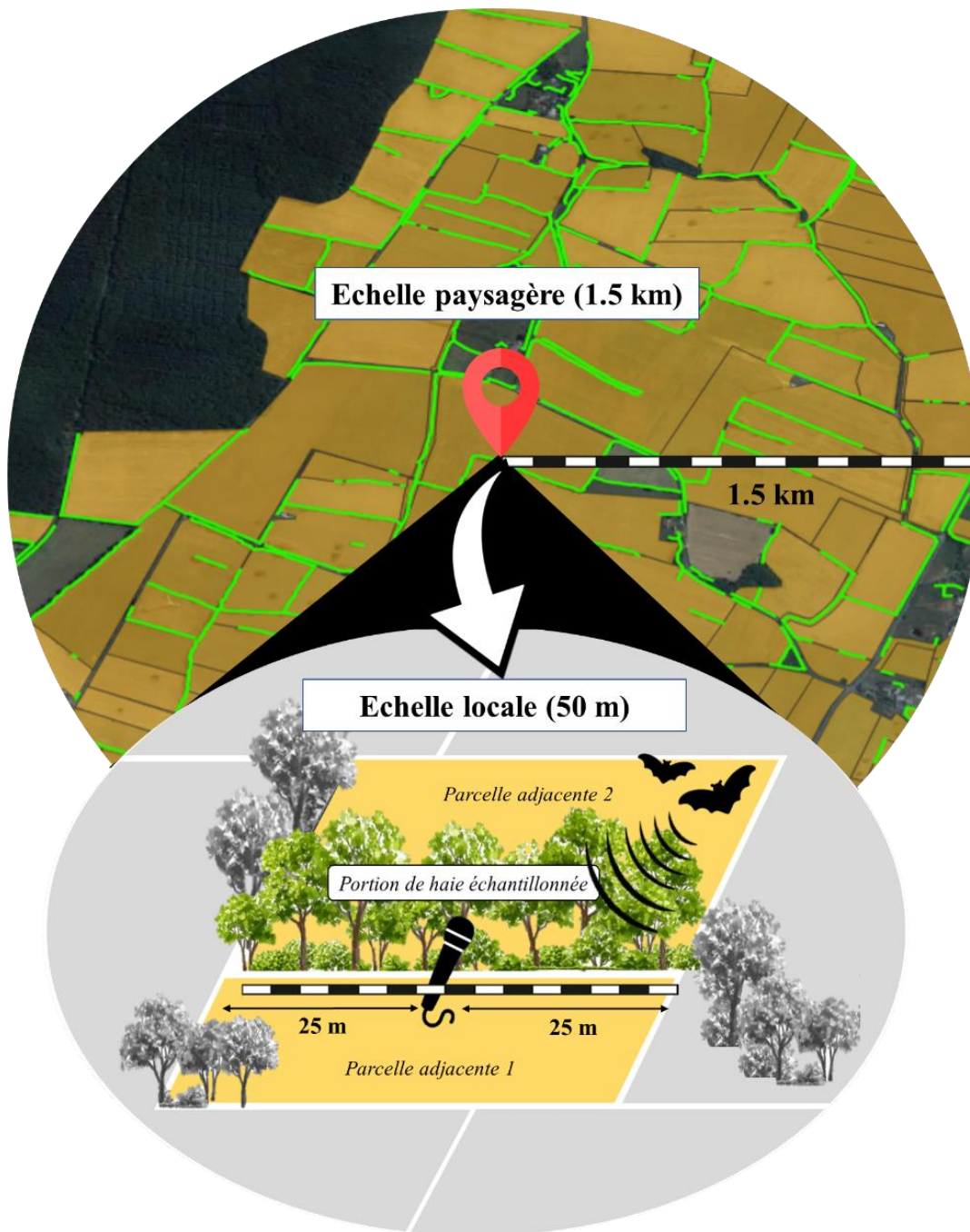


Figure 18. Schéma explicatif des échelles utilisées dans cette étude. A l'échelle locale (50 m) sont considérées (i) la portion de haie échantillonnée qui s'étend à 25m de part et d'autre de l'emplacement de l'enregistreur (en vert) et (ii) les parcelles adjacentes 1 et 2 (en jaune). Un rayon de 1.5 km autour de la haie permet de considérer le contexte agricole (en jaune) et le réseau de haies (tracé vert) à l'échelle du paysage.

3. Modélisation statistique (GLMM)

3.1. Effets fixes et aléatoires

Cette étude vise à **évaluer l'effet** de (i) **plusieurs caractéristiques de haies** sur l'activité de **3 guildes** de chiroptères en tenant compte de la variabilité à l'échelle paysagère que nous contrôlons par des variables d'ajustement paysagère (ii) de **connectivité** (ICoh, densité de haie, distance haie-forêt, etc.) et (iii) de **composition** (surface de forêts, surface de cultures, etc.). L'inclusion de variables paysagères (ii et iii) permet de prendre en compte de possibles effets de tendance émanant du contexte paysager sur l'effet des variables de haie.

Nous avons modélisé la relation entre l'activité des chiroptères et les variables de haies (et variables d'ajustement) au moyen de modèles linéaires généralisés à effets mixtes ou **GLMM** (*Generalized Linear Mixed Models*) avec une fonction de lien $\log g(.) = \log_e(.)$ et une loi de distribution « quasi-poisson » (nbinom1) pour les MRE et binomiale négative (nbinom2) pour les SRE et LRE. L'intérêt de ce genre de modèle est qu'il permet de distinguer deux catégories de variables (Annexe 10) : les variables à **effet fixe** pour lesquelles on souhaite émettre des conclusions et les variables à **effet aléatoire** qui sont principalement des variables de regroupement. Il s'agit de processus stochastiques dont on souhaite contrôler l'effet afin de minimiser l'erreur mais dont la relation spécifique vis-à-vis de la réponse ne fait pas l'objet d'hypothèses. Nos modèles comportent les variables à effet fixe présentées ci-dessous (i, ii et iii). Les variables de haies ont été sélectionnées sur la base d'hypothèses présentées précédemment (cf. II, III-2.2). Concernant les variables continues (métriques paysagères), nous avons assuré leur **non-colinéarité** au sein d'un même modèle en excluant celles présentant un VIF (facteur d'inflation de la variance) supérieur à 3 (Zuur et al., 2010). Ensuite, nous avons réalisé un test de corrélation de Kendall parmi les variables continues retenues dans les modèles. Les variables de haies et d'ajustement retenues pour constituer les modèles complets sont présentées ci-dessous :

- (i) Variables locales de haies (6) : Hauteur, Largeur, Connexion, Densité, Diversité d'essences, Mode de gestion.
- (ii) Covariables paysagères de connectivité (4) : Densité de haies, ICoh, distance minimale haie-forêt et distance minimale haie-cours d'eau.
- (iii) Covariables paysagères de composition (4) : Surface de cultures et de forêts, surface en agriculture biologique, diversité de cultures.

Par ailleurs, **deux effets aléatoires ont été inclus dans tous les modèles**. Il s'agit, d'une part, d'un effet lié à la date d'enregistrement permettant de tenir compte à la fois de la période de reproduction, des variations de disponibilité en ressources (insectes) entre Juin et Septembre ainsi que du fait que plusieurs enregistrements ont été réalisés au cours d'une même nuit, concentrant alors des conditions particulières similaires (météo, phase lunaire, etc.) susceptibles d'influencer l'activité des chiroptères. D'autre part, les modèles comportent un effet lié à l'imbrication spatiale des haies au sein de clusters (Figure 19) répartis non-aléatoirement au sein de chaque zone d'étude. En effet, les haies sont regroupées dans des clusters (fenêtres) pouvant contenir 5 à 8 haies sein de chaque zone d'étude. Les clusters prennent en compte l'effet spatial sur l'activité, deux points d'un même cluster étant plus susceptibles de présenter les mêmes communautés ou d'être à une même distance d'une colonie.

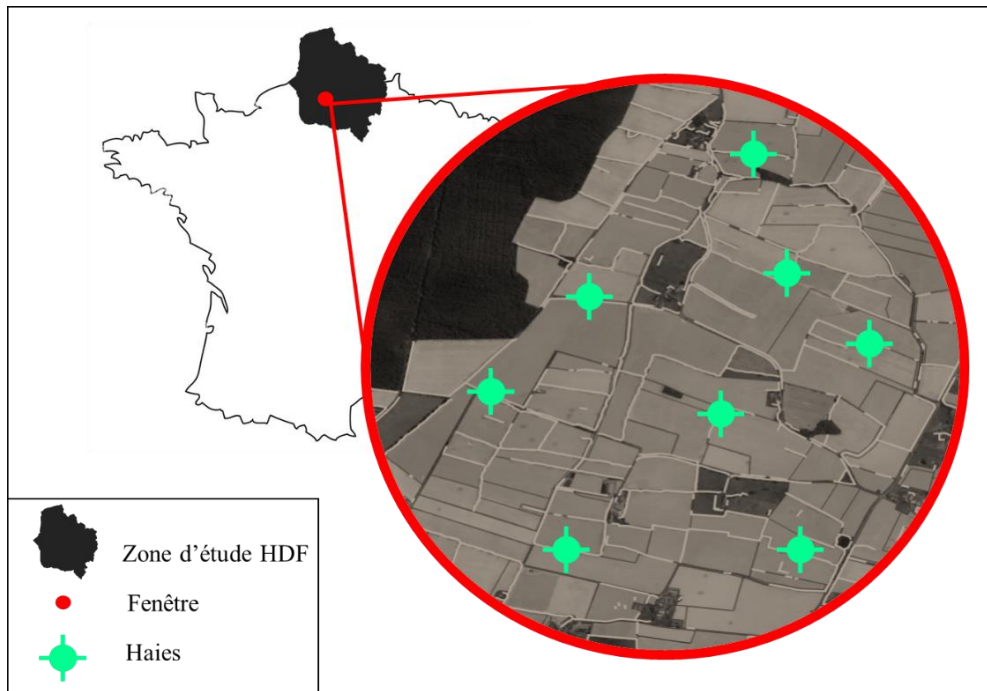


Figure 19. Schéma explicatif de l'imbrication spatiale des données : exemple de la zone d'étude Hauts-de-France (HDF). Chacune des 4 zones d'études comporte plusieurs fenêtres de quelques km² comprenant entre 5 et 8 haies sélectionnées aléatoirement. Ces fenêtres ont été sélectionnées, pour chacune des bases de données mobilisées, selon un gradient propre à celle-ci (cf. III.1).

3.2. Conceptualisation et plan général d'analyse

Afin de répondre aux questions formulées en précédemment (cf. II), nous considérerons **deux approches d'analyse**. La première (approche 1) consiste à tester l'effet combiné de toutes les variables de haies retenues sur l'activité de chacune des guildes de chauves-souris et la deuxième (approche 2) consiste à évaluer de potentiels effets d'interaction entre type de haie et type de paysage environnant par classification des données a posteriori.

3.2.1. Approche 1 : analyse de l'effet des variables locales d'intérêt

La première approche consiste à tester l'effet des six variables de haies retenues sur l'activité de chaque groupe acoustique (SRE, MRE, LRE) au sein de modèles séparés, dont la formule simplifiée est présentée ci-dessous (i). La référence de chaque modèle, l'ordonnée à l'origine de la fonction linéaire (*Intercept*), a été uniformisée pour tous les modèles de l'approche 1. Ici, la référence correspond à la combinaison des modalités de l'ensemble des variables incluses dans le modèle à leur niveau de qualité le plus faible selon nos hypothèses. Il s'agit pour les variables locales (qualitatives ordinales) de Connexion [0-1], Hauteur [<5m], Largeur [rang simple], Gestion [pas de méthode], Diversité d'essences [1-2] et Densité [faible]. Les métriques paysagères (variables quantitatives) sont toutes fixées à 0 (valeur incluse dans les données). Ainsi, les résultats des modèles traduisent la variation prédite entre chaque prédicteur et cet état de référence (coefficients).

Modèle i : $[Activité]_{\text{gilde}} \sim \text{variables locales de haies} + \text{covariables paysagères de connectivité} + \text{covariables paysagères de composition} + \text{effets aléatoires}$

Dans cette approche, le modèle complet (comprenant toutes les variables d'intérêts) comprend 14 variables dont six variables principales (haie) et huit potentielles variables d'ajustement (métriques paysagères). Plutôt que d'interpréter le modèle complet, il est plus prudent de considérer **un ensemble de modèles candidats** à partir desquels les paramètres du modèle final pourront être déterminés. Cependant, le nombre de modèles candidats croît exponentiellement en fonction du nombre de prédictors, dans notre cas $2^N = 16\,384$ modèles avec $N = 14$ prédictors, rendant nécessaire de hiérarchiser ces modèles afin d'obtenir un ensemble satisfaisant de modèles candidats. Pour cela, il est possible de recourir à l'outil de **sélection de modèle** « *dredge* » (package *MuMIn*, v1.48.4, Barton, 2015) qui permet de comparer chaque combinaison possible des prédictors dans différents modèles et de les ordonner selon un critère prédéfini. Il est courant d'utiliser le **critère d'information d'Akaike corrigé** (AIC_c) qui renseigne sur la qualité statistique d'un modèle et permet de les comparer pour un même jeu de données. Plus la valeur d' AIC_c est faible, plus le modèle est satisfaisant (Burnham et al., 2011). Ce critère repose sur un compromis entre la qualité de l'ajustement et la complexité du modèle et permet de limiter les effets de sur-ajustement en pénalisant les modèles ayant un grand nombre de prédictors.

Le processus de sélection de variables par *dredge* a uniquement porté sur les variables d'ajustement paysagères (Figure 20). En effet, nous avons forcé l'inclusion des six variables de haies car elles sont l'objet d'étude de cette analyse et sont, selon nos hypothèses, toutes susceptibles d'influencer l'activité. Enfin, une approche par *model averaging*, popularisée en écologie par Burnham et Anderson (2004), a été utilisée sur tous les modèles candidats qui présentaient une différence d' AIC_c de moins de 4 par rapport au « meilleur » modèle, un seuil conservateur correspondant à deux fois la limite proposée par Anderson et Burnham (2002). **Le modèle final obtenu est donc un modèle « moyen » représentant la moyenne des résultats de l'ensemble de modèles candidats jugés plausibles sur la base des données observées.** Le type de *model averaging* employé, le « *full averaging* », fixe à zéro le coefficient et la variance d'un prédictor lorsqu'il n'est pas inclus dans l'un des modèles candidats. Cette méthode permet de ne pas biaiser la valeur moyenne associée à un prédictor qui n'est pas inclus dans tous les modèles candidats en rapprochant sa valeur de zéro, contrairement à la variante de cette méthode (« *conditional averaging* ») qui ne fait la moyenne que sur les modèles candidats où apparaît le prédictor. Enfin, pour les variables catégorielles, nous évaluerons les différences entre modalités par un test post-hoc portant sur le premier modèle candidat ($\Delta AIC_c = 0$). Nous nous assurons que les valeurs minimum et maximum d' AIC_c des modèles candidats sont inférieurs à l' AIC_c du modèle nul ainsi que du modèle partiel (variables locales uniquement).

La phase finale de **validation du modèle** moyen se base sur l'analyse des résidus de chacun des modèles candidats. Cela comprend la recherche d'éventuels (i) points influents dans la régression (i.e. *outliers*) avec la fonction *testOutliers* ; (ii) de sur-dispersion ou de sous-dispersion (i.e. lorsque la variance observée est largement supérieure, i.e. inférieure, à la variance du modèle théorique) avec *testDispersion* ; (iii) d'uniformité des résidus formulés par le modèle avec *testUniformity* ; et de (iv) déviation des quantiles observés par rapport aux résidus avec *testQuantiles*. Ces quatre fonctions sont issues du package *DHARMA*. Les variables colinéaires (i.e. VIF ou facteur d'inflation de la variance >5) sont écartées avant l'étape de sélection par *dredge*. Enfin, l'effet d'un prédictor est considéré significatif lorsque la p-value associée est inférieure à 5% et/ou lorsque son intervalle de confiance à 95% de son coefficient n'inclus pas 1 (i.e. effet nul). Le cas échéant, l'effet sera considéré non-significatif (« n.s. »).

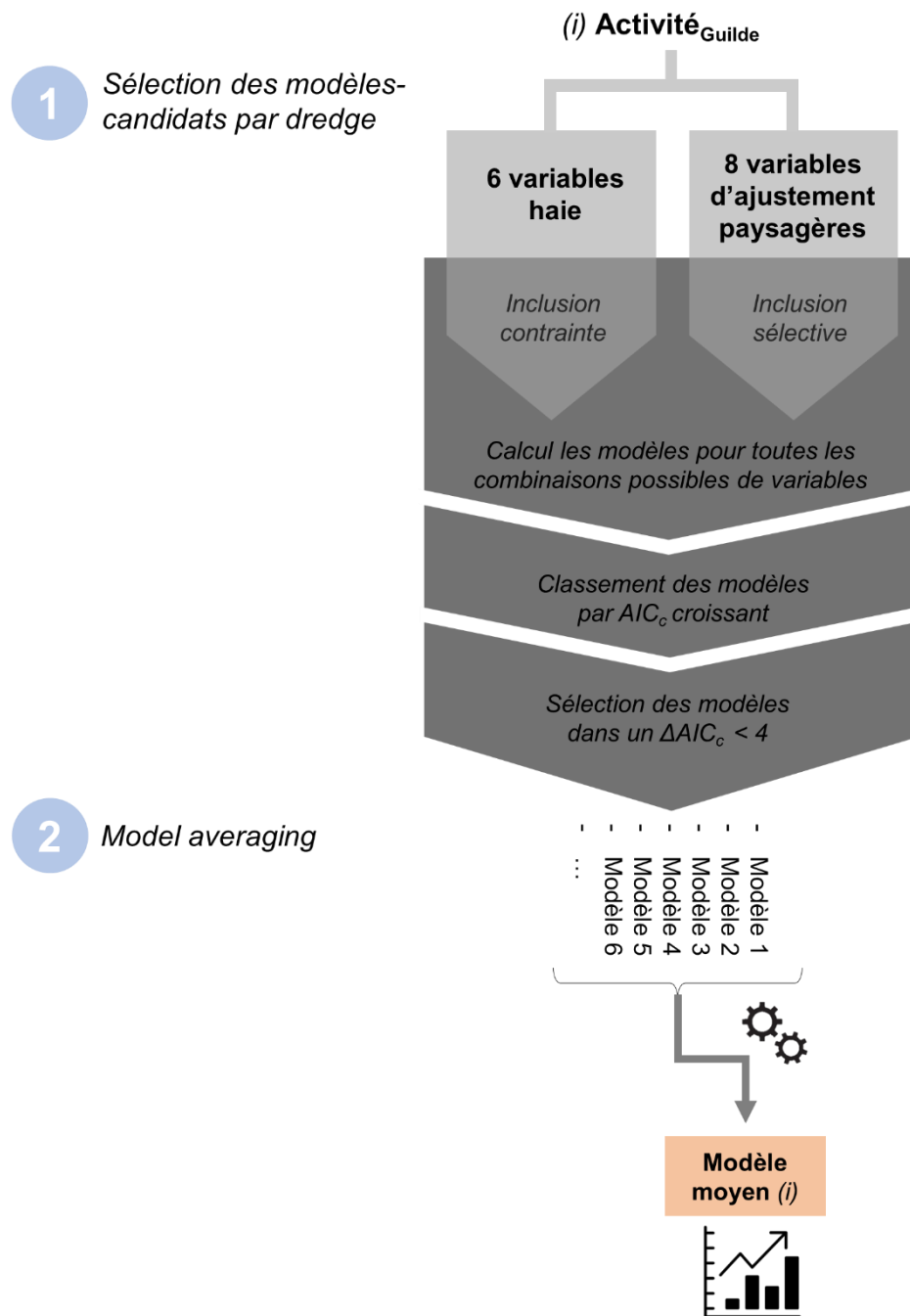


Figure 20. Représentation schématique de la démarche de modélisation en approche 1 (modèles *i* par *model averaging*).

3.2.2. Approche 2 : identification d'effets d'interaction à partir d'une typologie de haies (classification)

Afin de tester notre hypothèse selon laquelle la relation entre l'activité des chiroptères et le type de haie est modulée par le contexte paysager (Arthur et al., 2014 ; Lacoeylthe et al., 2018b), nous évaluerons dans une deuxième approche d'éventuels **effets d'interactions entre une typologie de haies et une typologie de paysages**, basées sur nos données, au travers de modèles dont la formule est présentée ci-dessous (ii) et la démarche en figure 21. D'abord, **une typologie de paysages** à 3 groupes a été obtenue par méthode de Ward

(classification hiérarchique, Kharinov, 2012) à partir des résultats d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) qui consiste à représenter de manière synthétique un ensemble de variables quantitatives dans un espace en deux dimensions selon des axes d'inertie maximale expliquant au mieux la variabilité des données. La méthode de Ward minimise la variance intra-groupe en regroupant à chaque étape la paire d'individus (haies) ayant la distance Euclidienne la plus réduite, c'est-à-dire conduisant à l'augmentation la plus faible de la variance totale au sein du groupe (ou *cluster*) après regroupement (Murtagh et Legendre, 2014). Le nombre de groupes a été déterminé à partir du gain d'inertie associé à chaque niveau de partition et sur l'équilibre entre le nombre d'individus composant chacun des groupes. Un test du Khi² a permis de vérifier un éventuel lien entre les types de paysages obtenus et les grandes zones géographiques. Ensuite, **une typologie de haies** a permis de synthétiser l'ensemble des 448 haies échantillonnées en 3 groupes aux caractéristiques similaires. Celle-ci a été obtenue par Analyse des Correspondances Multiples, une méthode d'analyse factorielle appliquée aux données qualitatives puis par *clustering* avec la méthode de Ward. Les variables de haies utilisées pour obtenir cette typologie comprennent toutes les variables présentées dans le tableau III.

Modèle ii : $[Activité]_{\text{guilde}} \sim \text{typologie de haies} * \text{typologie de paysages} + \text{effets aléatoires}$

Les modalités sélectionnées dans la **référence** (*Intercept*) de chaque modèle sont, de même que pour l'approche précédente, les typologies que nous supposons les moins attractives pour les chiroptères, à savoir : Typologie de haie [3] (haies basses, peu diversifiées) et Typologie de paysage [Grandes cultures]. Ces modalités ont été sélectionnées car elles sont différentes des autres groupes : les haies de type 3 sont plus basses et moins diversifiées que les haies de type 1 et 2 et il est attendu que la hauteur ait un effet prépondérant sur l'activité des chauves-souris. De même, les paysages « Grandes cultures » se distinguent des paysages « Forestiers » et « Bocagers » par leur faible proportion de prairies et d'éléments semi-naturels (haies, cours d'eau, forêts) connus pour influencer l'activité des chauves-souris.

Enfin, afin d'évaluer plus précisément de potentiels **effets d'interactions** avec le paysage, quatre modèles complémentaires (iii) ont été réalisés avec des variables paysagères plus fine qu'une typologie. Ces variables ont été choisies car elles sont les plus susceptibles d'influencer la fréquentation des haies par les chiroptères : la surface de cultures et de prairies (influence la disponibilité d'insectes, indicateur d'ouverture du paysage plus favorable aux LRE : Enri et al., 2017; Öckinger et Smith, 2007; Weiss et al., 2013) ainsi que la surface en Bio (disponibilité d'insectes accrue et plus faible risque d'intoxication aux pesticides : Grabovska et al., 2020; Montañez et Amarillo-Suárez, 2014; Toffoli et Rugghetti, 2017; Wickramasinghe et al., 2004) et la densité réseau de haie (sensibilité des SRE à la continuité des corridors : Kerbiriou et al., 2019; Pinaud et al., 2018; Vallé et al., 2023).

Modèle iii : $[Activité]_{\text{guilde}} \sim \text{typologie de haies} * \text{une variable paysagère} + \text{effets aléatoires}$

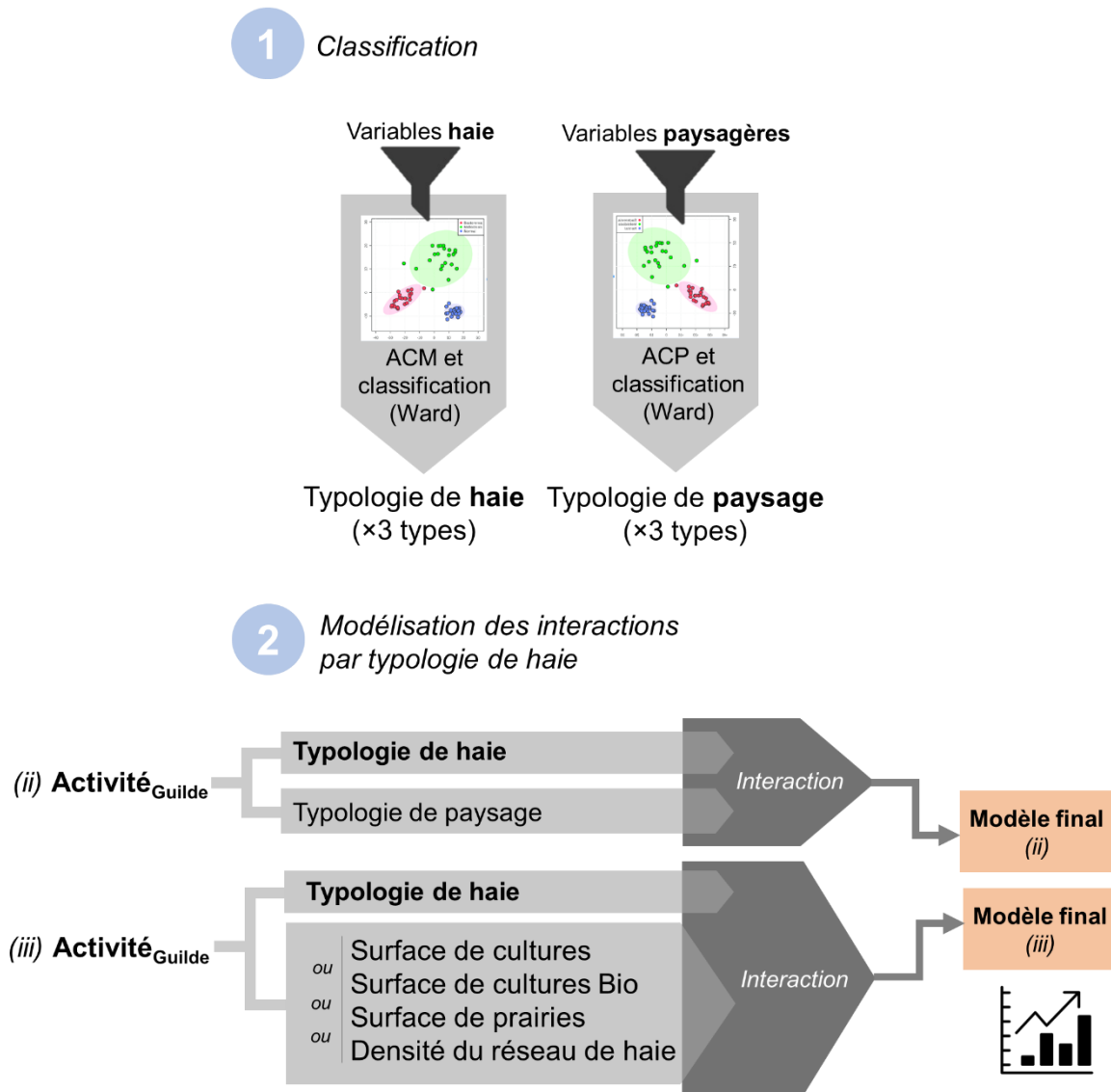


Figure 21. Représentation schématique de la démarche de modélisation en approche 2 (modèles ii et iii d'interaction par typologie de haie)

3.3. Implémentation informatique

Toutes les analyses statistiques ont été menées à l'aide du logiciel R (v4.3.3, R Core Team, 2024). Les analyses de réduction de dimensions ont été réalisées avec les fonctions *PCA* (variables quantitatives) et par *MCA* (variables qualitatives) du package *FactoMineR* (v2.11, Husson et al., 2016). Pour chaque typologie, un clustering a été réalisé par la méthode de Ward à l'aide de la fonction *HCPC* du même package. Le package *factoextra* (v1.0.7, Kassambara et Mundt, 2017) a permis d'obtenir les figures pour les ACP et ACM avec *fviz_pca* et *fviz_mca* respectivement. Les autres figures ont été réalisées à partir du package *ggplot2* (v.3.5.1, Wickham et al., 2016). Un éventuel lien entre typologie de haie ou de paysage et la zone d'étude géographique a été vérifié par test du Khi² (*chisq.test*).

Les GLMM ont tous été obtenus à partir de la fonction *glmmTMB* issue package du même nom (v1.1.9, Bolker, 2019), avec l'argument *na.action = "na.fail"* pour permettre la sélection de modèle à l'aide de la fonction *dredge* (*FactoMineR*) en contraignant l'inclusion

III. MATERIEL & METHODES

des variables locales par l'argument *subset*. La convergence de chaque modèle est vérifiée avant poursuite des analyses, de même que l'absence de colinéarité par la fonction *check_collinearity* du package *performance* (v0.12.2, Lüdecke et al., 2021). Les variables de distance (haie-forêt, hait-cours d'eau) ont été transformées par la fonction $\log(x+1)$ car la probabilité d'observer un effet lié à la distance diminue grandement au-delà d'un certain seuil (Lacoeuilhe et al., 2018a).

Les modèles moyens ont été obtenus par *model averaging* avec la fonction *model.avg* du package *MuMIn* (v1.48.4, Barton, 2015) en spécifiant l'argument « *subset = delta ≤ 4* » afin de ne considérer que les modèles ayant un AIC_c a minima 4 points inférieur à celui du « meilleur » modèle. Les valeurs de *estimate* sont ensuite transformées par la formule inverse $\log \exp()$ pour faciliter l'interprétation. Les vérifications des modèles candidats ont été menées à partir des fonctions proposées par le package *DHARMA* (v0.4.6, Hartig et Hartig, 2017) listées ci-avant. Les courbes de réponses sont tracées à l'aide du package *ggplot2* après extraction des coefficients, *p-values* et intervalles de confiances, les prédictions ont été obtenues avec *ggpredict* (v.0.3.0, Lüdecke, 2018). Afin de comparer les effets entre modalités d'une même variable catégorielle, des tests post-hoc de Tukey ont été réalisés avec la fonction *lsmeans* (package *emmeans*, v1.10.4, Searle et al., 1980). Le seuil de significativité est fixé à *p-value* < 5%.

IV. RESULTATS

1. Activité globale des chiroptères

Au total, 3 184 334 contacts de chauves-souris ont été enregistrés au cours des 1484 nuits d'écoute (10 901 heures d'écoute cumulées) parmi l'ensemble des 448 haies retenues. La majorité des enregistrements ont été menés en 2020 (776) et 2023 (556). Douze taxons différents ont été étudiés dont quatre ont été identifiés jusqu'à l'espèce et huit jusqu'au genre (Annexe 11). Les groupes « genres » (spp.) correspondent au regroupement de plusieurs espèces dont il est difficile de différencier les cris par le logiciel d'identification automatique employé.

L'activité moyenne (i.e. moyenne du nombre de contacts par haie et par nuit) présente une importante variabilité entre les nuits (1184.3 ± 1344.6). La vaste majorité des contacts provient des MRE (91.5%) composés quasi-exclusivement de *Pipistrellus spp.*, tandis que les groupes LRE (3%) et SRE (5.5%) sont relativement moins représentés. Ces derniers sont principalement composés de *Eptesicus. serotinus* (LRE) ainsi que *Barbastella barbastellus* et *Myotis spp.* hors *Myotis myotis* (SRE). Néanmoins, les valeurs élevées d'écart-type indiquent une forte dispersion de l'activité moyenne entre les nuits pour toutes les guildes : SRE 63 ± 109 , MRE 1088.1 ± 1274.2 et LRE 33.3 ± 100.3 (Figure 22).

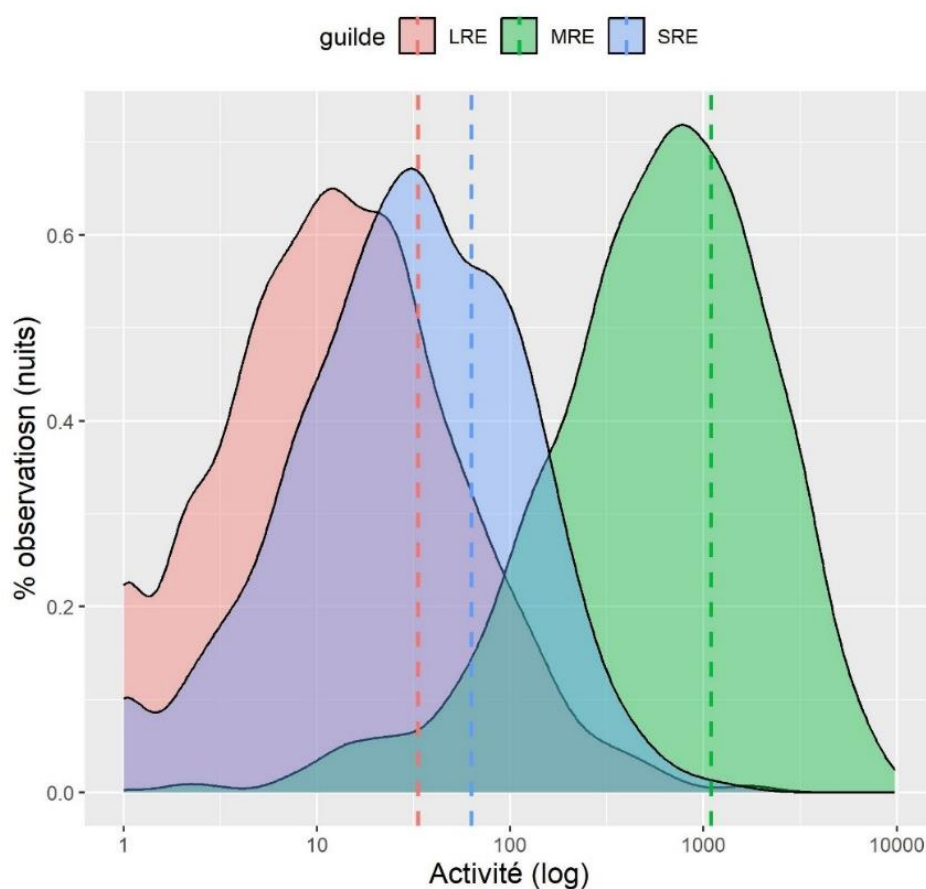


Figure 22. Distribution de l'activité par haie et par nuit (échelle log) pour chacune des guildes (SRE, MRE, LRE) sur l'ensemble des 1484 nuits d'enregistrement.

2. Résultats des modèles moyens (approche 1)

Dans le cadre de l'approche par modèle moyens (modèles \bar{l}), nous avons obtenu un modèle moyen pour chacune des trois guildes mesurant l'effet sur l'activité de six variables de haies (hauteur, largeur, densité, connexion, mode de gestion, diversité d'essences). Les modèles moyens des SRE, MRE et LRE sont issus d'un sous-ensemble de modèles candidats se situant dans un $\Delta AIC_c < 4$ et sont constitués de 43, 19 et 29 modèles respectivement (Figure 23). Les résultats de ces modèles moyens (coefficients, p-values et intervalles de confiance associés) sont présentés dans la Figure 24 (ainsi que dans l'Annexe 12 sous forme de tableau) et les valeurs moyennes d'activité prédites sont présentées dans la Figure 25. L'ensemble des modèles candidats présentent des valeurs d' AIC_c inférieures à celle des modèles nuls (Annexe 13). Les sommes des poids d'Akaike (Ω_i) des sous-modèles composant les modèles moyens des SRE, MRE et LRE sont de 1.0, 1.0 et 0.96 respectivement. Dans le cas des SRE et MRE, cela indique une probabilité de 100% que l'un des modèles candidats soit le « meilleur » parmi l'ensemble modèles (i.e. sur 1000 nouveaux jeux de données, nous estimons qu'un de ces modèles candidats est le modèle au plus faible AIC_c dans 1000 cas sur 1000). Cette probabilité est de 96% en ce qui concerne les LRE.

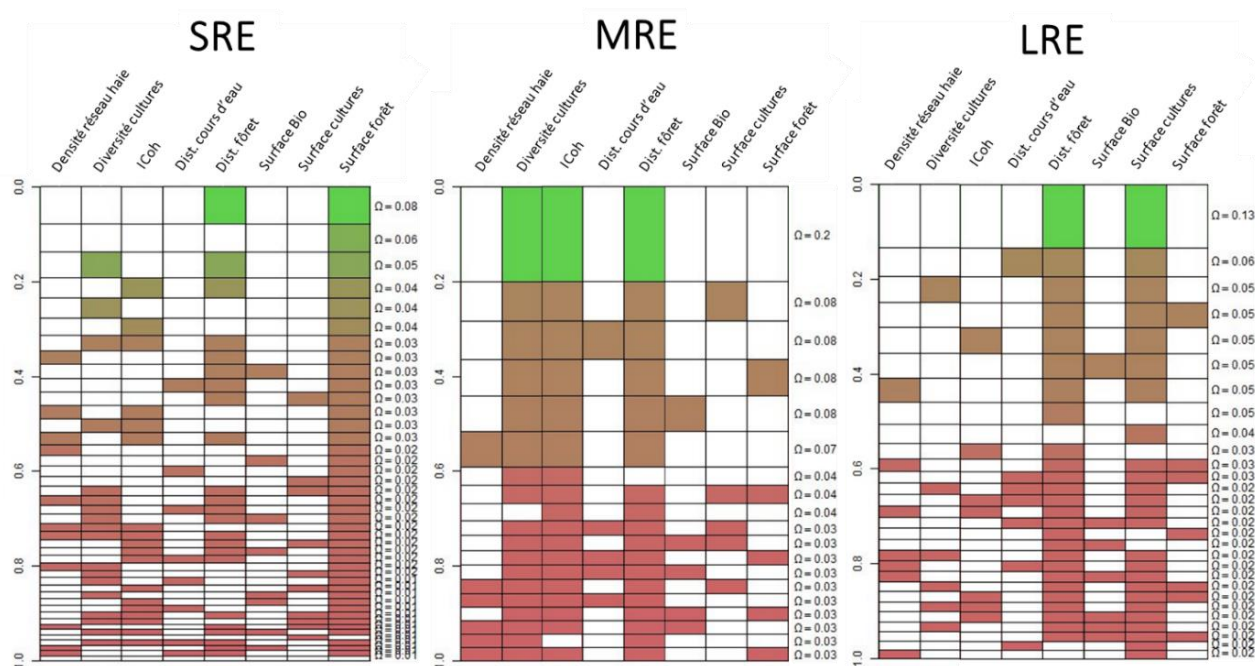


Figure 23. Variables paysagères d'ajustement retenues dans les modèles candidats des groupes SRE (43 modèles), MRE (19 modèles) et LRE (29 modèles) après sélection des variables et classement des modèles candidats ($\Delta AIC_c < 4$). Chaque ligne correspond à un modèle candidat après sélection de variable (*dredge*) et sont rangées par ordre d' AIC_c décroissant. Les variables d'ajustement incluses (case colorée) ou écartées (case blanche) sont indiquées. L'ordonnée indique le poids d'Akaike associé à chaque modèle candidat, reflété par la couleur et la taille des cases.

2.1. Effet des variables locales de haies

2.1.1. Effet de la structure (hauteur, largeur, densité)

Comme attendu, la **hauteur** de haie a **positivement influencé l'activité** des groupes MRE et SRE ($P < 0.01$) avec un effet positif mais non-significatif chez les LRE (Figure 24). Ces résultats sont stables d'un modèle candidat à l'autre parmi les SRE (43 modèles), les MRE (19 modèles) et les LRE (29 modèles), dont les résultats sont présentés en Annexe 14. Les taux d'accroissement d'activité (coefficients) des SRE et MRE, issus des modèles moyens obtenus, sont de 1.57 ($ES^6 = 0.15$) et de 1.88 ($ES = 0.1$) respectivement pour une haie haute ($> 7.5m$), ainsi que de 1.63 ($ES = 0.15$) et 1.57 ($ES = 0.1$) respectivement pour une haie moyennement élevée (5-7.5m) par rapport à la référence du modèle qui est une haie basse ($< 5m$) (Figures 24, 25). Cela correspond à une augmentation moyenne de l'activité de l'ordre de 57% (SRE) et 88% (MRE) entre une haie basse et une haie haute, ainsi que de 63% (SRE) et 57% (MRE) entre une haie basse et une haie moyennement élevée. De plus, les tests post-hoc soulignent une réduction significative de l'activité des MRE pour une liée à une haie moyenne par rapport à une haie élevée (0.84, $ES = 0.08$, $P < 0.01$)⁷. En revanche, aucune différence significative entre les haies moyennes et les haies hautes n'a été détectée en ce qui concerne les autres guildes (Figure 25).

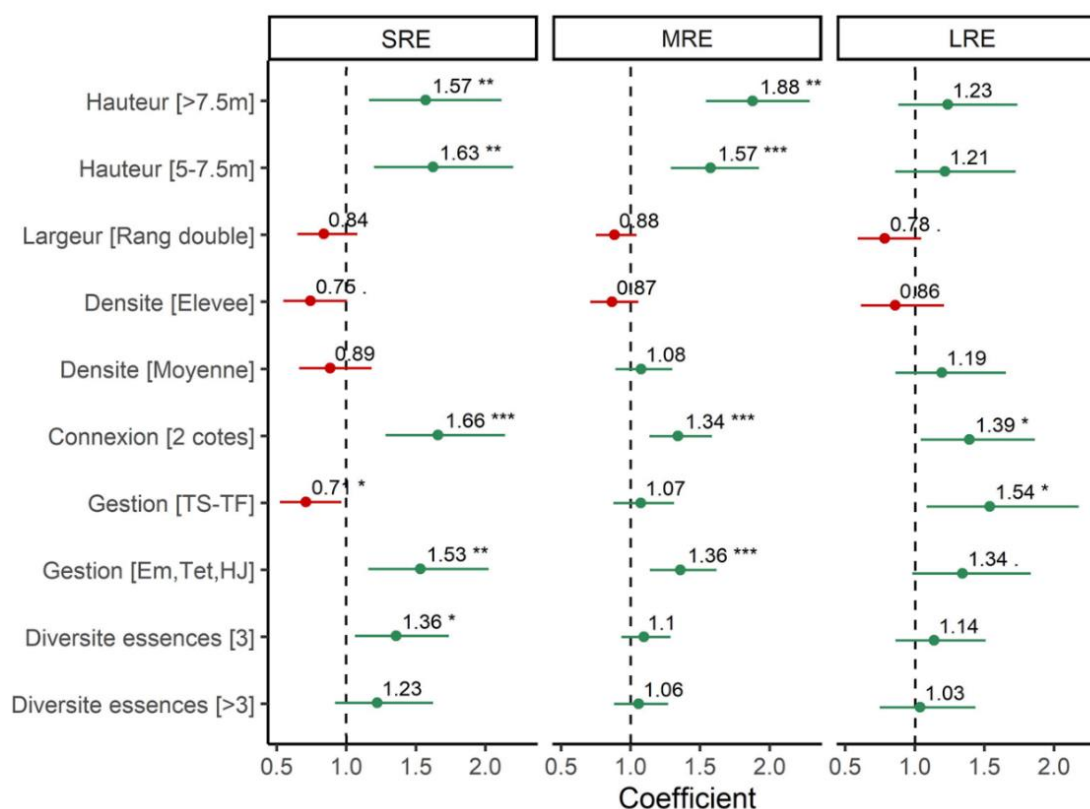


Figure 24. Coefficients des modèles *i* moyens pour les guildes SRE, MRE et LRE. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par des barres horizontales rouges (coefficient > 1 : effet positif) ou vertes (coefficient < 1 : effet négatif). Le niveau de significativité est représenté par '***' < 0.001 ; '**' < 0.01 ; '*' < 0.05 ; '.' < 0.1 ; '' > 0.1 .

⁶ ES : Erreur Standard

⁷ Lecture : (coefficient du modèle ; erreur standard ; significativité *p-value*)

IV. RESULTATS

Bien que non-significatif, nous observons un **effet négatif de la largeur de haie** qui est homogène entre les différentes guildes. En effet, les coefficients obtenus pour la variable largeur sont 0.84, 0.88 et 0.78 pour les groupes SRE, MRE et LRE respectivement. Cela correspond à une réduction moyenne (non significative) de l'activité de l'ordre de 20-25% pour une largeur de haie « simple » par rapport à une largeur de haie « double ». Néanmoins, cet effet est quasi-significatif chez les LRE ($P=0.09$).

Enfin, les modèles moyens ne relèvent **pas d'effet significatif** de la **densité** de la haie sur l'activité des chiroptères, quelle que soit la guilda considérée. On note cependant qu'une densité « élevée » semble affecter négativement l'activité des SRE de manière quasi-significative (0.75, ES=0.15, $P<0.1$).

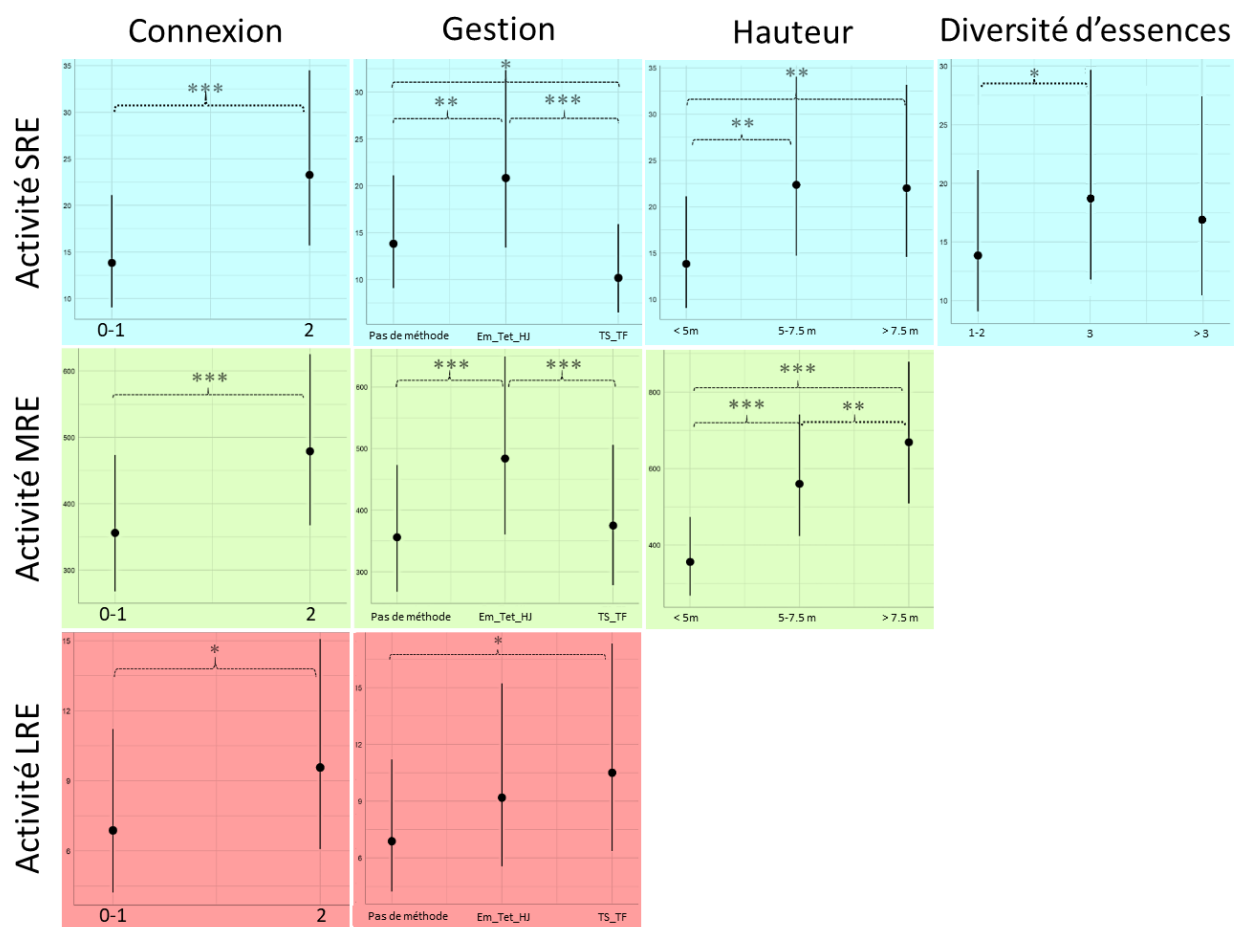


Figure 25. Valeurs d'activité prédites par les modèles / moyens pour les guildes SRE (bleu), MRE (vert) et LRE (rouge). Pour chaque guilda, seuls les effets significatifs sont représentés (test post-hoc de Tukey). L'ordonnée correspond à l'activité et l'abscisse correspond aux modalités de chaque variable. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par des barres horizontales noires. Le niveau de significativité est indiqué par '***' <0.001 ; '**' <0.01 ; '*' <0.05 ; '.' <0.1 ; '' >0.1 . Modalités de la variable gestion : « Em_Tet_HJ » haies comportant des arbres d'émondes, têtard ou de haut-jet ; « TS_TF » haies comportant des arbres en cépées issues d'un taillis simple ou fureté.

IV. RESULTATS

2.1.2. Effet de la continuité structurelle

La **connectivité structurelle** de la haie est **très positivement** associée à l'activité de toutes les guildes de manière significative voire très significative. En effet, une haie connectée par ses deux extrémités présente en moyenne une activité bien plus importante par rapport à une haie connectée par une ou aucune de ses extrémités chez les SRE (1.66 ; ES=0.13 ; $P<0.05$) et, dans une moindre mesure, chez les MRE (1.34 ; ES=0.09 ; $P<0.001$) et LRE (1.39 ; ES=0.15 ; $P<0.05$) comme indiqué dans la Figure 25. Les résultats issus des modèles candidats sont homogènes, quelle que soit la guildes (Annexe 14).

2.1.3. Effet du mode de gestion

Pour rappel, cette étude compare l'influence de **trois modes de gestion** sur l'activité des chiroptères : (i) des haies ne présentant **pas mode de gestion particulier**, (ii) des haies gérées en **cépées** issues d'un taillis simple ou fureté (« TS_TF ») et (iii) des haies gérées en hauteur réunissant des **arbres têtards, des arbres de haut-jets et des arbres d'émonde** (« Em_Tet_HJ »). Pour chacune des trois guildes, nous avons obtenu au moins un effet significatif du mode de gestion sur l'activité (Figure 25). Par rapport à une haie sans mode de gestion particulier, une haie émondée, d'arbres têtards ou de haut-jets ont présenté une **activité plus importante** parmi les SRE (1.53 ; ES=0.14 ; $P<0.01$), les MRE (1.36 ; ES=0.09 ; $P<0.001$) et les LRE (1.34 ; ES=0.16 ; $P<0.1$). En revanche, un mode de gestion en cépées a induit une **hausse de l'activité** significative uniquement chez les LRE (1.54 ; ES=0.18 ; $P<0.05$) et, à l'inverse, une baisse significative de l'activité chez les SRE (0.71 ; ES=0.16 ; $P<0.05$) sans affecter significativement les MRE. De plus, ces effets sont constants d'un modèle candidat à l'autre pour l'ensemble des trois guildes (Annexe 14). Les tests post-hoc révèlent un effet positif significatif d'un mode de gestion [Em_Tet_HJ] par rapport à [TS-TF] sur l'activité des SRE (2.18, ES=0.17, $P<0.001$) et des MRE (1.25, ES=0.10, $P<0.05$) (Figure 25). Aucune différence significative entre ces deux modalités n'a été observée chez les LRE.

2.1.4. Effet de la diversité d'essences

Les SRE ont été plus actifs le long de haies comportant 3 genres différents (1.36, ES=0.12, $P<0.05$) par rapport aux haies ayant une diversité d'essences située entre 1 et 2 genres. Cet effet n'est pas significatif en ce qui concerne les MRE et les LRE. De plus, une diversité d'essences supérieure à 3 n'a pas induit de variation significative de l'activité quelle que soit la guildes. Les tests post-hoc n'ont montré aucune différence significative entre les effets d'une diversité d'essences égale à trois et supérieure à trois.

2.2. Contrôle des covariables paysagères de connectivité

Parmi les trois modèles moyens, les quatre covariables de connectivité paysagères (distance forêt, distance cours d'eau, ICoh, densité du réseau de haie) sont associées à des coefficients très proches de 1 (effet quasi-nul). L'effet de la **distance minimale haie-forêt** ($r=1.5\text{km}$) est significatif pour les MRE (1.09, ES=0.04, $P<0.05$) et quasi-significatif pour les LRE (0.88, ES=0.07, $P<0.1$). Cette variable a été retenue dans plupart des modèles candidats (Figure 23), en particulier pour les MRE et les LRE (23/43 modèles pour les SRE, 18/19 modèles pour les MRE et 26/29 modèles pour les LRE). L'effet de la distance de la haie à la forêt était systématiquement positif pour les SRE et MRE mais négatif pour les LRE.

Les autres covariables de connectivité ont rarement été retenues dans les modèles candidats, quel que soit la guild, excepté pour les MRE pour lesquels nous avons obtenu un effet négatif significatif ($P < 0.05$) de **l'indice de cohérence** ou ICoh (maille 1 km²) dans 18 des 19 modèles candidats (Figure 23). Les SRE présentaient quant à eux un effet négatif (n.s.) de cette variable dans 18 des 43 modèles candidats, et les LRE un effet positif (n.s.) dans 7 des 29 candidats. ICoh a un effet significatif sur l'activité du groupe MRE avec un coefficient proche de 1 (0.99, ES=0.003, $P < 0.05$), indiquant à ce niveau de certitude (0.05) que cette variable a peu d'effet sur l'activité des espèces du groupe MRE.

En revanche, la **distance minimale haie-cours d'eau** ($r=1.5\text{km}$) a rarement été retenue dans les modèles candidats avec des effets non significatifs et quasi-nuls (8/43 modèles pour les SRE, 5/19 modèles pour MRE et 7/29 modèles pour les LRE), de même que la **densité de haies** ($r=1.5\text{km}$) pour laquelle les effets ont été systématiquement non-significatifs et quasi-nuls (11/43 modèles pour les SRE, 6/19 modèles pour les MRE et 7/29 modèles pour les LRE).

2.3. Contrôle des covariables paysagères de composition

Tandis qu'aucune variable paysagère de composition n'a eu d'effet significatif sur l'activité des LRE, on observe cependant un fort effet positif de la **surface de forêt** dans le cas des SRE (1.27 ; ES=0.11 ; $P < 0.05$) ainsi qu'un effet positif minime mais significatif de la **diversité de cultures** dans le cas des MRE (1.03 ; ES=0.02 ; $P < 0.05$). Ces résultats sont cohérents avec les modèles candidats de leurs guildes respectives. La variable **surface de forêts** ($r=1.5\text{km}$) a été le plus souvent retenue dans les modèles candidats des SRE (41/43 modèles) avec des effets largement positifs et significatifs dans la majorité des modèles. Cependant, cette variable n'a pas été retenue dans la plupart des modèles des MRE (5/19 modèles) et des LRE (7/29 modèles). Quant à la **diversité de cultures** (maille 1 km²), cette variable apparaît dans 18 des 19 modèles candidats des MRE et est principalement associée à un effet faible mais significatif ($P < 0.05$). Concernant les autres guildes, cette variable n'a été incluse que dans 18 des 43 modèles candidats des SRE et dans 6 des 29 modèles candidats des LRE (Figure 23).

Concernant la **surface de cultures** ($r=1.5\text{km}$), aucun effet significatif n'est observé sur les modèles moyens bien que cette variable a été retenue dans 25 des 29 modèles candidats des LRE avec des effets systématiquement négatifs et majoritairement significatifs ($P < 0.001$). La surface de culture n'apparaît que dans 10 des 43 modèles candidats des SRE et dans 5 sur les 19 modèles candidats des MRE. Enfin, la **surface de cultures Biologiques** ($r=1.5\text{km}$), dont les valeurs varient entre 0 et 30% (Annexe 22), a rarement été incluse dans les modèles candidats quelle que soit la guild (8/43 modèles pour les SRE, 5/19 modèles pour les MRE et 7/29 modèles pour les LRE).

3. Typologie de paysages

Bien que l'ensemble des sites soient situés en milieu agricole, ces derniers sont répartis au sein de quatre grandes zones géographiques (Bretagne, Pays-de-la-Loire, Bourgogne-Franche-Comté, Hauts-de-France) pouvant présenter des faciès paysagers très différents. En ce sens, une Analyse en Composantes Principales (ACP) réalisée sur les 448 sites retenus a permis d'obtenir une représentation synthétique en deux dimensions de la variabilité paysagère au sein des données (Figure 26). La combinaison des 13 métriques paysagères sélectionnées permet de synthétiser 60% de l'inertie totale sur les deux premiers axes, il n'est donc pas utile d'analyser au-delà du plan 1-2.

Plusieurs groupes de variables apparaissent anti-corrélés, tels que la taille moyenne des parcelles vs la densité de haie, de cours d'eau et la surface de cultures Bio, ainsi que la surface de cultures vs la surface de prairies. Le nombre de connexions haie-forêt semble anti-corrélé à la surface de culture, de même que la diversité des types de cultures semble s'opposer à la surface de forêts. Ainsi, l'axe 1 décrit plutôt un **gradient de continuité du réseau de haie** en opposant ICoh, ICop et Connexions haie-forêt (haut niveau de continuité) à la surface de cultures et à la taille des parcelles (faible niveau de continuité). L'axe 2 décrit plutôt un **gradient d'ouverture du paysage** en opposant des paysages plus fermés, dominés par les forêts (surface de forêts, lisière de forêt), et des paysages plus ouverts de cultures (diversité de cultures, surfaces de cultures Bio).

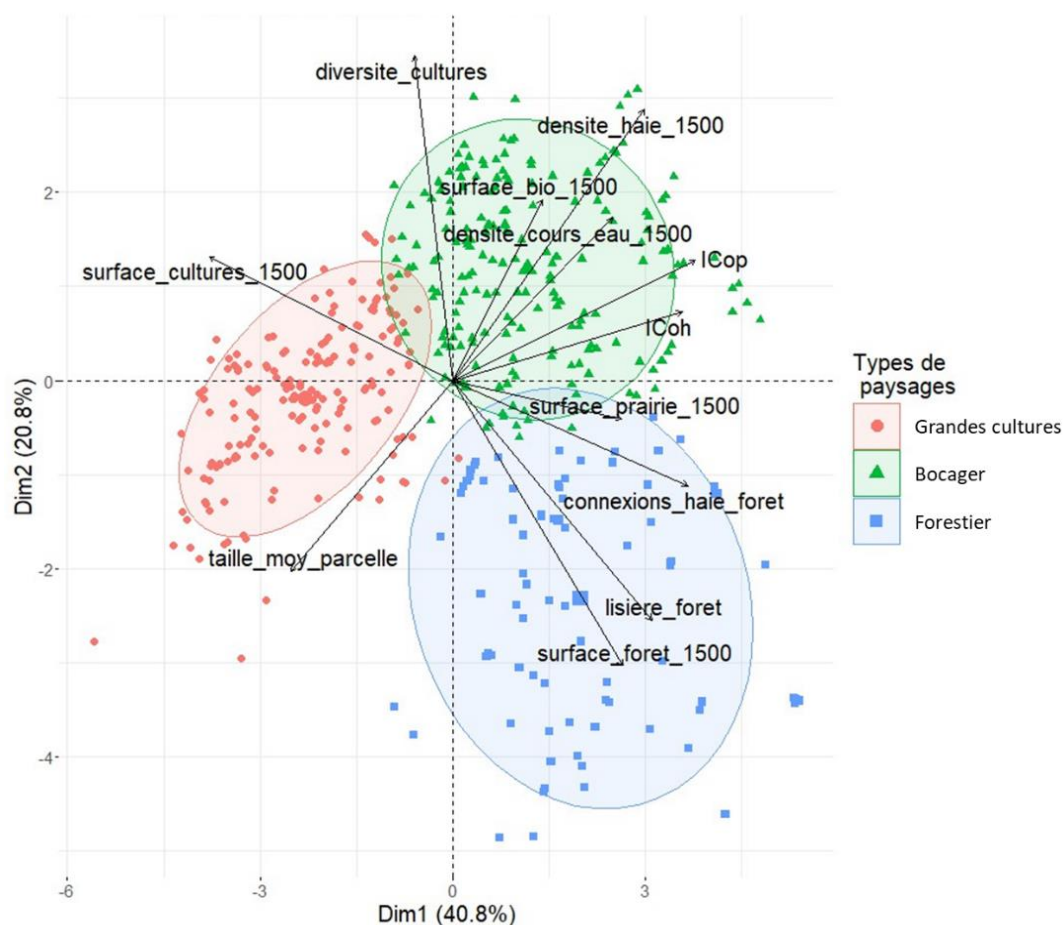


Figure 26. Plan factoriel de la distribution des 448 haies caractérisées entre 2020 et 2023. Les flèches noires indiquent la force et le sens de l'association entre les variables paysagères et les axes. Les ellipses indiquent les types de paysages (1 : Grandes cultures ; 2 : Bocager ; 3 : Forestier).

IV. RESULTATS

Ainsi, trois grands types de paysages agricoles ont été identifiés dont les caractéristiques et les valeurs moyennes sont présentées ci-après ainsi qu'en Annexe 15 :

1. **Paysage « Grandes cultures »** (n = 171) : paysages aux réseaux de haie peu denses et déstructurés, dominés par les cultures (79.2%) et comportant les parcelles les plus larges en moyenne (5.75 ha) par rapport aux autres groupes. Ces paysages se distinguent des autres par la discontinuité des réseaux de haies (ICoh = 28% et ICop = 16% en moyenne) et de leur faible densité de haies (2.5 km/km²), de cours d'eau (0.3 km/km²), de surface en Bio (2.7%) et de prairies (12%).
2. **Paysage « Bocager »** (n = 193) : paysages principalement composés de prairies (30.8%) dont principalement des prairies permanentes en rotation longue ou temporaires et un assemblage varié de cultures (10/maille). Les haies de ce groupe forment un réseau considérablement plus connecté et structuré (ICoh = 52% ; ICop = 84%) que celles du type « grandes cultures ». On y trouve les plus petites parcelles (3.17 ha) des trois groupes ainsi que la plus importante densité de haie (7.8 km/km²) et de cours d'eau (1 km/km²) et de surface en Bio (0.75 km/km²)
3. **Paysage « Forestier »** (n = 84) : paysages dominés par les forêts (34.1%) et les prairies (39.3%), essentiellement permanentes, caractérisés par la plus faible proportion de culture (13.4%) des trois groupes, cinq fois inférieure au type « grandes cultures ». Pour ces paysages, la continuité du réseau de haies est similaire à celle du type « bocager » (ICoh = 50% ; ICop = 68%) mais contient de loin le plus de connexions haie-forêt (14/maille). Par ailleurs, ce groupe se situe à l'intermédiaire des deux groupes précédents en ce qui concerne la densité de haie (4.1 km/km²) et de cours d'eau (0.5 km/km²) ainsi que la taille moyenne des parcelles (4.4 ha).

Ces types de paysages ne sont pas répartis de manière aléatoire entre les quatre zones d'études (test de Khi² : $X^2 = 475.43$, p-value < 0.001). Les sites échantillonnés au sein des zones Pays-de-la-Loire, Hauts-de-France et Bourgogne-Franche-Comté présentent respectivement un faciès paysager prédominant de type forestier, grandes cultures et bocager (Figure 27). En revanche, les sites de la zone Bretagne présentent des profils plus diversifiés (60% « bocagers » > 31% « forestiers » > 9% « grandes cultures »).

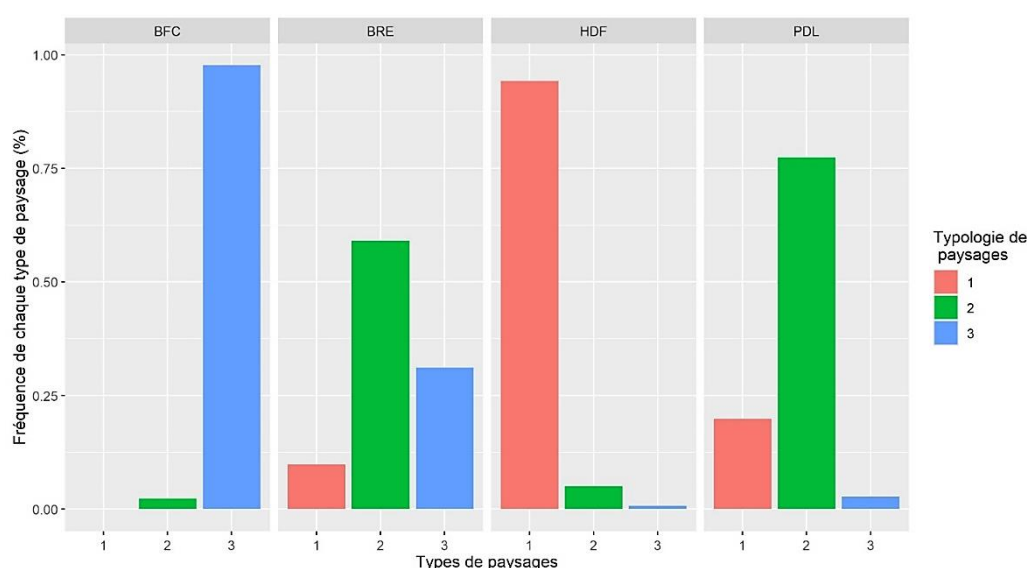


Figure 27. Fréquence des trois types de paysage (1 : Grandes cultures ; 2 : Bocager ; 3 : Forestier) au sein des quatre grandes zones d'études (BRE : Bretagne ; BFC : Bourgogne-Franche-Comté, HDF : Hauts-de-France ; PDL : Pays-de-la-Loire).

4. Typologie de haies

Une Analyse des Correspondances Multiples (ACM) réalisée à partir de cinq variables de haies (Connexion, Longueur, Hauteur, Densité, Diversité d'essences) a permis d'obtenir une représentation synthétique en deux dimensions de la variabilité des types de haies parmi les 448 sites retenus (Figure 28). Les deux premiers axes de l'ACM synthétisent 36.7% de l'inertie totale, il n'est donc pas utile d'analyser au-delà du plan 1-2. Tandis que l'axe 1 décrit un gradient de « Connexion », de « Longueur » et de « Diversité d'essences », l'axe 2 décrit un gradient de « Hauteur » et « Densité ».

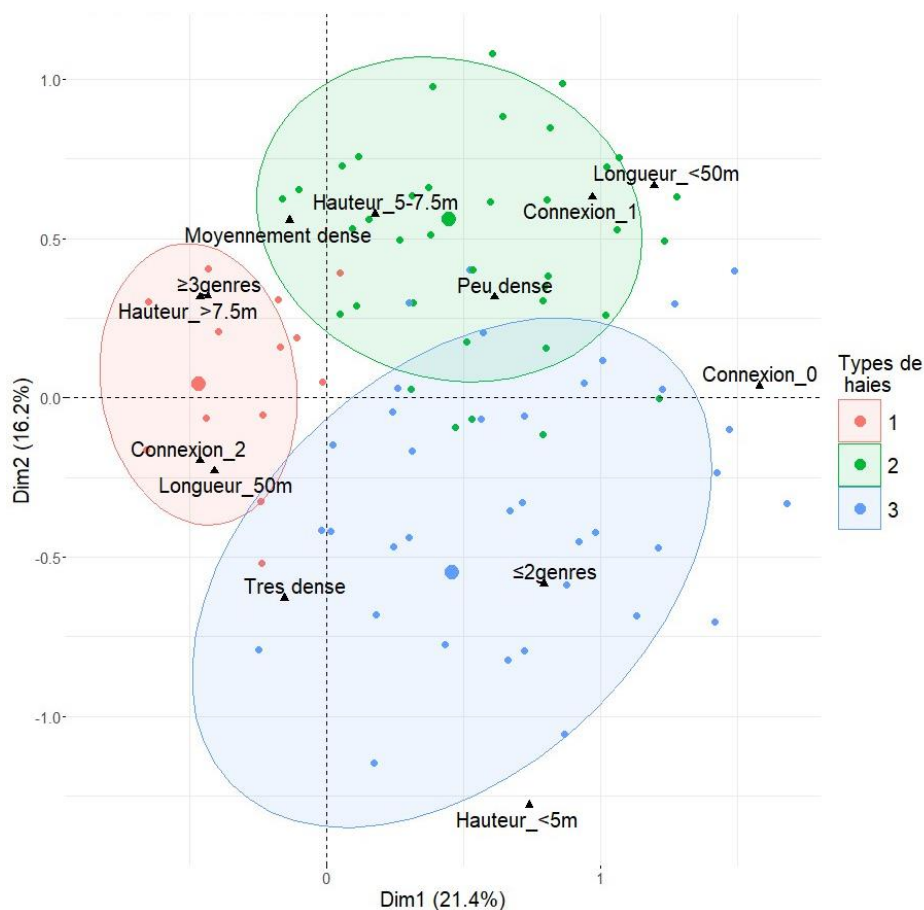


Figure 28. Plan factoriel de la distribution des 448 haies caractérisées entre 2020 et 2023. Les flèches noires indiquent la force et le sens de l'association entre les variables de haie et les axes dimensionnels. Les trois ellipses indiquent les types de haies identifiés (1 : hautes, diversifiées et bien connectées ; 2 : moyennement hautes, diversifiées et discontinues ; 3 : basses, peu diversifiées et denses).

Trois grands types de haies ont été identifiés dont les caractéristiques et les valeurs moyennes sont présentées ci-dessous ainsi qu'en Annexe 16.

1. **Type 1** (n = 219) : Il s'agit de haies **hautes** (72% sont supérieures à 7.5 m), **diversifiées** en essences arbustives et arborées (84% comprennent 3 genres ou plus), bien insérées et **connectées** dans un réseau de haie (97% sont reliées à d'autres haies par leurs 2 extrémités). Elles ne présentent **pas de discontinuités** sur 50 m (99% d'entre elles ont une longueur de 50 m) et ont une végétation **moyennement** (46%) à **très dense** (44%), pouvant impliquer une traversée possible mais difficile pour les chiroptères.

IV. RESULTATS

2. **Type 2** (n = 104) : Ce sont des haies de **hauteur moyenne** (49% entre 5 et 7.5 m) à **élevée** (45% supérieures à 7.5 m), **diversifiées** (69% comprennent 3 genres ou plus) et pouvant comporter des **trouées** (75% d'entre elles présentent des discontinuités sur 50 m). Leur végétation moyennement (53%) à peu dense (23%) implique une traversée possible voire facile par les chiroptères. De plus, ces haies sont **moins bien connectées** que celles de type 1 (67% sont reliées à d'autres haies par 1 extrémité seulement).
3. **Type 3** (n = 123) : Ce type regroupe des haies **basses** (76% sont inférieures à 5 m), **peu diversifiées** (73% comportent 2 genres ou moins) et à la végétation **très denses** (57%) impliquant une traversée latérale plus difficile pour les chiroptères. Ces haies sont **généralement bien connectées** (61% sont reliées à d'autres haies par leurs 2 extrémités) bien que 21% d'entre soient isolées (reliées par aucune extrémité).

Ces types de haies ne sont pas répartis de manière aléatoire entre les quatre zones d'études (test de χ^2 : $X^2 = 69.5$, p-value < 0.001). Tandis que les haies de type 1 sont dominantes dans les zones Bourgogne-Franche-Comté, Bretagne et Pays-de-la-Loire (74%, 61% et 56%), les haies de type 3 sont majoritaires au sein de la zone Hauts-de-France (49%). Hormis pour les Hauts-de-France, les zones d'études comportent des haies de type 2 et 3 dans des proportions similaires (Annexe 17). La zone Hauts-de-France comprend des haies de type 1 et 2 dans des proportions similaires. La typologie de haie est également liée à la typologie de paysages précédemment établie (test de χ^2 : $X^2 = 39.8$, p-value < 0.001). En effet, d'importantes différences de répartition sont observées : les paysages « Forestiers » et « Bocagers » comportent essentiellement des haies de type 1 (64% et 58%) tandis que les paysages « Grandes cultures » recoupent les trois catégories de haies dans des proportions similaires (Figure 29).

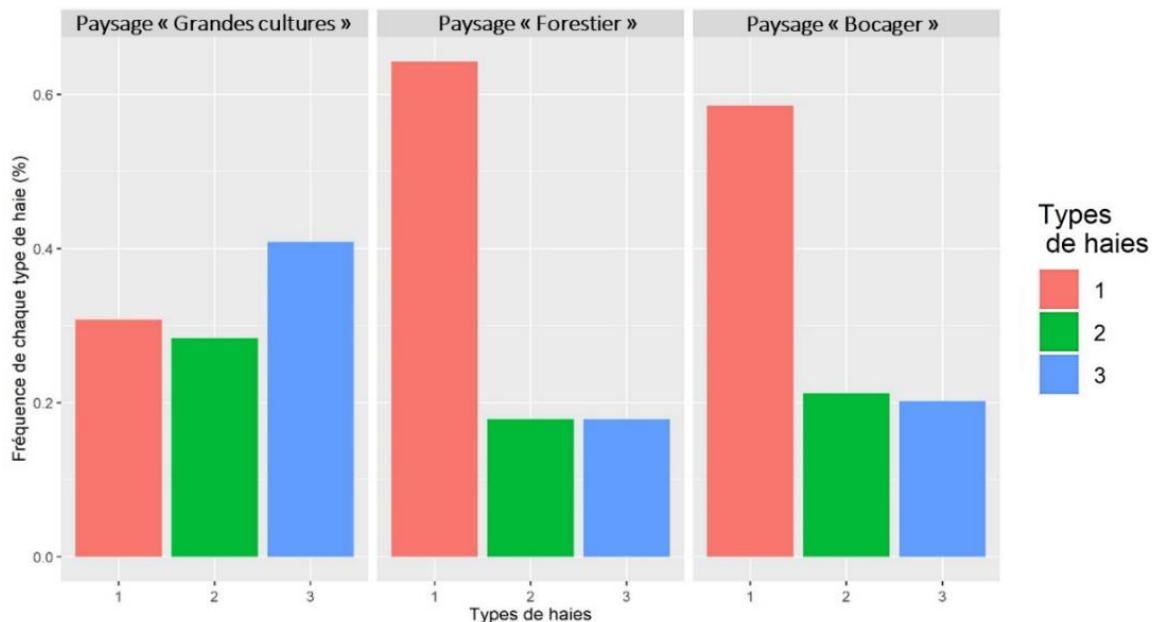


Figure 29. Fréquence des trois types de haies au sein des trois types de paysages. 1 : Paysage de grandes cultures ; 2 : Paysage bocager ; 3 : Paysage forestier. BRE : Bretagne ; BFC : Bourgogne-Franche-Comté, HDF : Hauts-de-France ; PDL : Pays-de-la-Loire.

5. Résultats des modèles d'interaction par typologie de haie (approche 2)

Dans cette deuxième approche, nous avons analysé différents modèles d'interaction entre le type de haie et la typologie de paysage décrite précédemment (cf. liste modèles *ii* : Annexe 18) ainsi qu'entre le type de haie et une variable paysagère particulière : surface de cultures, surface en Bio., surface de prairies, densité du réseau de haie (cf. liste modèles *iii* : Annexe 19). Suite aux modèles *ii*, nous n'avons pas relevé d'interaction significative entre le type de haie et le type de paysage (Figure 30). Cependant, grâce aux modèles *iii*, nous avons identifié une interaction significative du type de haie avec la densité du réseau de haie et la surface de cultures chez les SRE, ainsi qu'avec la surface de prairies chez les LRE (Figure 32). L'activité des MRE aux abords des différents types de haies n'a pas été influencée de manière significative par les quatre variables paysagères (Annexe 20).

5.1. Effet des types de haies et potentiels effets d'interaction avec le contexte paysager

Parmi toutes les guildes, nous obtenons **un effet fortement positif des haies de type 1 par rapport aux haies de type 3** (qui constituent la référence du modèle, Figure 30). Cet effet est extrêmement significatif pour les groupes SRE (2.35 ; ES=0.23 ; $P<0.001$) et MRE (2.07 ; ES=0.15 ; $P<0.001$) et il est très significatif pour le groupe des LRE (1.9 ; ES=0.26 ; $P<0.01$). Il est probable que cet effet demeure quel que soit le contexte paysager de la haie (grandes cultures, bocager, forestier), au vu de l'**absence d'interaction** significative entre les haies de type 1 et les catégories de paysages. En revanche, la **seule différence significative entre les haies de type 2 et 3 concerne le groupe des MRE** (1.62 ; ES=0.15 ; $P<0.01$), leur activité est supérieure aux abords des haies de type 2 par rapport aux haies de type 3 et ce indépendamment du contexte paysager (absence d'interaction significative, Figure 30 et 31). Bien que nous n'observions pas de différence significative de l'activité des SRE et LRE entre des haies de type 2 et 3, leurs coefficients demeurent supérieurs à 1 (1.33, ES=0.22 ; 1.46 ES=0.25 respectivement), allant donc dans le même sens que les coefficients des MRE.

Les tests post-hoc ne révèlent aucune variation significative entre l'activité des haies de type 1 et 2, quel que soit le type de paysage et la guildes considérée (Figure 31). Outre l'absence d'interaction significative, les SRE ont été globalement plus actifs aux abords des haies se trouvant en paysage « Forestier » (2.27 ; ES=0.41 ; $P<0.05$) et « Bocager » (1.92 ; ES=0.27 ; $P<0.05$) par rapport à celles se trouvant dans un paysage « Grandes cultures ».

IV. RESULTATS

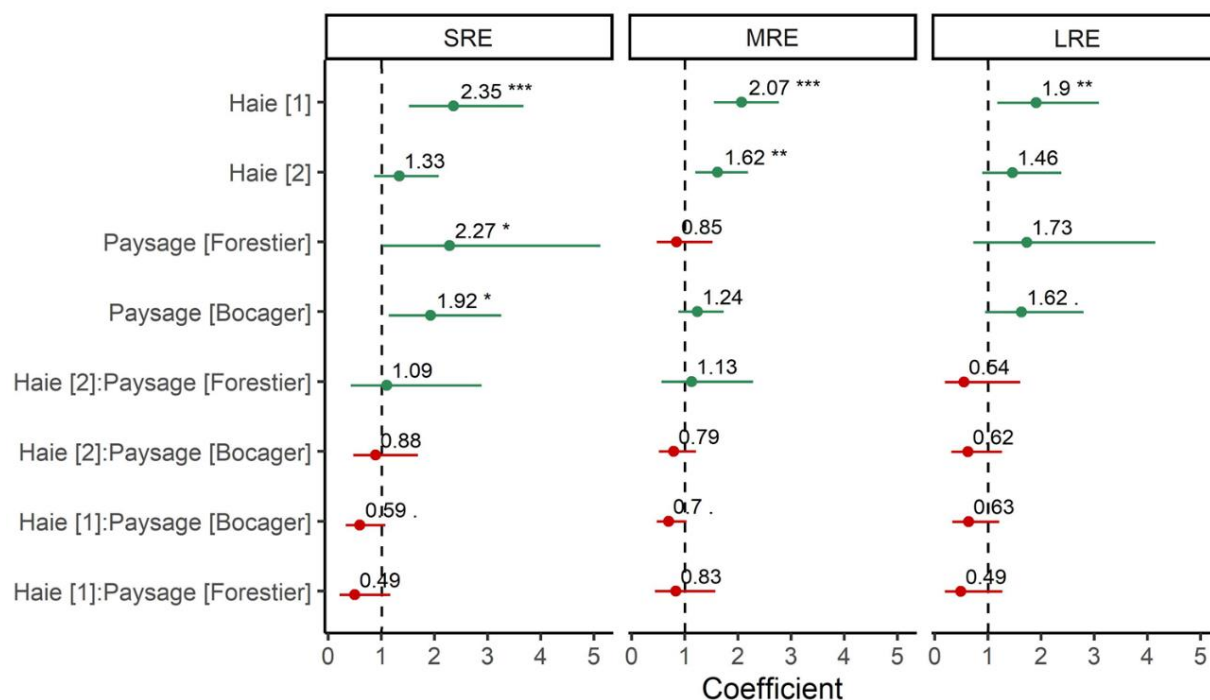


Figure 30. Coefficients des paramètres des modèles *ii* ([Activité] ~ typologie de haie * typologie de paysages + effets aléatoires) pour les guildes SRE, MRE et LRE. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par des barres horizontales rouges (coefficient > 1 : effet positif) ou vertes (coefficient < 1 : effet négatif). Le niveau de significativité est représenté par '***' <0.001 ; '**' <0.01 ; '*' <0.05 ; '.' <0.1 ; '.' >0.1. Haie[1] : haie hautes et diversifiées ; Haie[2] : haies moyennement hautes et diversifiées.

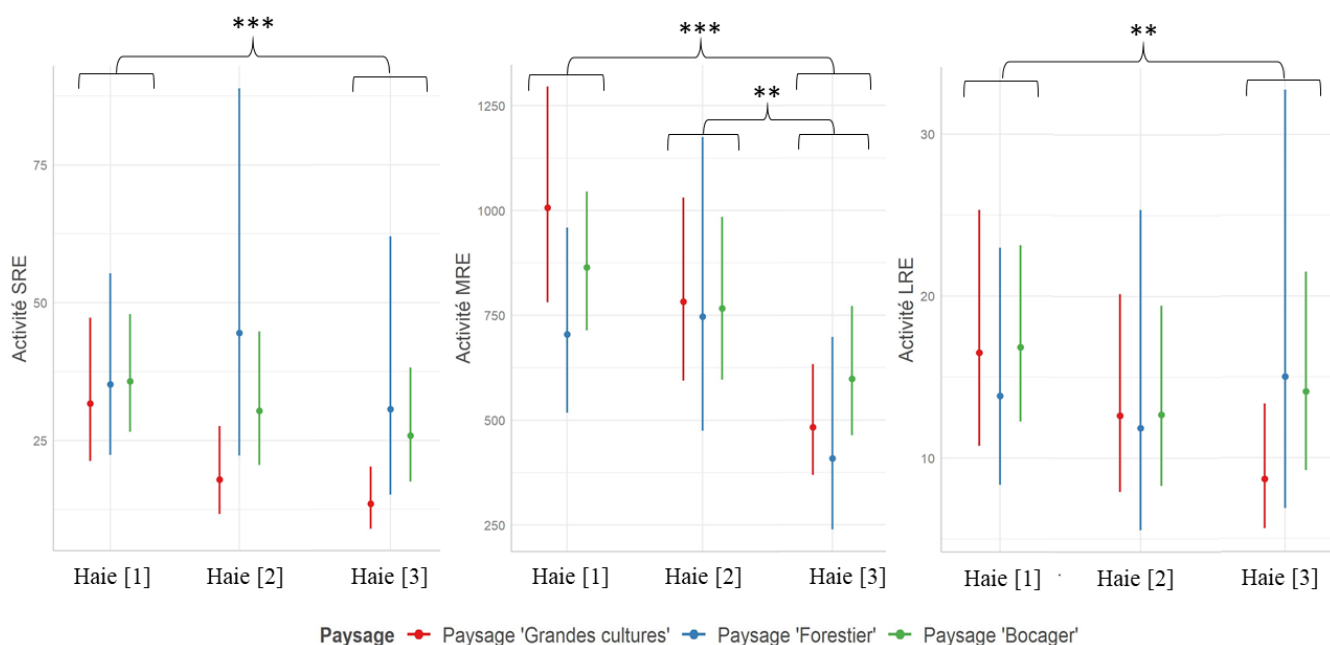


Figure 31. Activité prédite par les modèles *ii* ([Activité] ~ typologie de haie * typologie de paysages) en fonction du type de haie et du type de contexte paysager pour chacune des guildes (de droite à gauche : SRE, MRE, LRE). Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par des barres horizontales. Le niveau de significativité est représenté par '***' <0.001 ; '**' <0.01 ; '*' <0.05 ; '.' <0.1 ; '.' >0.1 et a été obtenu par test post-hoc de Tukey. Haie[1] : haie hautes et diversifiées ; Haie[2] : haies moyennement hautes et diversifiées ; Haie[3] : haies basses et peu diversifiées.

5.2. Interaction entre la typologie de haie et la surface de cultures

Quel que soit le type de haie, la surface de cultures ($r=1.5$ km) a significativement réduit l'activité de manière similaire entre les groupes SRE (0.85; ES=0.06 ; $P<0.01$) et LRE (0.85 ; ES=0.05 ; $P<0.01$) (Annexe 20). L'activité des SRE aux abords des haies de type 1 est supérieure à celle de type 3 lorsque la surface de cultures augmente (1.20 ; ES=0.08 ; $P<0.05$). Cela correspond à une légère hausse de fréquentation pour des haies plus hautes et mieux connectées dans des paysages dominés par les cultures par un facteur d'environ 2.4, par exemple, pour une surface de culture de 85% selon les prédictions du modèle (Figure 32).

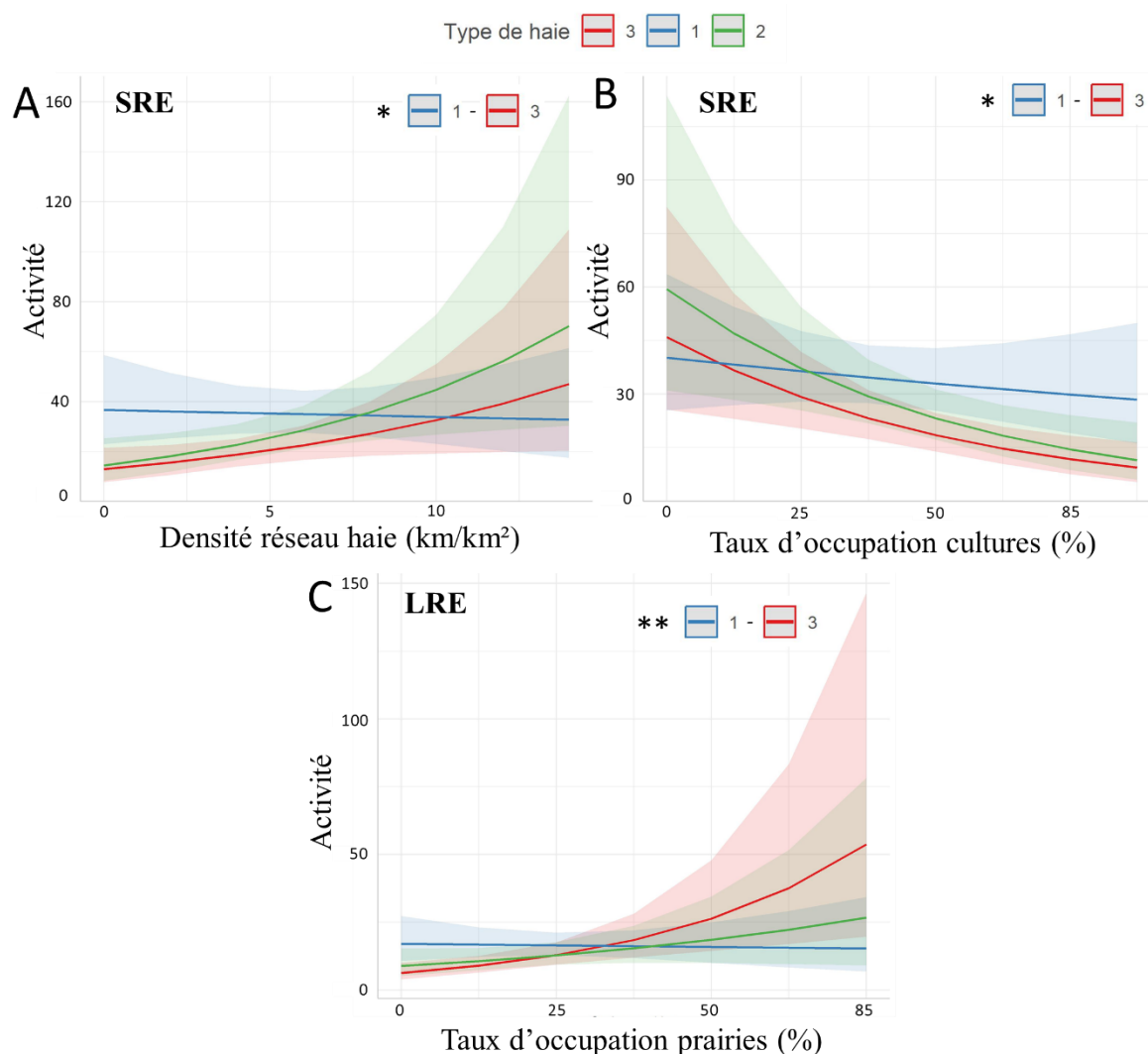


Figure 32. Activité prédite par les modèles *iii* en fonction du type de haie (1 : bleu ; 2 : vert ; 3 : rouge) modulée (interaction) par la densité du réseau de haie (A : SRE), la surface de cultures (B : SRE) et la surface de prairies (C : LRE). Seules les interactions significatives sont présentées. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par les zones colorées de part et d'autre de la courbe. Le niveau de significativité associé à la variation d'activité entre deux types de haies (indiqués en haut à droite de chaque plot) est représenté par '****' <0.001 ; '***' <0.01 ; '**' <0.05 ; '*' <0.1 ; '.' >0.1.

5.3. Interaction entre la typologie de haie et la surface de prairie

Quel que soit le type de haie, la surface de prairie ($r=1.5$ km) est significativement et positivement corrélée à l'activité des LRE (1.18 ; $ES=0.08$; $P<0.05$) (Annexe 20). De plus, un effet d'interaction négatif est observé pour l'activité des LRE entre les haies de type 1 et 3 en lien avec la surface de prairie (0.69 ; $ES=0.13$; $P<0.01$). Cela traduit une fréquentation des LRE légèrement accrue le long des haies basses et moins connectées dans des paysages dominés par les prairies, tandis que la fréquentation des haies hautes et mieux connectées ne semble pas affectée, quelle que soit la surface de prairie autour de la haie. Le modèle prévoit pour les SRE un quasi triplement de l'activité ($\times 2.8$) pour une haie de type 3 lorsque la surface de prairie dans le paysage passe de 25% à 85%, tandis que pour une haie de type 1 l'activité demeure constante quelle que soit la proportion de prairie (Figure 32).

5.4. Interaction entre la typologie de haie et la densité du réseau de haie

L'activité enregistrée aux abords des haies de type 1 et 2 n'as pas été affectée de manière significative par la densité du réseau de haie à l'échelle du paysage ($r=1.5$ km), quelle que soit la guildes (Annexe 20). En revanche, la densité du réseau de haie a modulé l'activité des SRE entre des haies de type 1 et 3 (0.90 ; $ES=0.04$; $P<0.05$). La fréquentation des haies hautes et bien connectées tend légèrement à diminuer lorsque la densité du réseau de haie augmente, tandis que celle des haies plus basses et moins connectées tend à augmenter avec la densité du maillage environnant. Le modèle indique ainsi un doublement de l'activité lorsque la densité du maillage passe de 5 km/km² à 12.5 km/km² (Figure 32).

5.5. Interaction entre la typologie de haie et la surface en Bio

Quel que soit le type de haie, la surface en cultures Bio ($r=1.5$ km) n'a affecté de manière significative l'activité d'aucune guildes. De plus, aucune interaction significative n'est relevée entre surface en Bio et typologie de haie (Figure 32).

V. DISCUSSION

Cette étude a permis de mesurer localement l'influence de six caractéristiques de haies sur l'activité de trois groupes acoustiques de chiroptères (SRE, MRE, LRE). Le tableau IV présente de manière synthétique les principaux effets détectés.

Tableau IV. Tableau récapitulatif des résultats des modèles moyens : force et sens de la relation observée en fonction du type de facteur mesuré et de la guilda (SRE, MRE, LRE). Relation obtenue fortement (+++), moyennement (++) ou légèrement (+) positive, négative (--- ; -- ; -) ou neutre (0). Le niveau de significativité est indiqué en exposant ('***' <0.001 ; '**' <0.01 ; '*' <0.05 ; ' ' >0.05) et les effets significatifs sont indiqués en gras.

			Short-range echolocators (SRE)	Medium-range echolocators (MRE)	Long-range echolocators (LRE)
Structure	Dimensions	- Hauteur ↗	+++ **	+++ ***	+
		- Largeur ↗	-	-	-
	Densité	- Moyenne	-	0	+
		- Elevée	- -	-	-
Diversité d'essences ↗			+ *	0	0
Connectivité de la haie ↗			+++ **	++ ***	++ *
Gestion	- Cépées (taillis simple ou fureté)		- - - *	0	++ *
	- Emondé, arbre têtard ou de haut jet		+++ **	++ ***	+

1. Effets des caractéristiques de haies à l'échelle locale

1.1. Influence de la structure : hauteur et présence d'arbres

L'activité des groupes MRE et SRE a été systématiquement et significativement plus importante aux abords de haies de plus de 5 mètres de haut par rapport aux haies de moins de 5 mètres, traduisant une **préférence claire pour des haies comportant des arbres**. Au-delà de 5 mètres de haut, les SRE n'ont pas discriminé les haies de hauteur moyenne (5-7.5 m) des haies de hauteur élevée (> 7.5 m), tandis que l'activité des MRE est significativement plus importante pour chaque augmentation de hauteur (<5 m ; 5-7.5 m ; >7.5 m). Concernant

les SRE, il est difficile d'avancer dans quelle mesure ce résultat indique une réelle indifférence pour la hauteur à partir de 5 m (soit entre des haies comportant des arbres) ou bien s'il résulte d'un biais de détection lié au faible rayon de détection de ce groupe acoustique. Si un individu du groupe SRE vole en canopée de la haie, il est donc possible que ses cris ne soient pas détectés. Concernant les LRE, leur activité a tendance à être plus élevée le long de haies hautes mais cet effet n'est pas significatif.

L'**effet positif de la hauteur sur les SRE et MRE** peut également s'expliquer par un ensemble de facteurs. Une haie plus haute présente i) un meilleur intérêt en tant que **repère acoustique** et participe à la connectivité paysagère (Frey-Ehrenbold et al., 2013; Saura et al., 2014) ; ii) une **protection** plus efficace contre les aléas météorologiques dont le vent (meilleure conservation de l'énergie pour les chauves-souris de petite taille, Verboom et Spoelstra, 1999) et un abri potentiel contre les prédateurs (Limpens et Kapteyn, 1991; Verboom et Spoelstra, 1999) ; et iii) de meilleures **opportunités pour la prédation** d'invertébrés. En effet, l'abondance de certains insectes semble positivement corrélée à la hauteur des haies en raison de leur effet brise-vent (accumulation localisée d'insectes volant le long des haies, Lacoeuilhe et al., 2018a) ainsi que par une plus grande complexité de micro-habitats résultant de la production de bois mort par sénescence (Grüebler et al., 2008; Merckx et al., 2010). Cela a notamment été établi pour les diptères (Froidevaux et al., 2019; Hinsley et Bellamy, 2000; Lewis, 1969, 1967) qui composent une grande partie du régime alimentaire des MRE (i.e. *P. pipistrellus* et *P. pygmaeus*, Vaughan et al., 1997), pouvant expliquer l'activité accrue de ce groupe le long de haies plus élevées. **La hauteur est également liée à l'âge de la haie**, une haie plus ancienne étant généralement associée à une strate arborée sénescente, à une végétation plus dense, ligneuse et diversifiée ainsi qu'à une complexité structurale de micro-habitats pouvant servir de gîtes (bois mort, cavité, fissure, écorce décollée, etc.), en particulier pour les espèces arboricoles adaptées aux milieux encombrés (Toffoli, 2016). En ce sens, Biffi et al. (2024) ont récemment montré une augmentation significative de l'activité dans des haies plus anciennes (au moins 10 ans) par rapport à des haies récemment plantées (3-5 ans).

Hein et al. (2009) et Foxley et al. (2023) ont précédemment rapporté une **association positive** entre l'activité de chauves-souris et la hauteur de plusieurs types de corridors, en particulier chez des espèces du groupe MRE telles que *P. pipistrellus* et *P. pygmaeus* (Foxley et al., 2023; Frey-Ehrenbold et al., 2013; Toffoli, 2016). Une hauteur plus importante peut être corrélée à la présence d'arbres, laquelle a généralement une influence positive sur l'activité des chiroptères selon Lacoeuilhe et al. (2016). Même dans le cas d'arbres isolés, Froidevaux et al. (2022) ont observé un effet positif lié à la hauteur sur l'activité des espèces de lisières (MRE) et de milieux encombrés (SRE) telles que *Myotis spp.* A notre connaissance, seul Toffoli (2016) évalue spécifiquement l'effet de la hauteur des haies sur l'activité des chauves-souris. Cette étude compare les niveaux d'activité de trois groupes d'espèces (espèces de milieux fermés, de lisières, de milieux ouverts) dont la composition est identique à la nôtre (SRE, MRE, LRE respectivement) aux abords de deux types de haies dans le Nord-Ouest de l'Italie : des haies basses buissonnantes sans arbres (< 2 m) et des haies multi-strates avec arbres (> 2 m). En étudiant spécifiquement les **comportements de chasse** (*foraging calls*), l'auteur note une activité plus élevée le long des haies avec des arbres par rapport à des haies buissonnantes ou en milieux ouverts, en particulier chez des espèces du groupe SRE (*Myotis spp.*, *Plecotus spp.*) et MRE (*P. pipistrellus*). L'auteur ne relève aucun effet concernant des espèces du groupe LRE (*Nyctalus spp.*).

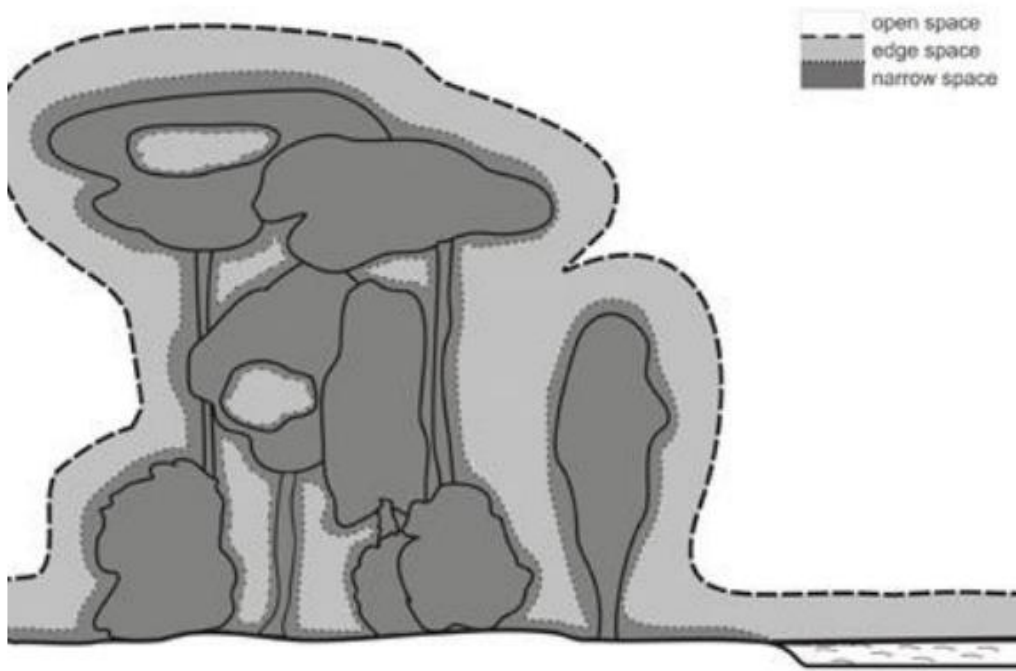


Figure 33. Zones de chasses des chiroptères selon 3 guildes : « open space » associé aux LRE, « edge space » associé aux MRE, « narrow space » associé aux SRE (Denzinger et Schnitzler, 2013).

Nos résultats vont donc dans le sens des observations de Toffoli (2016) et les réponses différentes des guildes à la hauteur de haie sont à mettre en relation avec les **traits de vie**⁸ dont les **comportements de chasse** des différentes espèces qui les composent. D'une part, la hauteur de haie influence positivement l'activité des groupes d'espèces de courte à moyenne portée d'écholocation, spécialistes des milieux fermés (SRE) ou plus ubiquistes mais souvent associées aux lisières de haie et de forêt (MRE). Par exemple, la genre *Myotis* (SRE) regroupe principalement des espèces **glaneuses** aux ailes larges, chassant au sein d'une végétation épaisse où elles capturent des proies souvent stationnaires (Denzinger et Schnitzler, 2013) (Figure 33). D'autre part, la hauteur de haie n'a pas influencé l'activité de chasse ou de transit des chauves-souris ayant une longue portée d'écholocation (LRE) telles que *Nyctalus noctula* probablement car ces espèces **capturent et poursuivent** des proies mobiles en altitude grâce au vol rapide permis par leurs ailes longues et étroites (Arthur et Lemaire, 2021; Norberg et al., 1997) (Figure 33). L'effet positif mais non-significatif ($P > 0.1$) des haies plus hautes avec des arbres ($> 5\text{m}$) sur l'activité des LRE est cependant cohérente car des haies hautes constituent de meilleurs repères visuels et des sources plus importantes d'insectes proies (Grüebler et al., 2008; Verboom et Spoelstra, 1999). Cependant, contrairement aux MRE et SRE, il est difficile de capter des effets locaux pour des espèces du groupe LRE dont les cris peuvent être captés dans un rayon bien plus grand pouvant inclure des haies différentes de celle qui a été échantillonnée (cf. VI-2).

⁸ Adaptations écologiques, anatomiques, comportementales ou physiologiques qui permettent aux organismes longévives de faire des compromis entre l'énergie allouée à la survie, la croissance et la reproduction (Triplet, 2023).

Par ailleurs, **l'absence d'effet associé à la largeur et à la densité de haie est inattendue**. En effet, une haie plus épaisse est généralement associée à une complexité structurelle plus importante avec davantage de micro-habitats, de ressources et réunissant des conditions plus proches d'un milieu fermé auquel sont adaptés les espèces du groupe SRE (Gelling et al., 2007). Cependant, la littérature est pauvre à ce sujet. Seuls Foxley et al. (2023) ont relevé un effet positif de la largeur des haies parmi deux espèces du genre *Pipistrellus* (MRE), alors que chez des espèces de plein ciel comme *N. noctula* ou *Eptesicus serotinus* (LRE) la largeur ne semble pas influencer leur incidence (Boughey et al., 2011). Il est possible que le protocole de caractérisation de la largeur des haies n'ait pas été suffisamment homogène parmi les inventaires utilisés dans cette étude (cf. M&M), certains ayant utilisés les modalités {rang simple ; rang double et plus} pour lesquelles nous avons estimé a posteriori une correspondance avec les modalités d'un autre inventaire qui étaient {< 2 m ; > 2 m}. Cette homogénéisation des modalités aurait pu induire du bruit dans les données, réduisant alors la probabilité de détecter un effet.

Concernant l'effet de la **densité de haie**, nous avons fait l'hypothèse qu'une densité plus faible pourrait être favorable à des espèces du groupe SRE et MRE, leur permettant de franchir la haie d'un côté à l'autre pour chasser et ajuster leur trajectoire de vol, sans affecter particulièrement les espèces du groupe LRE. A l'inverse, une densité élevée impliquerait une traversée difficile de la haie pour les MRE, espèces chassant souvent en lisière de haie. Notons cependant que les SRE (modèles moyens) montrent une préférence quasi-significative ($P=0.42$) pour des haies peu denses par rapport à des haies moyennement dense. L'absence d'effet peut provenir du fait que le formulaire de caractérisation des haies n'a pas permis de différencier la densité de la strate arborée et arbustive. Par exemple, une densité élevée de la strate arbustive est moins susceptible d'entraver le franchissement de la haie qu'une densité élevée de la strate arborée. Une haie peut comporter une strate arbustive dense mais des arbres espacés avec de nombreuses trouées facilitant le passage des chauves-souris. De plus, il est probable qu'au cours qu'une densité de feuillage plus élevée ait **réduit la détectabilité des cris** provenant du côté opposé de la haie par rapport à l'enregistreur comme l'ont rapporté O'Keefe et al. (2014), en particulier chez des espèces émettant dans des fréquences faibles (LRE). A notre connaissance, aucune autre étude a permis de quantifier ce biais de détectabilité lié à la densité des haies mais une étude menée par l'OFB est en cours afin d'éclaircir ce point.

1.2. La continuité structurelle contribue fortement à l'activité

Nos résultats mettent en évidence des niveaux d'activité largement et significativement supérieurs aux abords de **haies connectées par leurs deux extrémités** chez toutes les guildes, en comparaison à des haies connectées par une ou aucune extrémité. La force de cet effet est quasiment deux fois plus importante en moyenne chez les SRE (coefficient de 1.66 contre 1.39 pour les MRE et 1.34 pour les LRE). En effet, nous savons que l'activité des espèces à vol lent et à courte portée d'écholocation (SRE) dépend fortement de la continuité des haies à l'échelle du paysage mais également à l'échelle locale, comme rapporté par Pinaud et al. (2018). C'est le cas par exemple de *Rhinolophus ferrumequinum* (SRE) dont l'aire de chasse est comprise entre 4 et 8 km de son gîte (Barataud, 2015) et pour lequel des **trouées supérieures à 50 m constituent souvent des obstacles infranchissables** (Pinaud et al., 2018). En effet, puisque les SRE ont une perception plus limitée de leur environnement, nous nous attendions donc à ce que cette guildes soit la plus sensible à la discontinuité des haies contrairement aux LRE qui chassent principalement à des altitudes relativement élevées

au-dessus de la canopée. De plus, les chiroptères, toutes guildes confondues, peuvent être attirées à ces structures en raison de l'effet positif de la continuité sur l'abondance de plusieurs de leurs proies (Pollard et Holland, 2006).

Cependant, **nos résultats contrastent** avec ceux de Biffi et al. (2024), une des rares études ayant inclus une variable de connectivité locale au sein d'un modèle de prédiction, qui ont relevé une influence négative de cette variable sur l'activité des chiroptères. De plus, Frey-Ehrenbold et al., (2013) n'ont trouvé aucun effet de la connectivité paysagère sur les espèces du groupe MRE, et une activité accrue de *P. pipistrellus* liée à la diminution de la connectivité. Biffi et al. (2024) justifient ce résultat par un possible (i) effet de dilution (Fahrig, 2003) induisant une activité plus faible autour des haies avec une connectivité plus élevée dans un contexte paysager où les réseaux de haies sont abondants, offrant des voies de déplacement plus complexes, et a contrario (ii) un effet de concentration induisant une activité plus élevée autour des haies plus isolées qui sont des caractéristiques de référence pour les chiroptères au sein de paysages à faible connectivité (Lacoeuilhe et al., 2016). Ces effets de concentration et de dilution des populations ont été décrits de manière conceptuelle par Tschamntke et al. (2012) comme résultant « de changement spatiaux et temporels dans la composition du paysage ». La présence de deux contextes paysagers très différents dans notre échantillon – l'un très dense en haies (type de paysage « Bocager ») et l'autre très pauvre (type de paysage « Grandes cultures ») – pourrait potentiellement expliquer la différence de nos résultats avec celui de Biffi et al. (2024).

1.3. Le mode de gestion influence l'activité différemment selon les guildes

De manière très nette, les MRE et SRE ont davantage fréquenté les haies gérées en hauteur (Em_Tet_HJ) en comparaison à tout autre mode de gestion. De plus, les SRE ont été plus actifs le long de haies non gérées par rapport aux haies en cépées, tandis que les MRE ont autant fréquenté l'un que l'autre. L'effet est plus faible pour les LRE mais demeure significatif puisque ce groupe semble favoriser les haies en cépées par rapport aux haies non gérées. Les arbres émondés et les arbres têtards sont des arbres au tronc large et rectiligne avec une tête d'où partent des rejets, représentés principalement par des chênes dans notre échantillon. Ces types d'arbres sont susceptibles de comporter une plus **grande diversité de gîtes favorables** aux chauves-souris (écorce décollée, fissure, fente, trou de pic, etc.), contrairement à des haies en cépées qui se développent principalement en largeur par ramifications et dont les branches demeurent fines. Nous avons pu confirmer cela grâce au protocole de caractérisation des haies de l'inventaire A (cf. III-1) qui contient des métriques supplémentaires dont la largeur maximale de tronc et la diversité de gîtes arboricoles. Ces deux métriques ont été associées positivement au mode de gestion (largeur de tronc : $\text{Khi}^2=100.2$, $\text{df}=8$, $P<0.001$; diversité de gîtes : $\text{Khi}^2=76.2$, $\text{df}=10$, $P<0.001$). Ainsi, dans le cas de l'inventaire A, les haies en Em_Tet_HJ présentent une diversité de gîtes et une largeur maximale de tronc bien plus importante que les haies en cépées. Cela contribue probablement à l'attractivité des haies comportant des arbres émondés, des arbres têtards et des arbres de haut-jets et en particulier pour le groupe des SRE composé principalement d'**espèces arboricoles** (ex. certains *Myotis* sp., *Plecotus* sp., *Barbastella barbastellus*) pouvant gîter dans les troncs d'arbres creux, sous l'écorce ou dans des fissures (Arthur et al., 2014).

Par ailleurs, **les SRE ont été plus actifs le long de haies non gérées** par rapport à des haies en cépées. D'une part, une haie non gérée est susceptible d'être plus ancienne plus diversifiée, plus haute et de comporter davantage de gîtes. D'autre part, une haie non gérée

dénote une **fréquence ou intensité de gestion plus faible** ce qui influence positivement la qualité des haies pour les chiroptères. En effet, Froidevaux et al. (2019) ont montré que la durée depuis la dernière taille est positivement associée à une complexité de structure (hauteur, largeur, longueur) et de composition (diversité d'essences) associées à une augmentation considérable de la richesse et de l'activité des chauves-souris (en particulier les SRE) et de leur proies principales (diptères). A l'inverse, les espèces du groupe LRE ont préféré les haies à cépées que les haies non gérées. Pour ce groupe en particulier, cette préférence peut être due à la largeur de ces haies faisant d'elles des **repères visuels et acoustiques plus lisibles** depuis le ciel, ou bien à **un meilleur effet brise-vent** par la présence d'arbres plus resserrés et ramifiés permettant potentiellement de réduire les bourrasques de manière plus efficace que des rangées d'arbres têtards généralement plus espacés.

1.4. Influence de la diversité d'essences

Seuls les SRE ont favorisé de manière significative les haies comportant trois essences différentes par rapport aux haies comportant uniquement une à deux essences. Plusieurs études ont montré qu'une plus grande diversité des ressources florales aux abords des haies est liée positivement à **l'abondance et à la diversité des communautés d'insectes** dans les paysages agricoles en contribuant à maintenir une continuité temporelle de fleurs et de fruits au cours de la saison (Holden et al., 2019; Maudsley et al., 2000; Morandin et al., 2014). Ceci favorise indirectement une plus grande abondance de chauves-souris comme l'ont montré Froidevaux et al. (2019) et Peter et al. (2021). En revanche, les haies comportant plus de trois essences n'ont influencé l'activité d'aucune guildes de manière significative.

Afin d'affiner nos résultats, nous avons repris le type de modèle en approche 1 (modèle j) en incluant davantage de modalités pour la diversité d'essences. Ainsi, comme indiqué par la Figure 34, l'activité des SRE moyenne enregistrée au niveau des haies semble augmenter avec le nombre d'essences répertoriées au sein de la haie entre deux et trois essences ($P < 0.05$) ainsi qu'entre deux et quatre essences ($P < 0.01$). Au-delà de quatre essences, la diversité d'essences n'a pas eu d'effet sur l'activité des SRE. Il est étonnant de ne pas détecter d'effet entre des haies diversifiées (4, 5, >5 genres) et des haies monogénères (1 genre) ou peu diversifiées (1, 2 genres). Il est possible qu'un biais d'observateur et une hétérogénéité dans les inventaires aient induit du bruit dans les données, réduisant la probabilité de détecter un réel gradient d'activité en lien avec la diversité d'essences (cf. VI-4).

2. Effet du contexte paysager sur la fréquentation des types de haies

Nous relevions précédemment un effet significativement positif de la **surface de forêt** dans un rayon de 1.5 km sur l'activité des SRE (cf. IV-2.3). Ceci est cohérent avec l'écologie de ce groupe qui est fortement liée aux milieux fermés ou encombrés (Denzinger et Schnitzler, 2013). Ces modèles révèlent également un effet positif minime mais significatif de la **diversité de cultures** ainsi que de la **distance haie-forêt la plus proche** sur l'activité des MRE, ce qui est cohérent avec les résultats de McHugh et al. (2019) sur *P. pipistrellus* (MRE). Néanmoins, ces résultats ne sont pas comparables aux variables locales, dont les effets ont été explorés précédemment (cf. IV-2.1), car l'influence du paysage est traitée dans les modèles moyens (modèles j, approche 1) comme des variables d'ajustement dans le but de corriger l'effet de la variabilité paysagère sur les variables locales.

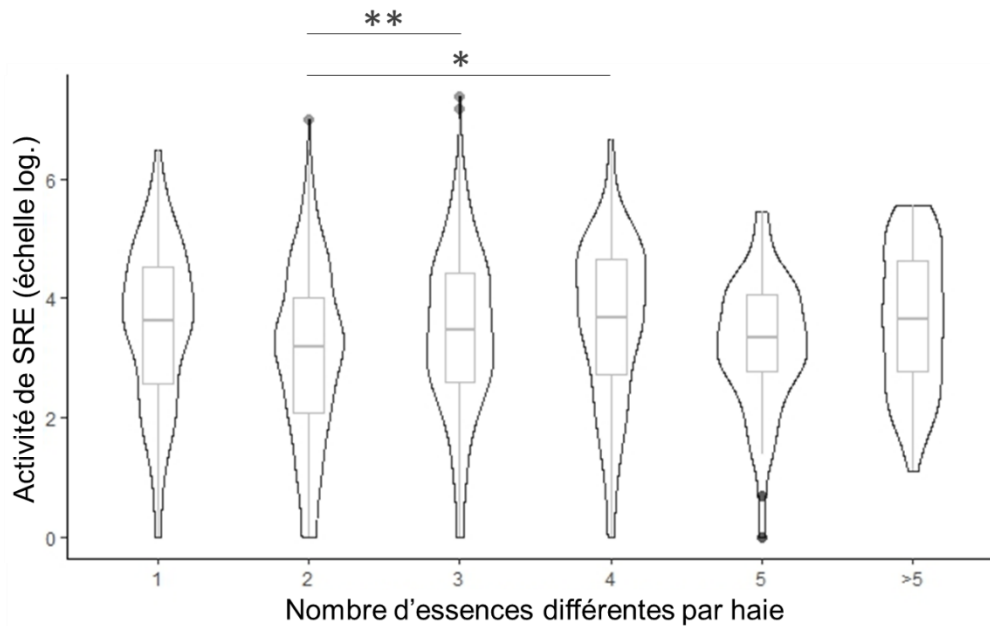


Figure 34. Boxplots des valeurs d'activité enregistrées chez les SRE en fonction de la diversité d'essences de la haie. Les courbes (violin) indiquent la distribution de l'activité pour chaque modalité. Le niveau de significativité (test post-hoc de Tukey) est indiqué par '***' <0.001 ; '**' <0.01 ; '*' <0.05 ; '.' <0.1 ; '' >0.1.

2.1. Une préférence générale pour des haies hautes et diversifiées

Les **types de haies** issus de la classification réalisée en IV-4 sont s'organisent selon un **gradient de hauteur** et de **diversité d'essences** (type 1 > type 2 > type 3) ainsi que de **longueur** (continuité) (type 1 > type 3 > type 2) illustrés par le tableau V ci-après. Comme attendu, nous observons dans des proportions similaires une **préférence nette pour les haies de type 1 par rapport aux haies de type 3** parmi toutes les guildes et en particulier pour les espèces à portée d'écholocation faible ou moyenne. Les haies de type 1 et 2 semblent être fréquentées dans des proportions égales, quelle que soit la guildes. Ces observations rejoignent celles des modèles moyens, où nous avons remarqué une augmentation d'activité significative associée à des haies plus hautes (SRE, MRE, LRE) et plus diversifiées (SRE). Notons que dans le cas des MRE, les haies 2 ont également un effet significatif positif sur leur activité en comparaison aux haies 3, indiquant une réponse plus fine de cette guildes aux différents types de haies, ce qui est cohérent avec les résultats des modèles moyens (effet positif du gradient de hauteur chez les MRE). Cependant, puisque les MRE n'ont pas réagi à la variable diversité d'essence (approche 1), il est probable que cette guildes discrimine les haies de type 3 en grande partie pour leur hauteur.

2.2. L'effet du type de haie est indépendant du type de paysage

Les **types de paysages** obtenus à partir de la classification réalisée en IV-3, sont organisés selon un **double gradient** à la fois (i) de densité et de **continuité du réseau** de haie ainsi que (ii) de **surface d'espaces semi-naturels** (« Bocager » > « Forestier » > « Grandes cultures ») illustré par le tableau VI ci-après. Nous nous attendions donc à observer des effets d'interaction plus marqués avec la typologie de haie au sein des paysages situés à l'extrémité du gradient (« Bocagers » vs « Grandes cultures »).

V. DISCUSSION

Tableau V. Tableau récapitulatif des types de haies identifiés (cf. IV-4). Les flèches symbolisent le nombre d'extrémités connectées associé à chaque type de haie.







	Type de haie 1 N = 219	Type de haie 2 N = 104	Type de haie 3 N = 123
			
Hauteur	> 7.5 m (72%)	5-7.5 m (49%) > 7.5 m (45%)	< 5 m (76%)
Longueur	50 m (haie continue) (99%)	< 50 m (haie discontinue) (75%)	50 m (haie continue) (73%)
Densité	Moyenne (46%) à élevée (44%)	Moyenne (53%)	Elevée (57%)
Connexion	2 extrémités (97%)	1 extrémité (67%)	2 extrémités (61%)
Diversité d'essences	≥ 3 genres (84%)	≥ 3 genres (69%)	≤ 2 genres (73%)

Tableau VI. Tableau récapitulatif des types de paysages identifiés (cf. IV-3). Chaque ortho-photo correspond à un type de paysage typique inclus dans notre échantillon (échelle : 1 côté = 3 km).

	Paysage « Bocager » N = 171	Paysage « Forestier » N = 193	Paysage « Grandes cultures » N = 84
Orthophoto (exemple)			
<i>Echelle : 1 côté = 3km</i>			
Réseau de haie	Très dense et très connecté	Dense et connecté	Peu dense et peu connecté
Principaux types d'occupation du sol (%)	Cultures (41%) et prairies (28%)	Prairies (40%) et forêt (34%)	Cultures (74%)
Diversité cultures	Diversifié	Peu diversifié	Diversifié
Taille moyenne parcelles	Petites (3.1 Ha)	Moyennes (4.4 Ha)	Large (5.7 Ha)
Localisation principale	Pays-de-la-Loire, Bretagne	Bourgogne-Franche- Comté	Hauts-de-France
Type de haie principal	Haie 1 (majoritaire)	Haie 1 (majoritaire)	Haie 1, 2, 3 (homogène)

D'abord, indépendamment du type de haie, **seule l'activité des SRE a varié d'un type de paysage à l'autre** avec une activité près de deux fois supérieure en moyenne dans les paysages « Forestiers » et « Bocagers » par rapport aux paysages « Grandes cultures » (sans variation significative entre les paysages « Forestier » et « Bocager »). Ces observations sont cohérentes car ces deux types de paysages sont similaires en ce qui concerne les réseaux de haies, avec une densité et une connectivité bien plus élevée qu'en paysages de « Grandes cultures ». Ces caractéristiques sont favorables aux espèces à courte portée d'écholocation (SRE) qui dépendent davantage de la continuité des corridors pour se déplacer et chasser que des espèces plus ubiquistes (MRE) ou bien spécialistes des milieux ouverts, évoluant en altitude (LRE) selon Denzinger et Schnitzler (2013).

Par ailleurs, les modèles n'ont révélé aucun effet d'interaction entre le type de paysage et le type de haie, suggérant que **l'effet du type de haie sur l'activité des chiroptères ne dépend pas du type de paysage**, et réciproquement. Il semble peu probable que cette absence d'interaction soit due à un manque de finesse de la typologie de paysages car les résultats de l'analyse en composantes principales (cf. IV-3) indiquent une forte similarité intra-groupe permettant de dissocier clairement trois grands types de paysages (Annexe 21) – ces groupes correspondant par ailleurs à une réalité géographique avec une forte association entre le type de paysage et la zone d'étude. Nous pensons plutôt qu'il n'y a en effet pas d'interaction et que l'effet des types de haies expliqués ci-avant sont valables pour tous types de paysages inclus dans cette étude.

2.3. La fréquentation de types de haies est modulée par des variables paysagères différentes en fonction du groupe acoustique

2.3.1. SRE : influence de la surface de cultures et de la densité du réseau de haie

De manière générale, les SRE ont été plus actifs aux abords de haies hautes et diversifiées (type 1) qu'autour de haies basses et peu diversifiées (type 3). Cet effet s'accroît à mesure qu'augmente la **surface de cultures** autour de la haie comme en témoigne le graphique B de la figure 32. Cependant, il s'inverse à mesure que le **réseau de haie** à l'échelle du paysage se densifie, en particulier à partir de 10 km/km² (cf. graphique A Figure 32).

Le fait d'observer une plus forte activité des SRE autour de haies de moins bonne qualité dans les paysages ouverts comparativement aux paysages plus fermés pourrait traduire un **effet de concentration** (Fahrig, 2003) induisant une **fréquentation accrue** le long des haies plus hautes et diversifiées dans des paysages dominés par les cultures, défavorables aux SRE car plus ouverts et moins connectés. Cela a également été rapporté par Vallé et al. (2023) chez plusieurs espèces et par Arthur et al. (2014) chez *Eptesicus serotinus* (LRE). Ainsi, dans les paysages où les réseaux de haies sont clairsemés et peu connectés, les haies plus hautes deviennent des caractéristiques de référence pour les chiroptères et tendent à concentrer les flux (Froidevaux et al., 2022; McHugh et al., 2019). Cela est cohérent puisque dans notre échantillon la surface de cultures est corrélée négativement à la surface de prairies ($R = -0.62$, $P < 0.001$) et de forêt ($R = -0.48$, $P < 0.001$), à la densité du réseau de haie ($R = -0.34$, $P < 0.001$) ainsi qu'à l'Indice de cohérence traduisant la connectivité du réseau de haie ($R = -0.35$, $P < 0.001$) (Figure 35). Ainsi dans notre échantillon, une surface de culture élevée reflète généralement une plus faible diversité paysagère, s'agissant souvent de paysages plus ouverts et homogènes associées à un réseau de haie peu dense et discontinu et à une plus faible proportion de milieux fermés favorables aux SRE (forêts, haies).

V. DISCUSSION

A contrario, le fait d'observer une baisse d'activité des SRE autour de haie de bonne qualité liée à une densification du réseau de haie à l'échelle du paysage s'apparente à un **effet de dilution** (Fahrig, 2003) induisant une **fréquentation plus faible** aux abords des haies plus hautes et diversifiées lorsque le contexte paysager est plus favorable. En l'occurrence, des **réseaux de haies plus abondants** offrent ici des voies de navigation plus nombreuses et complexes. Nous savons que la **densité du réseau de haie** favorise l'activité (Lacoeuilhe et al., 2016), notamment chez des espèces à faible portée d'écholocation (SRE) dépendant fortement de la continuité fonctionnelle des corridors (Arthur et Lemaire, 2021). De plus, les bocages (associés à une densité de haie élevée) sont des milieux particulièrement favorables par **complémentation paysagère** (Annexe 2), des **interfaces** riches en ressources (Ethier & Fahrig 2011) et par une meilleure répartition temporelle des proies (Froidevaux et al., 2021).

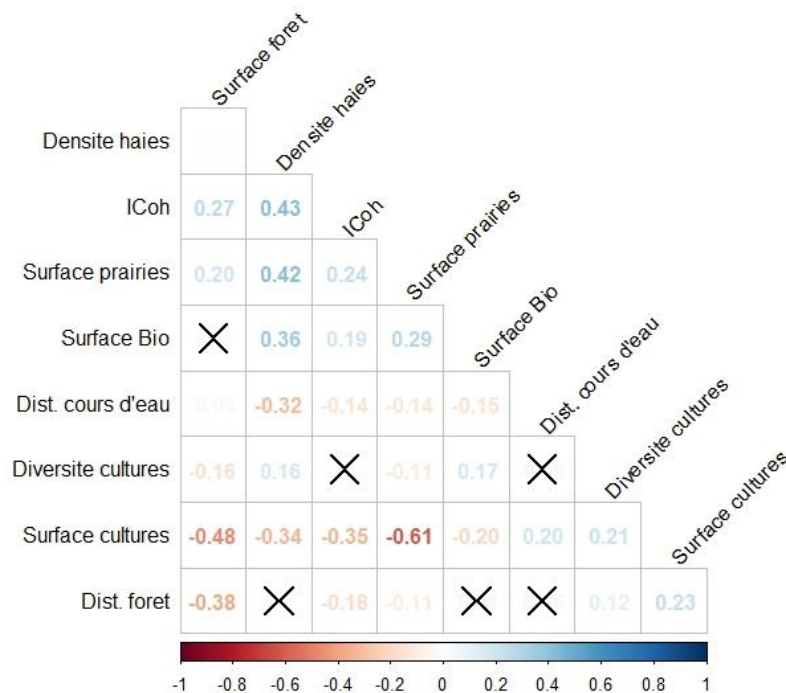


Figure 35. Corrélogramme des variables paysagères (méthode de Kendall). Les coefficients de corrélation positifs sont affichés en bleu, ceux négatifs sont en rouge. Les corrélations non significatives ($P > 0.05$) sont indiquées par une croix noire.

2.3.2. LRE : influence de la surface de prairies

Bien que les LRE soient plus actifs le long de haies hautes et diversifiées (type 1) que le long de haies basses et peu diversifiées (type 3), cet effet s'inverse dans des **paysages dominés par les prairies** et en particulier à partir d'un taux de surface en prairies de 40% dans un rayon de 1.5 km (cf. graphique C Figure 32). Ce phénomène peut s'expliquer par le fait que les prairies, selon leur gestion, permettent généralement le **développement d'une entomofaune riche et abondante** (Enri et al., 2017; Öckinger et Smith, 2007; Weiss et al., 2013) supérieure à celle des cultures comme l'ont montré Peter et al. (2021). De plus, la surface en prairie étant ici corrélée négativement avec la surface de cultures ($R = -0.62$, $P < 0.001$), il est possible que l'abondance d'insectes ait été d'autant plus importante lorsque la haie est entourée de prairies. La présence de bétail, par la production de bouses, permet de surcroît de favoriser la présence de coléoptères coprophages (Donger, 2012) qui sont les principales proies de plusieurs espèces du groupe LRE telles que *Nyctalus noctula* et *Nyctalus leisleri* (Shiel et al., 1998; Vaughan et al., 1997).

3. Recommandations de gestion

L'intensification de l'agriculture continue fortement d'influencer la dynamique des haies et a entraîné des réductions drastiques du linéaire à l'échelle nationale. Comme cette étude le souligne, ces éléments structurants du paysage sont à la fois des milieux de chasse (concentration en ressources alimentaires), des zones de refuges (ex. gîtes arboricoles) et des axes de déplacement pour de nombreuses espèces de chauves-souris, taxon protégé en France et essentiel pour le fonctionnement des agrosystèmes. Plus largement, les haies occupent un rôle essentiel dans la conservation de la biodiversité en milieu agricole (Graham et al., 2018; Kratschmer et al., 2024) et fournissent de nombreux services écosystémiques (Altieri, 1999; Dainese et al., 2017). Ces enjeux soulignent la nécessité d'une réponse globale et cohérente des pouvoirs publics pour la protection et restauration des réseaux de haies. Bien que les chauves-souris soient des espèces très mobiles, notre étude a montré que des variables locales liées à la **structure**, la **connexion** et à la **composition** des haies ont une influence positive et significative sur leur activité, en particulier chez des espèces spécialistes des milieux encombrés et des lisières (SRE et certaines espèces du genre *Pipistrellus*) dont l'écologie dépend fortement de la présence et de la continuité de ces corridors.

Nos résultats confirment l'**effet positif de la hauteur sur l'attractivité des haies**, en particulier chez des espèces de courte à moyenne portée d'écholocation, comme l'avaient suggéré de précédemment travaux (Foxley et al., 2023; Hein et al., 2009; Toffoli, 2016). C'est un facteur d'autant plus important à considérer que ces groupes comprennent actuellement 14 des 19 espèces « prioritaires » au sein du PNA 2016-2025. La hauteur est également un facteur positif dans l'utilisation des haies par certains oiseaux (Hinsley et Bellamy, 2000) et insectes (Garratt et al., 2017; Graham et al., 2018). Ces résultats associés aux nôtres montrent que les initiatives de préservation des haies devraient **prioriser les haies hautes et arborées** par opposition aux haies basses sans arbres. Néanmoins, des haies basses peuvent être attractives pour d'autres taxons (ex. Hinsley et Bellamy, 2000; Vickery et Arlettaz, 2012), il peut donc être envisagé de **favoriser une diversité de types de hauteurs** dans un objectif de sauvegarde de la biodiversité générale.

Notre étude montre également que **la continuité structurelle d'une haie** (connectée par ses deux extrémités) **contribue fortement à son attractivité**, en particulier chez les SRE et MRE, confirmant les résultats de Pinaud et al. (2018). Ainsi, les mesures de préservation et d'implantation des haies devraient favoriser la connectivité des haies. Il serait bénéfique d'inciter la réalisation de travaux de **renforcement de la structure** des haies par la plantation de nouveaux **arbres d'espèces différentes** au sein de la haie, ou entre deux haies voisines afin d'améliorer la continuité du linéaire. Ceci permettrait également de diversifier les classes d'âge au sein de la haie et d'assurer le renouvellement tout en assurant la fonctionnalité de la haie sur le long terme. Afin de **préserver cette continuité structurelle**, il peut être nécessaire de tailler après une certaine période dans le but de prévenir l'apparition de discontinuités qui émergeront naturellement à long terme si la haie n'est pas gérée, comme suggéré par Froidevaux et al. (2019).

Concernant les **choix de gestion**, nos résultats indiquent que des **haies gérées sont plus attractives** que des haies non gérées pour la majorité des espèces considérées. Nous observons que des haies développées en hauteur selon un mode d'**émondage, d'arbres têtard ou de haut-jet** concentrent considérablement plus d'activité parmi les espèces des groupes SRE et MRE (possiblement par une plus grande diversité de gîtes arboricoles), en

comparaison à des haies en cépées qui se développent principalement en largeur. Par ailleurs, il a également été montré par d'autres travaux qu'une diminution de l'intensité de la taille des haies contribue à augmenter l'activité des chiroptères (Froidevaux et al., 2019) ainsi que de nombreux invertébrés (Charrier et al., 1997; Staley et al., 2016). Ainsi, les programmes agroenvironnementaux pourraient inciter le développement d'arbres de haut-jet qui (émondage ou étêtage) ne nécessitent qu'une **taille périodique tous les 7 à 10 ans**. Ceci permet également de réduire la **fréquence de gestion** tout en évitant les risques auxquels sont exposés les haies non gérées (disparition, apparition de discontinuités structurelles, etc. Carey et al., 2007). Par ailleurs, la demande croissante en énergies renouvelables (Khan et al., 2021) et le développement des filières valorisation des produits issus de la haie (bois énergie) soutenu par le Pacte en Faveur de la Haie (2023) peut être compatible avec le maintien d'arbres de haut-jets, d'arbres d'émondes et d'arbres têtards car ces derniers permettent de collecter du bois pour différents usages (fourrage, vannerie, bois bûche, bois de charpenterie, etc.) en fonction du diamètre des rejets.

Nos résultats soulignent également l'importance pour les chiroptères de la présence de haie **hautes** et **diversifiées** au sein de paysages peu favorables (prédominance de grandes cultures, faible densité et connectivité du réseau de haie) car ces haies fournissent un environnement de substitution aux espèces forestières comme l'ont observé Gelling et al. (2007). Nous avons observé que des haies arborées et diversifiées devenaient des éléments de référence qui focalisent les flux d'activité par rapport à des haies similaires dans un contexte de connectivité plus favorable. A contrario, nous avons montré que des haies de moins bonne qualité (basses et peu diversifiées) sont également fréquentées par certaines espèces (SRE) lorsque la connectivité paysagère est plus favorable. Au vu de ces résultats, **les projets d'implantation de nouvelles haies**, menés notamment dans le cadre de mesures compensatoires (séquence ERC), pourraient donc s'appuyer sur un **diagnostic préalable** visant à identifier le meilleur emplacement possible compte tenu du contexte paysager. En effet, favoriser l'attractivité des haies pour les chiroptères dans un contexte paysager peu favorable peut aboutir à la création de **pièges écologiques** (attraction de populations dans des habitats attrayants mais de qualité médiocre, mettant en péril leur persistance) si cette démarche ne prend pas en compte l'atténuation des menaces associées au contexte (Russo et al., 2024). Au sein des paysages d'agriculture conventionnelle, ces menaces concernent principalement l'utilisation généralisée de pesticides générant des risques de contaminations auxquels les chauves-souris sont particulièrement vulnérables en raison de leur longévité et de leur faible taux de reproduction (Schanzer et al., 2022). Cela concerne également les réseaux routiers (Ramalho et Aguiar, 2020) et l'emplacement d'éoliennes (Leroux et al., 2022). Il serait donc judicieux de favoriser l'implantation de nouvelles haies dans des contextes paysagers favorables.

De plus, dans un objectif de conserver les chiroptères, notamment dans les paysages agricoles et de favoriser leur utilisation des haies, il peut être avantageux de concentrer les efforts (programmes agroenvironnementaux, séquence ERC, etc.) sur la **protection des haies préexistantes**. D'autres études ont montré que des haies récemment plantées sont moins attractives que des haies plus anciennes et peuvent mettre plusieurs dizaines d'années avant de devenir fonctionnelles selon de précédents travaux (Biffi et al., 2024; Montgomery et al., 2020). Seulement, dans le cadre de mesures compensatoires, l'implantation de nouvelles de haies est souvent envisagé. Dans ce cas, nous recommandons un **assemblage d'essences arbustives et arborées** d'au moins 3-4 espèces principales afin de favoriser l'activité d'espèces de chauves-souris chassant au sein de la végétation (SRE).

VI. LIMITES & PERSPECTIVES

1. Temps d'échantillonnage

Cette étude s'appuie sur des données agrégées à partir de 6 inventaires différents en termes d'objectifs, d'observateurs, de zone d'étude mais se basant sur un protocole commun de caractérisation des haies (protocole Vigie Chiro). Cette approche nous a permis d'obtenir une taille d'échantillon conséquente et donc une grande puissance statistique. Cependant, par souci de prudence concernant nos résultats, il convient de noter que moins de la moitié des haies retenues (45%) dans cette étude ont été échantillonnées au moins deux fois (i.e. deux nuits d'écoute), or Dubos et al. (2021) recommande en acoustique passive un échantillonnage minimum de deux nuits par point afin d'atteindre un niveau de confiance de 95% en métrique de communauté, quelle que soit la saison et le type de paysage (favorable, défavorable).

2. Influence de certaines variables testées sur la détectabilité des chiroptères

Recourir à une métrique d'activité par groupe acoustique nous a permis de tenir compte des différences de détectabilité entre espèces puisque les distances de détection sont similaires entre espèces d'une même guild. Des espèces du groupe SRE sont généralement détectées dans un rayon de 5 à 10 m du microphone en milieu semi-ouvert, tandis que des espèces du groupe LRE peuvent être détectées jusqu'à 100 m, volant plutôt en milieu ouvert et en altitude (Barataud, 2015). Ainsi, il faut noter que les données collectées pour les SRE reflètent l'activité au niveau de la haie échantillonnée, alors que l'activité des LRE reflète davantage l'activité dans le milieu environnant jusqu'à 100 m de la haie (volume échantillonné plus important). Cependant, un aspect que cette étude ne prend pas en compte est le différentiel de détectabilité entre des haies à végétation plus ou moins dense. Il est probable qu'une haie plus dense réduise la détectabilité des cris provenant du côté de la haie opposé à l'enregistreur (O'Keefe et al., 2014), en particulier chez des espèces émettant des cris de longue portée et de faible fréquence (LRE). Une étude est en cours afin d'éclaircir ce point.

3. Echelles paysagères

Les variables d'ajustement paysagères n'ont eu que peu d'effet sur l'activité. Comme nous l'attendions, il semble que les variables locales permettent de mieux expliquer la variabilité de l'activité des chiroptères entre les haies que le contexte paysager. Cependant, les chiroptères sont très mobiles et une telle absence d'effet du paysage peut indiquer (1) une échelle d'étude insuffisante (rayon de 1.5 km pour les variables que nous avons calculé, en accord avec Lacoëuilhe et al., 2018) et/ou (2) une résolution insuffisante de nos variables paysagères (mailles carrées de 1x1 km pour les variables issues du DSB). En effet, différentes études ont montré que les variables paysagères pouvaient affecter l'activité des chiroptères à des échelles plus larges, jusqu'à 3 ou 5 kilomètres (ex. Fuentes-Montemayor et al., 2013; Lookingbill et al., 2010) et Frey-Ehrenbold et al. (2013) ont utilisé des mailles de 2x2 km. Ainsi, de prochaines analyses pourraient prendre en compte des variables calculées plus finement au sein d'un plus grand rayon autour des sites d'études.

4. Suggestions d'amélioration du protocole Vigie-Chiro de caractérisation des haies

Initié en 2017, le Dispositif National de Suivi des Bocages (DSB) a permis de cartographier les haies de France métropolitaine. Son objectif à présent est de produire des données nationales sur les haies à une échelle fine en explicitant le niveau de fonctionnalité de ces trames pour la biodiversité (Piveteau et al., 2023). Dans ce cadre, notre étude visait identifier des critères contribuant à la qualité biologique des haies pour les chauves-souris. De prochaines analyses devront confirmer et préciser l'influence positive de la connexion et du mode de gestion des haies sur les chauves-souris mise en lumière dans ce rapport. En ce sens, nous suggérons d'échantillonner davantage de haies isolées, très peu diversifiées (ex. haies possédant une seule essence principale en strate arborée ou arbustive). Ces modalités sont ici peu représentées (Annexe 22) et ont nécessité d'être regroupées à d'autres modalités afin de les intégrer dans nos analyses. Au vu de leur effet positif significatif, il serait intéressant d'aller plus loin dans la comparaison de certaines modalités en ce qui concerne (i) l'effet du mode de gestion en distinguant les haies d'arbres émondés vs arbres têtards et (ii) l'effet des haies isolées vs connectées par une de leurs extrémités.

Au vu de l'absence inattendue d'effet associé à la densité des haies, nous suggérons qu'à l'avenir ce critère soit évalué à l'échelle de la strate plutôt qu'à l'échelle de la haie. En effet, une haie peut avoir été rapportée comme « très dense » sans que cela ne corresponde à un « passage difficile pour les chiroptères » dans le cas des haies basses ou le passage est toujours permis au-dessus de la haie. Enfin, le protocole pourrait également prendre en compte une description plus fine des haies multi-strates (haies possédant à la fois une strate herbacée, buissonnante, arbustive et arborée) afin de caractériser chacune d'entre elle (densité, composition, etc.) et d'évaluer l'effet d'une diversité de strate sur l'activité des chiroptères en lien avec l'abondance et la diversité d'insectes.

Par ailleurs, le protocole actuel, conçu pour être simple et applicable par des non-experts (sciences participatives), ne minimise pas suffisamment le biais d'observateur pour certaines caractéristiques de haies. La densité du feuillage, la hauteur, la largeur et la longueur sont évaluées « à l'œil ». Pour minimiser cela, il serait intéressant d'employer des méthodes de caractérisation standardisées, à l'instar du « *Hedgerow survey handbook* » (DEFRA, 2007) utilisé récemment par Biffi et al. (2024). Cela permettrait également de faciliter la comparaison des résultats entre études.

SYNTHESE & CONCLUSION

Cette étude a permis d'évaluer l'effet de **six caractéristiques locales des haies** sur l'activité des chiroptères dans différents contextes paysagers et d'intensification agricole. Nos résultats ont permis de vérifier les observations de précédents travaux quant à l'influence positive de la **hauteur**, ainsi que d'identifier de nouveaux effets en lien avec le **mode de gestion** et la **continuité structurelle des haies** à l'échelle locale.

Comme attendu, les espèces adaptées aux milieux fermés (SRE) et aux lisières de bois (MRE) ont davantage fréquenté les **haies arborées** que les haies arbustives, en particulier les MRE pour lesquels le **gradient de hauteur** a eu un effet positif. Concernant la continuité structurelle, tous les groupes ont significativement préféré les haies connectées par leurs deux extrémités par rapport aux haies isolées ou moins connectées. La force de cet effet est presque deux fois plus important en moyenne chez les espèces de vol lent adaptées aux milieux fermés (SRE). Concernant le mode de gestion, l'activité des SRE et MRE a été nettement supérieure le long des haies gérées en hauteur (arbres d'émonde, arbres têtard et arbres de haut-jet) par rapport à des haies gérées en largeur (cépées issues d'un taillis simple ou fureté). Tandis que les haies en cépées ont eu un effet négatif sur l'activité des espèces à courte portée d'écholocation (SRE), les espèces à longue portée d'écholocation ont montré une préférence pour ce mode de gestion. De plus, les SRE ont davantage fréquenté les haies non gérées que les haies comportant des arbres en cépées. Enfin, les haies comportant **trois essences différentes** ont été plus attractives que les haies ne comportant qu'une ou deux essences pour les SRE. Ces résultats sont cohérents avec ceux issus de nos classifications de haie en trois groupes (hautes et diversifiées vs basses et peu diversifiées). De plus, nous avons montré chez les SRE que l'**attractivité d'une haie haute et diversifiée est modulée** à la fois négativement par la densité de haie et positivement par la proportion de surfaces de cultures dans le paysage (rayon de 1.5 km), probablement sous-tendue par des effets de dilution et de concentration (Fahrig, 2003). Chez les LRE, nous montrons également que des haies plus basses et moins diversifiées sont plus attractives que des haies hautes et diversifiées lorsque la haie est entourée d'une importante proportion de prairies (rayon 1.5 km).

Cette étude souligne l'**importance de la protection des haies préexistantes pour les chiroptères**. Bien que les haies basses présentent des intérêts écologiques pour d'autres taxons (ex. Hinsley et Bellamy, 2000; Whittingham et Evans, 2004), nos résultats suggèrent que des mesures visant spécifiquement à conserver les chiroptères dans les paysages agricoles devraient favoriser les haies arborées hautes, diversifiées et dont les deux extrémités sont connectées à un réseau plus vaste. En ce sens, il serait utile d'inciter la réalisation de **travaux de renforcement de la structure des haies** par la plantation d'arbres d'espèces différentes au sein de la haie, ou entre deux haies voisines, afin d'améliorer la continuité du linéaire et diversifier sa composition. De plus, **favoriser la présence d'arbres de haut-jet par émondage ou étêtage** serait bénéfique à de nombreuses espèces de chauves-souris d'après nos résultats. Ces pratiques impliquent un régime de taille peu fréquent (tous les 7 à 10 ans) permettant à la fois de **minimiser les perturbations** et de **valoriser le bois de coupe** pour divers usages en accord avec recommandations du Pacte en Faveur de la Haie (2023).

D'ici 2030, le Pacte en Faveur de la Haie (2023) prévoit d'atteindre un gain net de 50 000 km de haies. L'implantation de nouvelles haies, notamment dans le cadre de mesures compensatoires, devrait alors intégrer un assemblage d'essences arbustives et arborées et s'appuyer sur un **diagnostic préalable**. Celui-ci viserait à **éviter la création de potentiels pièges écologiques** pour les espèces de milieux encombrés en priorisant l'implantation de haies au sein de paysages à la connectivité favorable, même si cela implique de s'éloigner de la localisation initiale du projet nécessitant une mesure compensatoire. En effet, nous avons montré que l'effet attractif des haies à forte valeur écologique est accru dans les paysages ouverts, or ce sont des milieux de qualité médiocre pour certaines espèces dont les déplacements dépendent de la présence de corridors tels que les haies, en particulier les Rhinolophes, pouvant mettre en péril leur persistance. De prochaines analyses pourront caractériser de manière plus fine la diversité d'essences, la densité et la largeur des haies et considérer une échelle paysagère plus importante afin de mieux tenir compte des variations liées à l'environnement autour de la haie.

CONTRIBUTION DE L'ETUDIANT AU RAPPORT :

- Collecte des données : 0 % (mais participation à une session de terrain d'une semaine en juillet 2024)
- Traitement des données : 100 % (hors traitement acoustique)
- Analyses statistiques : 100 %
- Rédaction du mémoire : 100 %

TABLE DES ANNEXES

ANNEXE 1. Composantes de l'intensification agricole et conséquences pour la biodiversité	80
ANNEXE 2. Focus : complémentation paysagère et diversité fonctionnelle	81
ANNEXE 3. Illustration du référentiel commun (simplifié) des haies en France (Afac-Agroforesterie)	82
ANNEXE 4. Services d'approvisionnement : les haies sont des sources de produits utiles à l'Homme	83
ANNEXE 5. Définitions d'espèces « clé-de-voûte » et « parapluie »	83
ANNEXE 6. En quoi les chiroptères sont-elles des espèces bioindicatrices ? Définition et différents types de « bioindicateurs »	84
ANNEXE 7. Principaux instruments de suivi bioacoustique utilisés dans cette étude (A : AudioMoth v.1.2® ; B : SM4BAT® ; D : micro de SM4BAT® fixé à une branche le long d'une haie)	85
ANNEXE 8. Illustration de la morphologie typique des arbres selon leur mode de gestion (L.GESLIN).	85
ANNEXE 9. Tableau récapitulatif des variables paysagères de connectivité, de composition et de distance	86
ANNEXE 10. Spécificités sur les modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM)	87
ANNEXE 11. Répartition de l'activité (i.e. nombre de contact par haie et par nuit) par taxon parmi l'ensemble des 448 haies échantillonnées (1484 nuits d'enregistrement).	87
ANNEXE 12. Résultats des modèles moyens (approche 1) pour l'activité des SRE, MRE et LRE	88
ANNEXE 13. Comparaison des modèles nuls, partiels et complets avec le premier et dernier modèle candidat de chaque groupe (en gras) dont l'équation globale simplifiée est : $[Activité]_{\text{guilde}} \sim \text{six variables locales de haies} + \text{covariables paysagères de connectivité} + \text{covariables paysagères de composition} + \text{effets aléatoires}$.	89
ANNEXE 14. Coefficient et intervalle de confiance à 95% des prédicteurs (uniquement variables locales de haie) pour l'ensemble des modèles-candidats ($\Delta AIC_c < 4$) appartenant aux SRE, MRE et LRE. Le niveau de significativité (p-value) est indiqué par l'échelle de couleur	90
ANNEXE 15. Caractérisation des trois types de paysages (1 : Grandes cultures ; 2 : Bocager ; 3 : Forestier) par la moyenne et écart-type associés à chaque variable paysagère	91
ANNEXE 16. Caractérisation des trois types de haie (1 : haies hautes, diversifiées et bien connectées ; 2 : haies moyennement hautes, diversifiées et discontinues ; 3 : haies basses, peu diversifiées et denses) par la moyenne et écart-type associés à chaque caractéristique locale	92
ANNEXE 17. Fréquence des trois types de haies au sein des quatre grandes zones d'études	93
ANNEXE 18. Comparaison des modèles nuls avec les différents modèles d'interaction (modèles ii : typologie de haie et typologie de paysage) testés pour chaque groupe (SRE, MRE, LRE)	93
ANNEXE 19. : Comparaison des modèles nuls avec les différents modèles d'interaction (modèles iii : typologie de haie et une variable paysagère, $r = 1.5$ km) testés pour chaque groupe (SRE, MRE, LRE)	94

ANNEXE 20. Coefficients des paramètres des quatre modèles d'interaction iii ([Activité] ~ typologie de haie * une variable paysagère + effets aléatoires) pour les guildes SRE, MRE et LRE. La variable paysagère incluse dans l'interaction est la surface de prairies (A), la surface en Bio (B), la densité du réseau de haie (C) et la surface de cultures (D)	95
ANNEXE 21. Dendrogramme d'inertie obtenu par classification ascendante hiérarchique (méthode de Ward) avec la fonction hclust (package stats, R) à partir des résultats de l'analyse en composantes principales utilisée pour la typologie de paysages.	96
ANNEXE 22. Distribution des variables locales de haie (vert) et paysagères (rouge) au sein de l'échantillon (en proportion %)	97

ANNEXES

ANNEXE 1. Composantes de l'intensification agricole et conséquences pour la biodiversité

Depuis une vingtaine d'années, l'agriculture intensive est reconnue comme une des **causes majeures du déclin global de la biodiversité** (Robinson et Sutherland, 2002; Tilman et al., 2001; MEA, 2005). Les pressions sur les écosystèmes découlant de ce modèle agricole peuvent être analysées en cinq grandes catégories :

i) **Un recours massif aux engrais chimiques de synthèse** (Isenring, 2010), plus faciles à transporter, à doser et à épandre que les engrais organiques se substituent à ces derniers (Benzing-Purdie et al., 1991). Cependant, appliqués de manière excessive, ces engrais augmentent le risque de pollution des eaux souterraines et de surface, conduisant à l'eutrophisation des zones humides (Morris, 1971).

ii) **L'utilisation massive de pesticides**. Entre 1990 et 2006, la superficie totale traitée a augmenté de 30 % au Royaume-Uni (FERA, 2009). Les pesticides (i.e. insecticides, rodenticides, fongicides et herbicides) affectent un ensemble important de la diversité biologique (invertébrés, oiseaux, mammifères, amphibiens poissons, etc.) de manière directe (empoisonnement, destruction d'individus, bioaccumulation) et indirecte (réduction et contamination des populations sources de nourriture et des milieux) en contexte d'agriculture intensive (Gibbs et al., 2009). Le déclin de nombreux insectes et pollinisateurs a été associé à l'utilisation de pesticides à large spectre, dont les néonicotinoïdes (Gill et al., 2012; Krupke et al., 2012; Potts et al., 2010), affectant les populations d'oiseaux et de mammifères par réduction de la disponibilité de leurs proies (Isenring, 2010).

iii) **Une intensification du travail du sol** par la mécanisation (labour profond) rend le sol vulnérable à l'érosion éolienne et hydrique, modifiant la teneur en matière organique et en azote des horizons supérieurs (Pimentel et al., 1989; Wood et Edwards, 1992). Il en résulte un appauvrissement des sols qui réduit leur capacité de production, favorise l'apparition de maladies des cultures (Bailey et al., 1992) et affecte négativement la pédofaune (Sapkota et al., 2012; Tsiafouli et al., 2015), engendrant des effets en cascade sur les niveaux trophiques supérieurs (Geiger et al., 2010; Hallmann et al., 2014). De plus, le travail mécanique du sol peut blesser ou tuer certains petits mammifères et oiseaux nichant au sol durant la période de nidification (Rodenhouse et Best, 1983).

iv) **Des pratiques de drainage intensives** par abaissement des nappes entraîne la perte de zones humides fonctionnelles (Keating, 1989) ce qui affecte la plupart des espèces fauniques adaptées à ces milieux (ex. reptiles, amphibiens, oiseaux, mammifères et poissons), en raison de la perte directe d'habitats, mais aussi de l'augmentation des charges polluantes et des apports de sédiments accumulés dans les eaux de drainage (Bragdon et al., 2012; Newton, 2004).

v) **Le pâturage intensif** affecte les communautés floristiques par piétinement, compactage du sol et prélèvement direct (Heady, 1975). Une pression élevée de pâturage peut entraîner une réduction de la diversité et de l'abondance d'invertébrés (Kruess et Tscharntke, 2002), avec des conséquences pour les espèces de niveau trophique supérieur qui dépendent de ces insectes (Sanderson, 1989) et un retard de décomposition de la matière organique (Madsen et al., 1990).

ANNEXE 2. Focus : complémentation paysagère et diversité fonctionnelle

L'hétérogénéité paysagère affecte de très nombreux processus écologiques régissant les déplacements d'individus (i.e. flux de population, Rand et al., 2006, relations sources-puits, Dunning et al., 1992; Kleijn et al., 2011), la persistance des populations à long et moyen terme (Fraterrigo et al., 2009) et les interactions interspécifiques (Polis et al., 2004).

Plus spécifiquement, un paysage à l'*hétérogénéité de composition* élevée, caractérisé par une mosaïque composée d'une diversité de parcelles cultivées reliées par des espaces semi-naturels, contribue à la richesse et à la persistance des espèces qui les utilisent pour répondre à leurs divers besoins (Fahrig et al., 2011) ainsi qu'à la **diversité fonctionnelle** des écosystèmes. Il s'agit de la redondance, l'hypothèse que la perte de certaines espèces possédant les mêmes fonctions au sein de l'écosystème n'entraîne pas la perte de cette fonction à l'échelle de l'écosystème (Tilman et al., 2001). Ce gain de biodiversité s'explique également par la **complémentation paysagère**. Au cours de son cycle de vie, un individu peut nécessiter (ou préférer) différentes ressources non-substituables et/ou fonctions qui ne peuvent être fournies que par différents types d'habitats. Afin de bénéficier de ces ressources dont la disponibilité est inégale dans l'espace (et le temps, i.e. hétérogénéité temporelle), les individus migrent d'un type d'habitat à un autre (Dunning et al., 1992). Par exemple, certains amphibiens nécessitent des milieux aquatiques et terrestres à différents stades de leur vie ce qui les rend susceptibles de préférer des paysages contenant une mosaïque des deux (Pope et al., 2000). Ce processus de complémentation a été largement souligné pour le compte des ravageurs de cultures et de leurs ennemis naturels (ex. Chaplin-Kramer et al., 2011; Pywell et al., 2005) mais il s'applique également aux taxons mentionnés précédemment. Par exemple, la diversité d'oiseaux insectivores et de leurs proies (insectes généralistes) est positivement corrélée à l'hétérogénéité paysagère (Jonsen et Fahrig, 1997).

ANNEXE 3. Illustration du référentiel commun (simplifié) des haies en France (Afac-Agroforesterie)

Typologie des haies en France

suivant les modalités de gestion pour un renouvellement des haies

Haie en devenir

1. haie résiduelle

p.17

2. haie de colonisation

p.17

3. jeune haie plantée (-10 ans)

p.18

Taillis simple

4. cépées d'arbustes

p.22

5. cépées d'arbres

p.28

6. taillis fourré de hêtres

p.38

Taillis mixte

7. cépées d'arbres et d'arbustes taillés sur les trois faces

p.48

8. cépées d'arbres et d'arbustes

p.48

Futaie régulière

9. hauts jets du même âge

p.50

10. alignement d'arbres émondés

p.62

11. alignement de têtards

p.68

Futaie irrégulière

12. hauts jets d'âges différents

p.76

13. hauts jets avec têtards

p.80

14. hauts jets avec arbres émondés

p.81

Taillis sous futaie

15. hauts jets avec cépées d'arbustes taillés sur les trois faces

p.82

16. hauts jets avec cépées d'arbustes

p.86

17. hauts jets avec cépées d'arbres

p.92

18. hauts jets avec cépées d'arbres et d'arbustes

p.96

19. têtards avec cépées d'arbustes taillés sur les trois faces

p.100

20. têtards et cépées d'arbustes

p.102

21. têtards et cépées d'arbres

p.104

22. hauts jets avec têtards et cépées d'arbres et d'arbustes

p.106

23. hauts jets avec arbres émondés et cépées d'arbres et d'arbustes

p.106

ANNEXE 4. Services d'approvisionnement : les haies sont des sources de produits utiles à l'Homme

Les haies étant des éléments du paysage **créés et gérés par l'Homme**, celles-elles conçues en premier lieu pour répondre à nos besoins. Leurs fonctions primaires en contexte rural étaient de définir des **limites de propriété**, de **contenir le bétail** (Baudry et Burel, 1984) et d'améliorer la protection des cultures contre le vent (Burel, 1996). En outre, elles contribuent indirectement à assurer une productivité globale élevée notamment par la diversification des couverts permettant une **complémentarité de niches** entre les auxiliaires (pollinisateurs, ennemis naturels des ravageurs, organismes « ingénieurs du sol », etc.) et par son influence sur les flux hydrologiques (disponibilités en eau et en minéraux), la structure et la qualité des sols (activité microbienne, porosité, etc.) (J Baudry et al., 2000) et le maintien de microclimats favorables (Vanneste et al., 2020).

Cependant, les haies étaient avant tout une **source de produits**. Le **bois** issu des haies était une ressource centrale au fonctionnement des sociétés rurales traditionnelles Européennes, principalement pour le **chauffage**, la **cuisine** et la **construction**, les forêts étant alors interdites de défrichement et sous la possession de grands seigneurs. Ces divers usages, associés à une grande variété d'essences et de modes de gestions, ont abouti à des formes de haies très variées. Pour le **bois d'œuvre**, sont privilégiées les arbres de haut-jet au tronc régulier et dépourvu de nœuds. Pour le **bois de chauffage**, il est nécessaire de favoriser la ramification des branches par coupes successives (émondage), aboutissant souvent à des arbres têtards (un tronc court surplombé d'une couronne de branches). Ces morphologies étaient propres à certaines régions en Europe où la gestion des arbres pouvait être strictement régulée localement, contribuant ainsi à **l'identité paysagère et culturelle** de ces régions (Baudry et al., 2000). Les haies peuvent également servir à la production de **biomasse fourragère**, notamment en montagne où les associations d'orme et de frêne étaient des sources importantes de fourrage d'hiver en Norvège, dans le nord-ouest de l'Espagne et dans les Alpes Françaises (Martin, 1999). La **cueillette de fruits** (mûres, prunes, etc.) et de **plantes médicinales** (ex. orties) sont également des pratiques connues, remontant parfois jusqu'à l'Age de bronze (Montgomery et al., 2020).

ANNEXE 5. Définitions d'espèces « clé-de-voûte » et « parapluie »

Espèce « clé- de-voûte » : Selon Paine (1995), il s'agit d'une espèce qui a un effet disproportionné sur son environnement par rapport à son abondance. Davic (2003) propose cependant une définition plus opérationnelle : une espèce au centre de nombreuses interactions dont l'effet *top-down* (descendant) sur la biodiversité et la compétition intraspécifique est important en lien avec sa dominance (biomasse) au sein d'un groupe fonctionnel.

Espèce « parapluie » : Espèce supposée représentative de l'écosystème dans lequel elle vit. Les actions visant à sa conservation favorisent également la persistance d'un plus grand spectre d'espèces au sein d'un même écosystème (Kindlmann et Burel, 2008; Roberge et Angelstam, 2004), conférant « un parapluie protecteur à de nombreuses espèces co-occurentes » (Fleishman et al., 2001).

ANNEXE 6. *En quoi les chiroptères sont-elles des espèces bioindicatrices ? Définition et différents types de « bioindicateurs »*

Une espèce indicatrice (ou bioindicateur) est une espèce à la valence écologique étroite (sensible aux variations) d'un ou de plusieurs facteurs écologiques ou environnementaux qui, lorsqu'elle est présente, reflète une ou plusieurs conditions relative à la qualité de son milieu (Allaby, 2020). Elle doit répondre de manière prédictible et stable à l'altération des caractéristiques de son milieu (Russo et coll., 2021).

Selon Jones et al. (2009), il existe des espèces indicatrices de 3 types différents (bien que certaines peuvent occuper ces 3 types simultanément) :

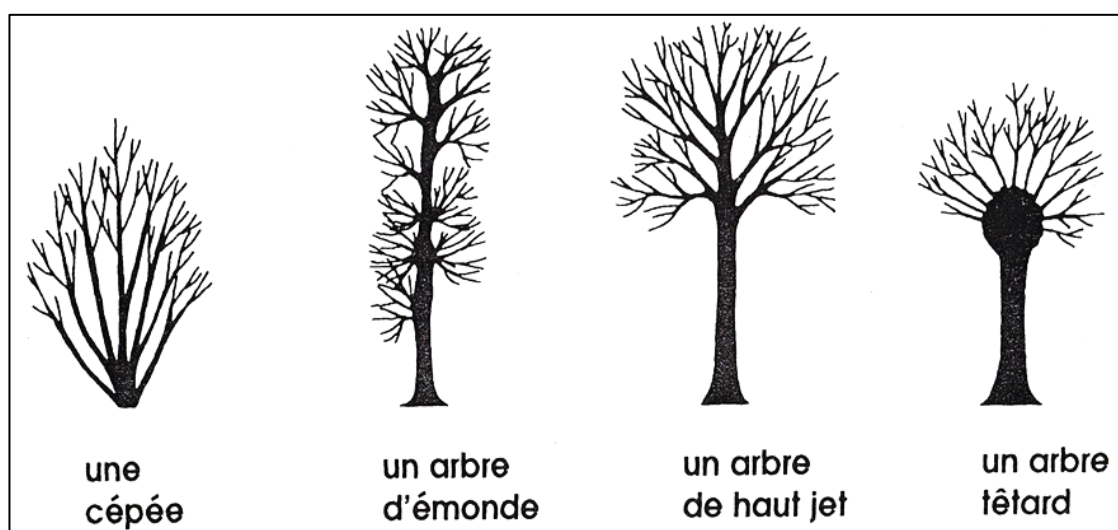
- i. **Les indicateurs de biodiversité** : espèces dont les réponses à l'altération des conditions de leur milieu reflète la réponse d'une gamme de taxons plus large témoignant ainsi de la diversité biologique ;
- ii. **Les indicateurs écologiques** : espèces sensibles à des facteurs de stress environnementaux et dont les réponses à ces stress reflètent les réponses d'au moins un sous-ensemble d'autres taxons co-occurents ;
- iii. **Les indicateurs environnementaux** : espèces réagissant de manière prévisible à des perturbations environnementales spécifiques.

Plusieurs études soutiennent la notion que les chiroptères constitueraient un taxon biodindicateur dans de nombreux écosystèmes. Parmi elles, des études font état de la **sensibilité** des chiroptères aux **modifications à la fois climatiques et structurelles** de la qualité de son milieu (valence écologique restreinte). D'une part les bouleversements climatiques croissants ont un impact négatif sur la période d'hibernation qui nécessite des conditions strictes de température et d'humidité et plus généralement sur la mortalité qui est accrue lors de périodes d'extrêmes sécheresse, de froid ou de précipitation (Jones et al., 2009; Russo et al., 2021; Zukal et al., 2015). Deuxièmement, les chauves-souris **réagissent de manière stable à des gradients de pressions anthropiques**, notamment liés à la dégradation de leurs habitats, pouvant être corrélée à la réponse d'autres taxons (ex. invertébrés). En effet, les chauves-souris fournissent plusieurs services écosystémiques clés, leur abondance reflète donc l'état d'autres communautés notamment végétales (pollinisation) et entomologiques (prédation) (Jones et al., 2009). Leur étude permet donc d'évaluer l'impact de pressions plus récentes telles que les pollutions aux métaux-lourds, l'étalement urbain (pollution sonore, lumineuse, mortalité par les éoliennes, etc.). Par exemple, leur rang élevé dans les réseaux trophiques les rend sensibles à la bioamplification des pesticides et autres substances toxiques. De plus, leurs tendances de populations peuvent être surveillées de manière à mesurer ces effets à court et à long terme. A cela s'ajoute leur longévité remarquable couplée à une faible fécondité (« espèces K »), impliquant des taux de renouvellement des populations faibles et une réponse observable à ces stress en termes de déclin de populations (Russo et al., 2021).

ANNEXE 7. Principaux instruments de suivi bioacoustique utilisés dans cette étude (A : AudioMoth v.1.2® ; B : SM4BAT® ; D : micro de SM4BAT® fixé à une branche le long d'une haie).



ANNEXE 8. Illustration de la morphologie typique des arbres selon leur mode de gestion (L.GESLIN). Contrairement aux cépées, les arbres d'émonde, têtard et de haut-jet se développent davantage en hauteur avec un houppier plus distinctif.



ANNEXE 9. Tableau récapitulatif des variables paysagères de connectivité, de composition et de distance. L'échelle correspond au rayon (buffer) ou à la surface (maille) utilisé pour calculer les métriques (* variables du DSB non centrées sur les haies ; ** variables calculées pour cette étude centrées sur les haies).

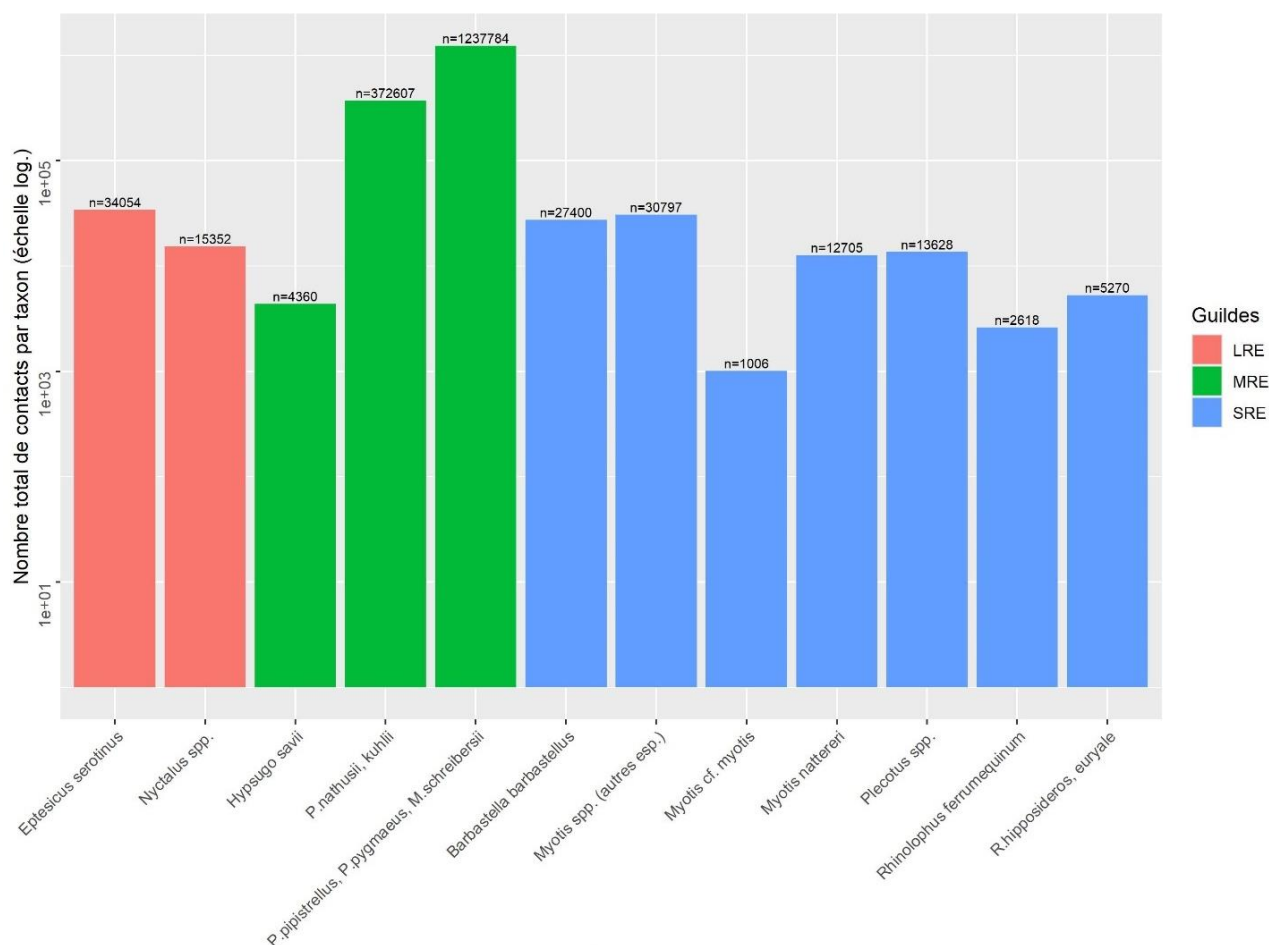
	Variable	Echelle	Unité	Source	Résolution	Date
Variables de composition	Surface de forêt**	Buffer 1.5 km	km ²	BD Forêt® v2	1/50 000 ^e	2007-2018
	Surface de prairie**	Buffer 1.5 km	km ²	RPG	1/5000 ^e	2022
	Surface de cultures**	Buffer 1.5 km	km ²	RPG	1/5000 ^e	2022
	Surface en Agriculture Biologique**	Buffer 1.5 km	km ²	Agence Bio	1/5000 ^e	2019-2022
	Diversité de cultures*	Maille 1 km ²	Entier	RPG	1/5000 ^e	2019
	Longueur lisière de forêt*	Maille 1 km ²	m	BD Forêt®	1/50 000 ^e	2021
	Surface moyenne des parcelles*	Maille 1 km ²	m ²	RPG	1/5000 ^e	2019
Variable de connectivité	Densité de haie**	Buffer 1.5 km	km/km ²	BD Haie v2	1.5 m	2024
	ICoh* (Indice de Cohérence)	Maille 1 km ²	%	BD Forêt®	1/50 000 ^e	2021
	ICop* (Indice de connexion pondéré)	Maille 1 km ²	%	BD Forêt®	1/50 000 ^e	2021
	Densité de cours d'eau**	Buffer 1.5 km	km/km ²	BD Topage®	1/25 000 ^e	2023
	Distance haie – cours d'eau**	/	m (log)	BD Topage®	1/25 000 ^e	2023
	Distance haie – forêt	/	m (log)	BD Forêt® v2	1 m	2007-2018
	Connexions haie-forêt*	Maille 1 km ²	Entier	BD Forêt®, BD Haie®	/	2021
	Extrémités de haies*	Maille 1 km ²	Entier	BD Haie®	1.5 m	2021

ANNEXE 10. Spécificités sur les modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM)

Dans cette étude, nous utilisons les GLMM comme outil permettant de modéliser l'activité des chiroptères par une **fonction de lien log** $g(.) = \log_e(.)$. Ce modèle considère une **relation linéaire** entre les prédicteurs (transformés par la fonction de lien) et la réponse (Bolker et al., 2009). Pour chacun des prédicteurs (variables locales, paysagères), on obtient plusieurs paramètres :

- un **coefficient** (i.e. *estimate* après transformation e^x) correspondant à la variation de l'ordonnée à l'origine de la fonction linéaire pour chaque unité de variation du prédicteur associé. L'ordonnée à l'origine de la fonction linéaire obtenue (*Intercept*) correspond à une combinaison spécifique des prédicteurs et constitue la référence du modèle. Un coefficient > 1 correspond à un effet positif ;
- une **p-value** renseignant sur la significativité de l'effet du prédicteur sur la variable réponse ;
- une **erreur standard** (ES) ;
- et une **z-value** correspondant à : $\frac{\text{estimate}}{\text{ES}}$

ANNEXE 11. Répartition de l'activité (i.e. nombre de contact par haie et par nuit) par taxon parmi l'ensemble des 448 haies échantillonnées (1484 nuits d'enregistrement). Les taxons associés aux groupes LRE (orange), MRE (vert) et SRE (bleu) sont indiqués.



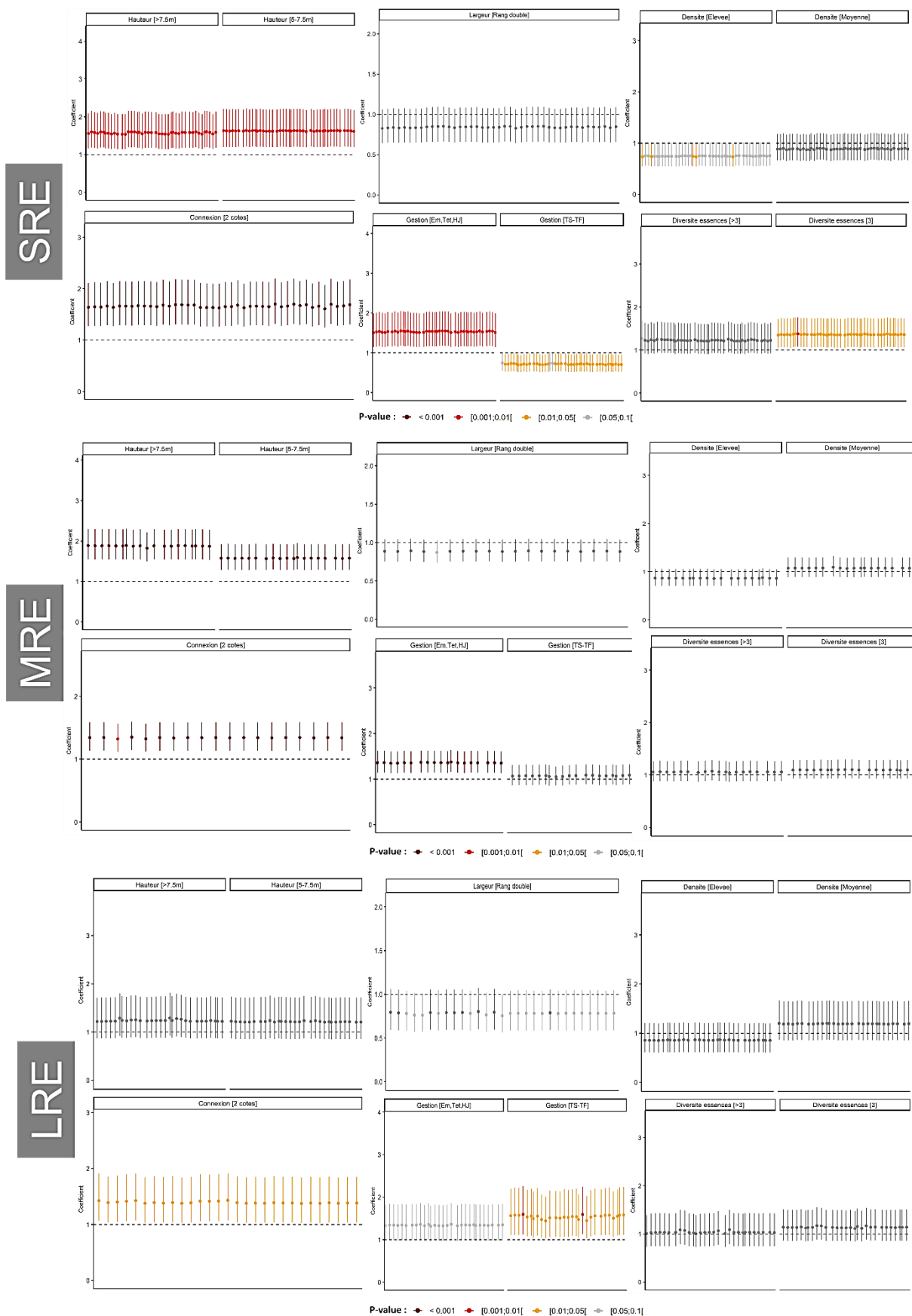
ANNEXE 12. Résultats des modèles moyens (approche 1) pour l'activité des SRE, MRE et LRE. Pour chaque prédicteur sont rapportés : la valeur du coefficient associée à un seuil de p-value ('***' <0.001 ; '**' <0.01 ; '*' <0.05 ; '.' < 0.1 ; ' ' >0.1), l'erreur standard ajustée (ES) ainsi que l'intervalle de confiance (IC) à 95% du coefficient (min. 2.5%, max. 97.5%). Les coefficients significatifs sont indiqués en rouge et en gras. Les variables d'ajustement sont présentées dans la partie grise en bas du tableau.

	SRE			MRE			LRE		
	Coeff.	ES	IC 95%	Coeff.	ES	IC 95%	Coeff.	ES	IC 95%
Hauteur [>7.5m]	1.57 (**)	0.15	min. 1.17 max. 2.12	1.88 (***)	0.1	min. 1.54 max. 2.29	1.23	0.17	min. 0.88 max. 1.74
Hauteur [5-7m]	1.63 (**)	0.15	min. 1.20 max. 2.20	1.57 (***)	0.1	min. 1.29 max. 1.92	1.21	0.18	min. 0.86 max. 1.72
Largeur [Rang double]	0.84	0.13	min. 0.65 max. 1.08	0.88	0.1	min. 0.71 max. 1.06	0.78 (.)	0.15	min. 0.59 max. 1.04
Densité [Elevée]	0.76 (.)	0.15	min. 0.55 max. 1.01	0.87	0.10	min. 0.71 max. 1.06	0.86	0.17	min. 0.61 max. 1.20
Densité [Moyenne]	0.89	0.15	min. 0.67 max. 1.18	1.08	0.1	min. 0.89 max. 1.30	1.19	0.17	min. 0.86 max. 1.65
Connexion [2 côtés]	1.66 (***)	0.13	min. 1.29 max. 2.14	1.34 (***)	0.09	min. 1.14 max. 1.62	1.39 (*)	0.15	min. 1.04 max. 1.86
Gestion [TS-TF]	0.71 (*)	0.16	min. 0.53 max. 0.97	1.07	0.10	min. 0.88 max. 1.31	1.54 (*)	0.18	min. 1.08 max. 2.18
Gestion [Em,Tet,HJ]	1.53 (**)	0.14	min. 1.16 max. 2.02	1.36 (***)	0.09	min. 1.14 max. 1.62	1.34 (.)	0.16	min. 0.98 max. 1.83
Diversité essences [3]	1.36	0.12	min. 1.07 max. 1.74	1.10	0.08	min. 0.93 max. 1.29	1.14	0.14	min. 0.86 max. 1.51
Diversité essences [>3]	1.23	0.14	min. 0.92 max. 1.63	1.06	0.09	min. 0.88 max. 1.27	1.03	0.17	min. 0.75 max. 1.43
<i>Densité réseau haie</i>	1	0.02	min. 0.95 max. 1.09	1	0.01	min. 0.95 max. 1.04	1	0.02	min. 0.91 max. 1.05
<i>ICoh</i>	1	0.003	min. 0.99 max. 1	0.99 (*)	0.003	min. 0.99 max. 1	1	0.002	min. 0.99 max. 1.01
<i>Dist. forêt (log)</i>	1.05	0.06	min. 0.98 max. 1.23	1.09 (*)	0.04	min. 1.01 max. 1.18	0.88 (.)	0.07	min. 0.77 max. 0.99
<i>Dist. cours d'eau (log)</i>	1	0.02	min. 0.90 max. 1.10	1	0.02	min. 0.95 max. 1.04	1.01	0.03	min. 0.93 max. 1.16
<i>Surface forêt</i>	1.27 (*)	0.11	min. 1.07 max. 1.56	1	0.03	min. 0.89 max. 1.16	0.99	0.06	min. 0.72 max. 1.25
<i>Surface cultures</i>	1	0.03	min. 0.85 max. 1.13	1.01	0.03	min. 0.90 max. 1.18	0.90	0.07	min. 0.78 max. 1.0
<i>Surface Bio</i>	1	0.05	min. 0.78 max. 1.34	1.01	0.04	min. 0.87 max. 1.22	1.01	0.07	min. 0.80 max. 1.43
<i>Diversité cultures</i>	1.01	0.02	min. 0.98 max. 1.07	1.03 (*)	0.02	min. 1 max. 1.06	1	0.01	min. 0.96 max. 1.06

ANNEXE 13. Comparaison des modèles nuls, partiels et complets avec le premier et dernier modèle candidat de chaque groupe (en gras) dont l'équation globale simplifiée est : $[Activité]_{\text{guilde}} \sim \text{six variables locales de haies} + \text{covariables paysagères de connectivité} + \text{covariables paysagères de composition} + \text{effets aléatoires}$. Les modèles sont classés par AIC_c décroissant. ΔAIC_c : différence d' AIC_c entre le modèle et le modèle à la valeur d' AIC_c la plus faible de sa guilde. K : nombre de paramètres fixes du modèle hors intercept (nombre de paramètres aléatoires).

Guilde	Modèles (i)	K	AIC_c	ΔAIC_c
SRE	Premier modèle candidat	12 (3)	14 017.3	0.0
	Dernier modèle candidat	10 (3)	14 021.3	4
	<u>Modèle partiel</u>	11 (3)	14 021.0	3.7
	<u>[Activité] ~ 6 variables haies</u>			
	<u>Modèle complet</u>	19 (3)	14 025.8	8.5
	<u>[Activité] ~ 6 variables haies + 8 covariables paysagères</u>			
	<u>Modèle nul</u>	(3)	14 075.1	57.8
MRE	Premier modèle candidat	13 (3)	22 941.6	0.0
	Dernier modèle candidat	15 (3)	22 945.6	4
	<u>Modèle complet</u>	19 (3)	22 949.8	8.2
	<u>[Activité] ~ 6 variables haies + 8 covariables paysagères</u>			
	<u>Modèle partiel</u>	11 (3)	22 954.9	13.3
	<u>[Activité] ~ 6 variables haies</u>			
	<u>Modèle nul</u>	(3)	23 023.6	82
LRE	Premier modèle candidat	12 (3)	11 665.9	0.0
	Dernier modèle candidat	12 (3)	11 669.9	4
	<u>Modèle partiel</u>	11 (3)	11 671.9	6
	<u>[Activité] ~ 6 variables haies</u>			
	<u>Modèle complet</u>	19 (3)	11 674.9	9
	<u>[Activité] ~ 6 variables haies + 8 covariables paysagères</u>			
	<u>Modèle nul</u>	(3)	11 680.7	14.8

ANNEXE 14. Coefficient et intervalle de confiance à 95% des prédictors (uniquement variables locales de haie) pour l'ensemble des modèles-candidats ($\Delta AIC_c < 4$) appartenant aux SRE, MRE et LRE. Le niveau de significativité (p-value) est indiqué par l'échelle de couleur.



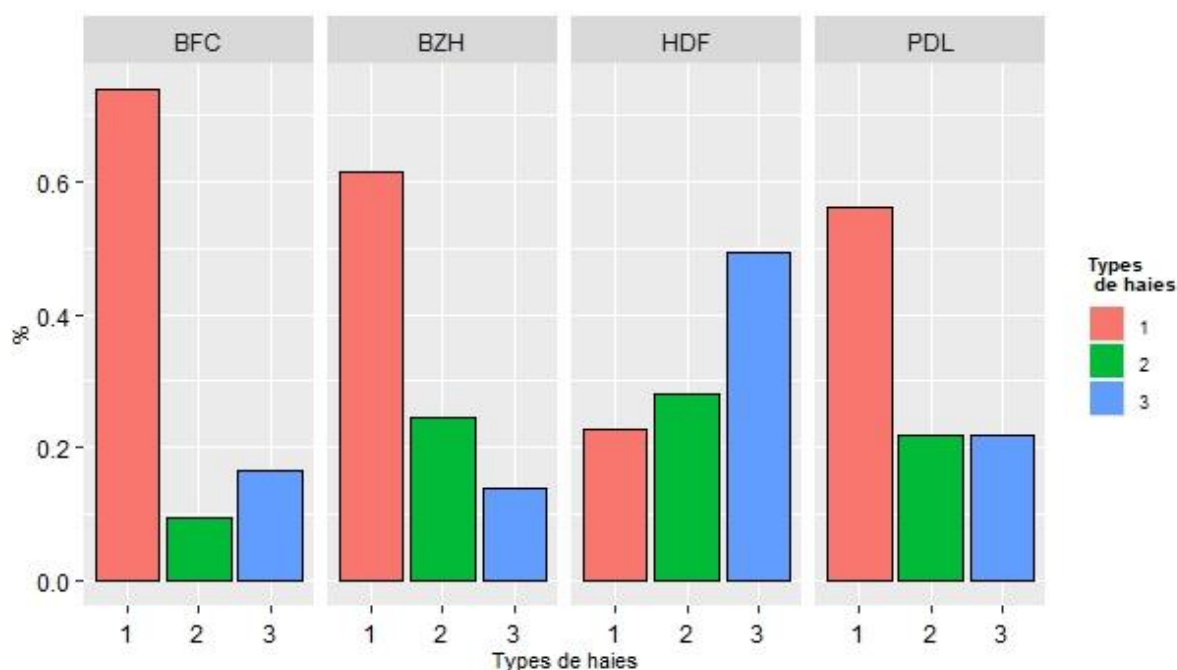
ANNEXE 15. Caractérisation des trois types de paysages (1 : Grandes cultures ; 2 : Bocager ; 3 : Forestier) par la moyenne et écart-type associés à chaque variable paysagère.

Caractéristique	Paysage 1, N = 171 ¹	Paysage 2, N = 193 ¹	Paysage 3, N = 84 ¹
Densité réseau haie (km/km ²)	2.5 (1.8)	7.8 (2.2)	4.1 (1.8)
Surface cultures (%)	79.2 (15)	40.9 (12.3)	13.4 (14.4)
Surface prairies (%)	12 (10.6)	30.8 (11.2)	39.3 (20.5)
Surface forêts (%)	4.8 (0.47)	8.3 (6.1)	34.1 (14.7)
Densité cours d'eau (km/km ²)	0.29 (0.36)	1.00 (0.49)	0.46 (0.49)
Surface cultures Bio (%)	2.7 (4.2)	10.6 (9.5)	3.1 (3.7)
Taille moy. parcelle (ha)	5.75 (2.75)	3.17 (0.98)	4.4 (2.94)
Icoh (%)	28 (17)	52 (14)	50 (12)
Diversité cultures	10.1 (2.6)	11.2 (2.9)	6.5 (3.1)
Connexions haie-forêts	1 (2)	8 (7)	14 (9)
Lisière forêt (m)	934 (1,163)	2,172 (1,883)	5,823 (2,742)
Icop (%)	16 (16)	84 (44)	68 (40)
¹ Moyenne (écart-type)			

ANNEXE 16 *Caractérisation des trois types de haie (1 : haies hautes, diversifiées et bien connectées ; 2 : haies moyennement hautes, diversifiées et discontinues ; 3 : haies basses, peu diversifiées et denses) par le nombre de haie et le pourcentage (entre parenthèses) de haies associés à chaque modalité.*

Caractéristique	Haie type 1, N = 219 ¹	Haie type 2, N = 104 ¹	Haie type 3, N = 123 ¹
Hauteur			
5-7.5 m	54 (25%)	51 (49%)	15 (12%)
< 5 m	8 (3.7%)	6 (5.8%)	94 (76%)
> 7.5 m	157 (72%)	47 (45%)	14 (11%)
Longueur			
50 m	216 (99%)	26 (25%)	90 (73%)
< 50 m	3 (1.4%)	78 (75%)	33 (27%)
Connexion			
Aucune extrémité	1 (0.5%)	6 (5.8%)	26 (21%)
1 extrémité	5 (2.3%)	70 (67%)	22 (18%)
2 extrémités	213 (97%)	28 (27%)	75 (61%)
Densité			
Moyenne	100 (46%)	55 (53%)	13 (11%)
Faible	22 (10%)	24 (23%)	40 (33%)
Elevée	97 (44%)	25 (24%)	70 (57%)
Diversité d'essences			
≤ 2 genres	36 (16%)	32 (31%)	90 (73%)
≥ 3 genres	183 (84%)	72 (69%)	33 (27%)

ANNEXE 17. Fréquence des trois types de haies au sein des quatre grandes zones d'études. 1 : haies hautes, diversifiées et bien connectées ; 2 : haies moyennement hautes, diversifiées et discontinues ; 3 : haies basses, peu diversifiées et denses. BRE : Bretagne ; BFC : Bourgogne-Franche-Comté, HDF : Hauts-de-France ; PDL : Pays-de-la-Loire.



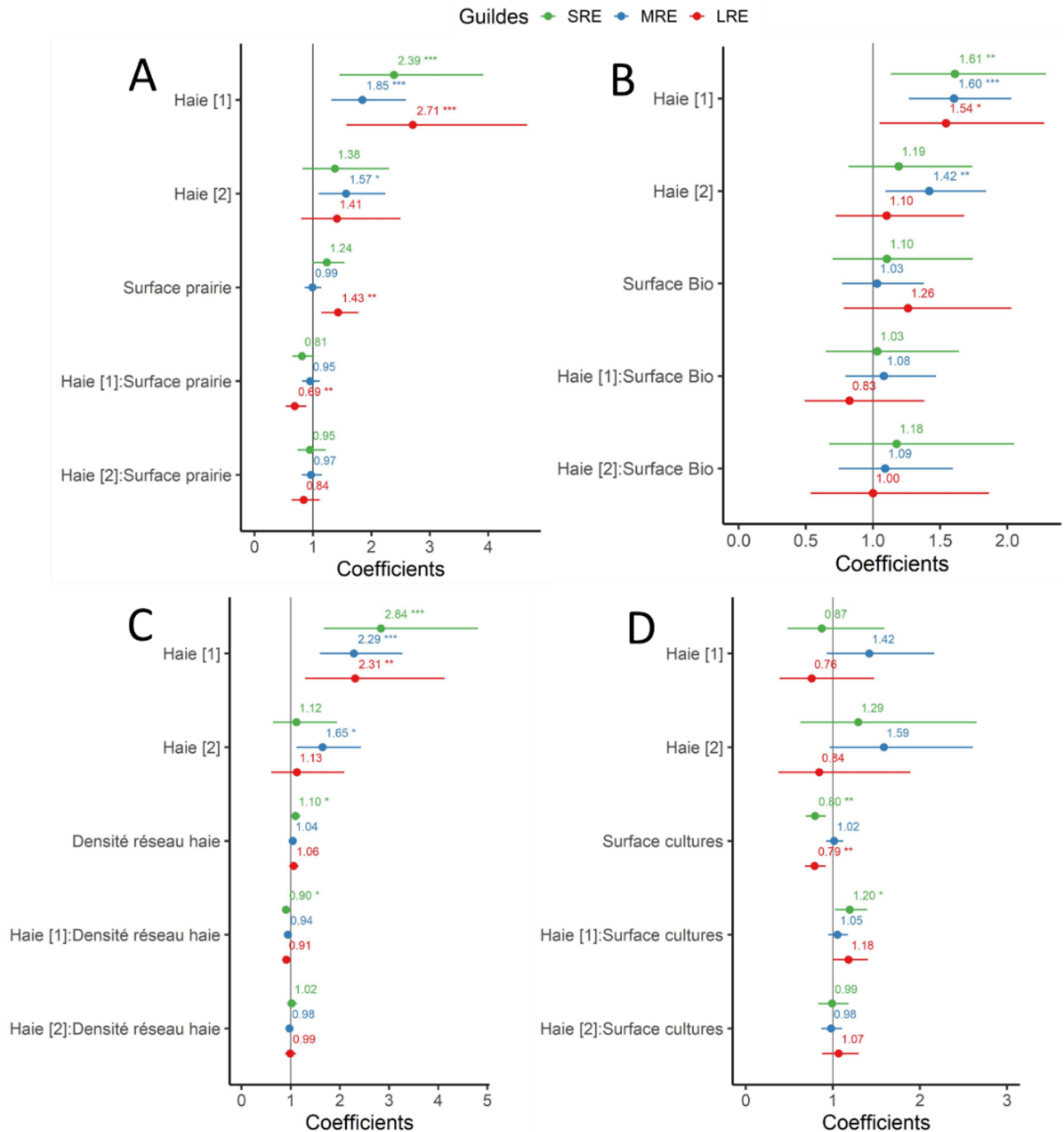
ANNEXE 18. Comparaison des modèles nuls avec les différents modèles d'interaction (modèles ii : typologie de haie et typologie de paysage) testés pour chaque groupe (SRE, MRE, LRE). Les modèles sont classés par AICc décroissant. K : nombre de paramètres fixes du modèle hors intercept (nombre de paramètres aléatoires).

Guilde	Modèles (ii)	K	AIC _c
SRE	Typologie de haies	2 (3)	14065.8
	Typologie de haies * Typologie de paysages	8 (3)	14067.8
	Modèle nul	(3)	14075.1
MRE	Typologie de haies	2 (3)	22996.4
	Typologie de haies * Typologie de paysages	8 (3)	23002.9
	Modèle nul	(3)	23023.6
LRE	Typologie de haies	2 (3)	11678.9
	Modèle nul	(3)	11680.7
	Typologie de haies * Typologie de paysages	8 (3)	11687.0

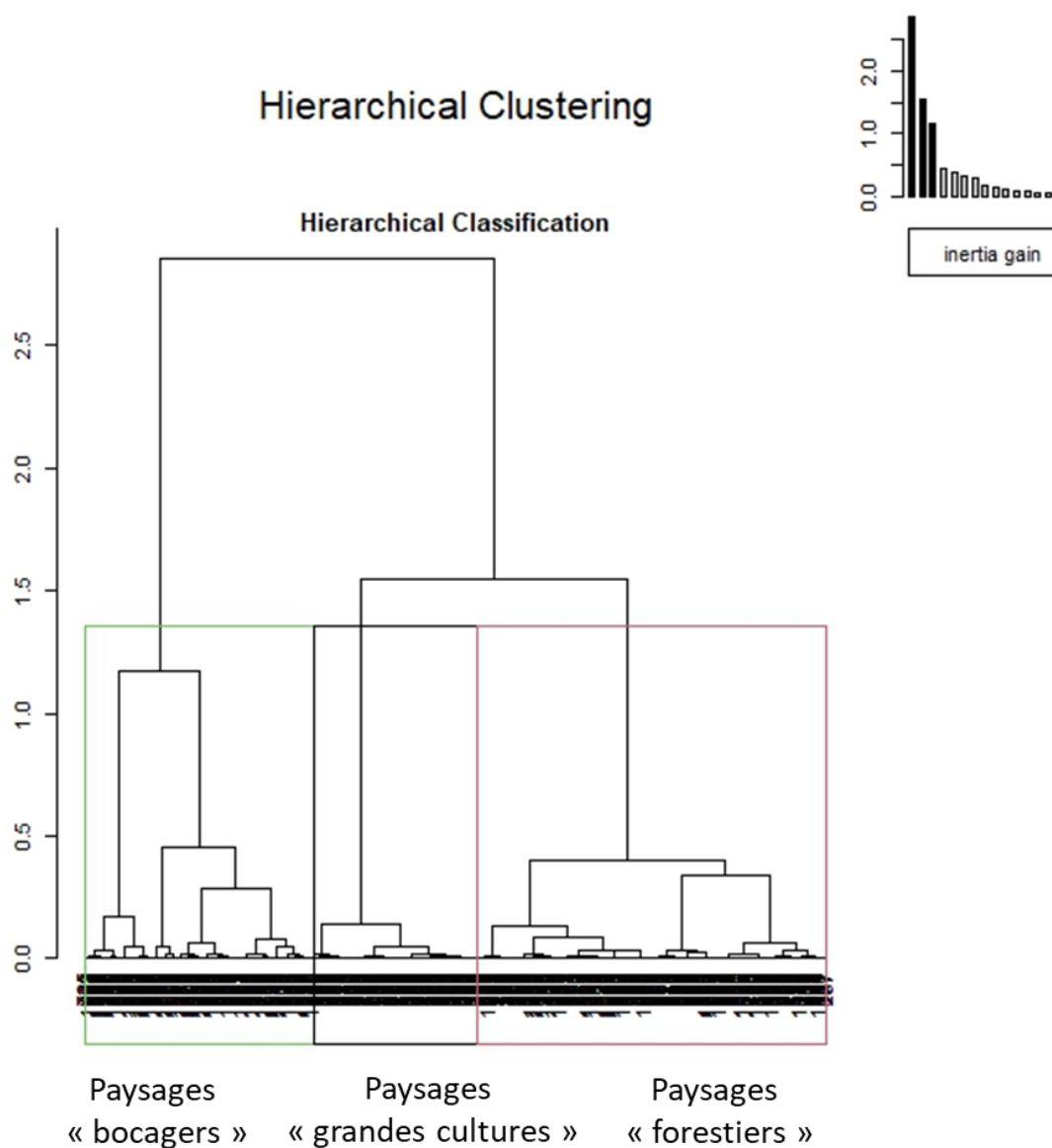
ANNEXE 19. : Comparaison des modèles nuls avec les différents modèles d'interaction (modèles iii : typologie de haie et une variable paysagère, $r = 1.5$ km) testés pour chaque groupe (SRE, MRE, LRE). Les modèles sont classés par AICc décroissant avec $\Delta AICc$ correspondant à la différence d'AICc entre un modèle et le modèle à la valeur d'AICc la plus faible de sa guild. Les modèles à interaction significative sont indiqués en gras. K : nombre de paramètres fixes du modèle hors intercept (nombre de paramètres aléatoires).

Guilde	Modèle (iii)	K	AIC _c	ΔAIC_c
SRE	Typologie de haies * Surface de cultures	5 (3)	14059.0	0.0
	Typologie de haies * Densité réseau haie	5 (3)	14061.4	2.4
	Typologie de haies * Surface de prairies	5 (3)	14067.1	8.1
	Typologie de haies * Surface en Bio	5 (3)	14070.6	11.6
	Modèle nul	(3)	14075.1	16.1
MRE	Typologie de haies * Densité réseau haie	5 (3)	22998.5	0.0
	Typologie de haies * Surface de cultures	5 (3)	22999.7	1.2
	Typologie de haies * Surface en Bio	5 (3)	23001.3	2.8
	Typologie de haies * Surface de prairies	5 (3)	23001.5	3
	Modèle nul	(3)	23023.6	25.1
LRE	Typologie de haies * Surface de prairies	5 (3)	11673.2	0.0
	Typologie de haies * Surface de cultures	5 (3)	11674.6	1.4
	Typologie de haies * Densité réseau haie	5 (3)	11680.5	7.3
	Modèle nul	(3)	11680.7	7.5
	Typologie de haies * Surface en Bio	5 (3)	11683.5	10.3

ANNEXE 20. Coefficients des paramètres des quatre modèles d'interaction iii ([Activité] ~ typologie de haie * une variable paysagère + effets aléatoires) pour les guildes SRE, MRE et LRE. La variable paysagère incluse dans l'interaction est la surface de prairies (A), la surface en Bio (B), la densité du réseau de haie (C) et la surface de cultures (D). Les intervalles de confiances à 95% sont représentés par des barres horizontales dont la couleur indique la guilda qui leur est associée (vert = SRE ; bleu = MRE ; rouge = LRE). Le niveau de significativité est représenté par '****' < 0.001 ; '***' < 0.01 ; '**' < 0.05 ; '*' < 0.1 ; '.' > 0.1.



ANNEXE 21. Dendrogramme d'inertie obtenu par classification ascendante hiérarchique (méthode de Ward) avec la fonction *hclust* (package *stats*, R) à partir des résultats de l'analyse en composantes principales utilisée pour la typologie de paysages.



ANNEXE 22. Distribution des variables locales de haie (vert) et paysagères (rouge) au sein de l'échantillon composé de 448 haies (en proportion %).



BIBLIOGRAPHIE

Afac-Agroforesteries [WWW Document], 2019. . Afac-Agroforesteries - Le réseau des professionnels de l'arbre hors-forêt. URL <https://afac-agroforesteries.fr/typologie-nationale-des-haies/> (accessed 4.2.24).

Allaby, M., 2020. A Dictionary of Zoology, 5th ed. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acref/9780198845089.001.0001>

Allaby, M., 2010. A Dictionary of Ecology. OUP Oxford.

Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ* 74, 19–31.

Anderson, D.R., Burnham, K.P., 2002. Avoiding Pitfalls When Using Information-Theoretic Methods. *The Journal of Wildlife Management* 66, 912–918. <https://doi.org/10.2307/3803155>

Arthur, L., Lemaire, M., 2021. Les chauves-souris de France, Luxembourg et Suisse.

Arthur, L., Lemaire, M., Dufrêne, L., Viol, I.L., Julien, J.F., Kerbiriou, C., 2014. Understanding bat-habitat associations and the effects of monitoring on long-term roost success using a volunteer dataset. *Acta Chiropterologica* 16, 397–411. <https://doi.org/10.3161/150811014X687350>

Article 4 - Arrêté du 24 avril 2015 relatif aux règles de bonnes conditions agricoles et environnementales (BCAE) - Légifrance [WWW Document], n.d. URL https://www.legifrance.gouv.fr/loda/article_lc/LEGIARTI000036830364 (accessed 6.2.24).

Article R371-19 - Code de l'environnement - Légifrance [WWW Document], n.d. URL https://www.legifrance.gouv.fr/codes/article_lc/LEGIARTI000026866773 (accessed 3.5.24).

Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agric. Ecosyst. Environ* 108, 205–217.

Baerwald, E.F., D'Amours, G.H., Klug, B.J., Barclay, R.M.R., 2008. Barotrauma is a significant cause of bat fatalities at wind turbines. *Current Biology* 18, R695–R696.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.06.029>

Bailey, K., Mortensen, K., Lafond, G., 1992. Effects of tillage systems and crop rotations on root and foliar diseases of wheat, flax, and peas in Saskatchewan. *Canadian Journal of Plant Science* 72, 583–591.

Balčiauskas, L., Balčiauskienė, L., 2022. Small Mammal Diversity Changes in a Baltic Country, 1975–2021: A Review. *Life* 12, 1887. <https://doi.org/10.3390/life12111887>

Barataud, M., 2015. Acoustic ecology of European bats. Species identification and studies of their habitats and foraging behaviour. Biotope Editions, Mèze.

Barataud, M., Tupinier, Y., 2012. Écologie acoustique des chiroptères d'Europe: identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Biotope Mèze.

- Barré, K., Le Viol, I., Bas, Y., Julliard, R., Kerbiriou, C., 2018. Estimating habitat loss due to wind turbine avoidance by bats: Implications for European siting guidance. *Biological Conservation* 226, 205–214. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.011>
- Barré, K., Le Viol, I., Julliard, R., Pauwels, J., Newson, S.E., Julien, J.-F., Claireau, F., Kerbiriou, C., Bas, Y., 2019. Accounting for automated identification errors in acoustic surveys. *Methods in Ecology and Evolution* 10, 1171–1188. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13198>
- Barton, K., 2015. Package ‘mumin.’ Version 1, 439.
- Bas, Y., Bas, D., Julien, J.-F., 2017. Tadarida: A Toolbox for Animal Detection on Acoustic Recordings. *Journal of Open Research Software* 5, 6–6. <https://doi.org/10.5334/jors.154>
- Bas, Y., Kerbiriou, C., Roemer, C., Julien, J., 2020. Bat reference scale of activity levels (Version 2020-04-10). Muséum national d'Histoire naturelle.
- Baudron, F., Giller, K.E., 2014. Agriculture and nature: Trouble and strife? *Biological Conservation* 170, 232–245. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.009>
- Baudry, J., Bunce, R.G.H., Burel, F., 2000. Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60, 7–22. <https://doi.org/10.1006/jema.2000.0358>
- Baudry, J., Burel, F., 1984. Landscape project: remembrement: landscape consolidation in France. *Landscape Planning* 11, 235–241.
- Baudry, Jacques, Burel, F., Thenail, C., Le Cœur, D., 2000. A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological patterns in Brittany, France. *Landscape and urban planning* 50, 119–128.
- Baudry, J., Jouin, A., 2003. De la haie aux bocages. Organisation, dynamique et gestion. Editions Quae.
- Baudry, J., Papy, F., 2001. The role of landscape heterogeneity in the sustainability of cropping systems. Presented at the Crop science: progress and prospects. Papers presented at the Third International Crop Science Congress, Hamburg, Germany, 17-22 August 2000, Cabi Publishing Wallingford UK, pp. 243–259.
- Beilke, E.A., O’Keefe, J.M., 2023. Bats reduce insect density and defoliation in temperate forests: An exclusion experiment. *Ecology* 104, e3903. <https://doi.org/10.1002/ecy.3903>
- Bellamy, P., Hinsley, S., 2005. The role of hedgerows in linking woodland birds populations. Presented at the Planning, people and practice: the landscape ecology of sustainable landscapes. Proceedings of the 13th Annual IALE (UK) Conference held at the University of Northampton, 2005, International Association for Landscape Ecology (IALE (UK)), pp. 99–106.
- Bending the curve of biodiversity loss, 2020. , Living planet report. WWF, Gland.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?
- Benzing-Purdie, L., Andrews, G., Coote, D., Grover, R., 1991. Agriculture: searching for a sustainable system, in: State of the Environment. Environment Canada Ottawa, pp. 1–29.

- Bergès, L., Roche, P., Avon, C., 2010. Corridors écologiques et conservation de la biodiversité, intérêts et limites pour la mise en place de la Trame verte et bleue. *Sciences Eaux & Territoires* 34–39. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2010.3.08>
- Bezombes, L., Regnery, B., 2020. Séquence Éviter-Réduire-Compenser : des enjeux écologiques aux considérations pratiques pour atteindre l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité. *Sciences Eaux & Territoires* 4–9. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2020.1.02>
- Biffi, S., Chapman, P.J., Engler, J.O., Kunin, W.E., Ziv, G., 2024. Using automated passive acoustic monitoring to measure changes in bird and bat vocal activity around hedgerows of different ages. *Biological Conservation* 296, 110722. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110722>
- Biffi, S., Chapman, P.J., Grayson, R.P., Ziv, G., 2023. Planting hedgerows: Biomass carbon sequestration and contribution towards net-zero targets. *Science of The Total Environment* 892, 164482. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164482>
- Bigard, C., Regnery, B., Pioch, S., Thompson, J.D., 2020. De la théorie à la pratique de la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) : éviter ou légitimer la perte de biodiversité ? Développement durable et territoires. *Économie, géographie, politique, droit, sociologie*. <https://doi.org/10.4000/developpementdurable.17488>
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied ecology* 45, 141–150.
- Blary, C., Kerbiriou, C., Le Viol, I., Barré, K., 2021. Assessing the importance of field margins for bat species and communities in intensive agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 319, 107494. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107494>
- Blaxter, S.K.L., Robertson, N.F., 1995. *From Dearth to Plenty: The Modern Revolution in Food Production*. Cambridge University Press.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., Tschardtke, T., 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 146, 34–43.
- Boinot, S., Alignier, A., Pétilion, J., Ridel, A., Aviron, S., 2023. Hedgerows are more multifunctional in preserved bocage landscapes. *Ecological Indicators* 154, 110689. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110689>
- Boldogh, S., Dobrosi, D., Samu, P., 2007. The effects of the illumination of buildings on house-dwelling bats and its conservation consequences. *Acta Chiropterologica* 9, 527–534. <https://doi.org/10.3161/150811007783528158>
- Bolker, B., 2019. Getting started with the glmmTMB package. *Cran. R-project vignette* 9.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.-S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Boughey, K.L., Lake, I.R., Haysom, K.A., Dolman, P.M., 2011a. Improving the biodiversity benefits of hedgerows: How physical characteristics and the proximity of foraging habitat affect the use of linear features by bats. *Biological Conservation* 144, 1790–1798. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.017>

- Boughey, K.L., Lake, I.R., Haysom, K.A., Dolman, P.M., 2011b. Improving the biodiversity benefits of hedgerows: How physical characteristics and the proximity of foraging habitat affect the use of linear features by bats. *Biological Conservation* 144, 1790–1798. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.017>
- Boyles, J.G., Cryan, P.M., McCracken, G.F., Kunz, T.H., 2011. Economic importance of bats in agriculture. *Science* 332, 41–42.
- Bragdon, S., Garforth, K., Haapala, J.E., 2012. Safeguarding biodiversity: the convention on biological diversity (CBD), in: *The Future Control of Food*. Routledge, pp. 82–114.
- Briers, R.A., 2002. Incorporating connectivity into reserve selection procedures. *Biological Conservation* 103, 77–83. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00123-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00123-9)
- Britzke, E.R., Gillam, E.H., Murray, K.L., 2013. Current state of understanding of ultrasonic detectors for the study of bat ecology. *Acta Theriol* 58, 109–117. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0131-3>
- Brudvig, L.A., Damschen, E.I., Tewksbury, J.J., Haddad, N.M., Levey, D.J., 2009. Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 9328–9332.
- Brussaard, L., Caron, P., Campbell, B., Lipper, L., Mainka, S., Rabbinge, R., Babin, D., Pulleman, M., 2010. Reconciling biodiversity conservation and food security: scientific challenges for a new agriculture. *Current opinion in Environmental sustainability* 2, 34–42.
- Buckley, D.J., Lundy, M.G., Boston, E.S.M., Scott, D.D., Gager, Y., Prodöhl, P., Marnell, F., Montgomery, W.I., Teeling, E.C., 2013. The spatial ecology of the whiskered bat (*Myotis mystacinus*) at the western extreme of its range provides evidence of regional adaptation. *Mammalian Biology* 78, 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.06.007>
- Burel, F., 1996. Hedgerows and their role in agricultural landscapes. *Critical reviews in plant sciences* 15, 169–190.
- Burel, F., 1992. Effect of landscape structure and dynamics on species diversity in hedgerow networks. *Landscape Ecology* 6, 161–174.
- Burel, F., 1989. Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology* 2, 215–226.
- Burel, F., Baudry, J., 1995. Social, aesthetic and ecological aspects of hedgerows in rural landscapes as a framework for greenways. *Landscape and Urban Planning, Greenways* 33, 327–340. [https://doi.org/10.1016/0169-2046\(94\)02026-C](https://doi.org/10.1016/0169-2046(94)02026-C)
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta oecologica* 19, 47–60.
- Burgin, C.J., Colella, J.P., Kahn, P.L., Upham, N.S., 2018. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99, 1–14. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (Eds.), 2004. *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/b97636>

- Burnham, K.P., Anderson, D.R., Huyvaert, K.P., 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol* 65, 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Burns, F., Eaton, M.A., Barlow, K.E., Beckmann, B.C., Brereton, T., Brooks, D.R., Brown, P.M., Al Fulaij, N., Gent, T., Henderson, I., 2016. Agricultural management and climatic change are the major drivers of biodiversity change in the UK. *PLoS One* 11, e0151595.
- Carey, P.D., Wallis, S., Chamberlain, P.M., Cooper, A., Emmett, B.A., Maskell, L.C., McCann, T., Murphy, J., Norton, L.R., Reynolds, B., 2007. Boundary and linear features. *Countrys Surv UK Results from*.
- Carrasco, L., Norton, L., Henrys, P., Siriwardena, G.M., Rhodes, C.J., Rowland, C., Morton, D., 2018. Habitat diversity and structure regulate British bird richness: Implications of non-linear relationships for conservation. *Biological Conservation* 226, 256–263.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Soberón, J., Salazar, I., Fay, J.P., 2005. Global Mammal Conservation: What Must We Manage? *Science* 309, 603–607. <https://doi.org/10.1126/science.1114015>
- Chamberlain, D.E., Fuller, R., J., Bunce, R., GH, Duckworth, J., Shrubbs, M., 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of applied ecology* 37, 771–788.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology letters* 14, 922–932.
- Charrier, S., Petit, S., Burel, F., 1997. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio-tracing study. *Agric. Ecosyst. Environ* 61, 133–144.
- Concepción, E.D., Fernández-González, F., Díaz, M., 2012. Plant diversity partitioning in Mediterranean croplands: effects of farming intensity, field edge, and landscape context. *Ecological Applications* 22, 972–981.
- Coulthard, E., McCollin, D., Littlemore, J., 2016. The use of hedgerows as flight paths by moths in intensive farmland landscapes. *J Insect Conserv* 20, 345–350. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9864-z>
- Couturier, C., Charru, M., Doublet, S., Pointereau, P., 2016. Le scénario Afterres 2050. Solagro www.afterres2050.solagro.org.
- Daily, G.C., 1997. Introduction: what are ecosystem services. *Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems* 1.
- Dainese, M., Luna, D.I., Sitzia, T., Marini, L., 2015. Testing scale-dependent effects of seminatural habitats on farmland biodiversity. *Ecological Applications* 25, 1681–1690. <https://doi.org/10.1890/14-1321.1>
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., Marini, L., 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 54, 380–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12747>
- Davic, R.D., 2003. Linking Keystone Species and Functional Groups: A New Operational Definition of the Keystone Species Concept. *Conservation Ecology* 7.

- Davies, Z.G., Pullin, A.S., 2007. Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach. *Landscape Ecol* 22, 333–351. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9064-4>
- DEFRA, 2007. Hedgerow survey handbook. A standard procedure for local surveys in the UK.
- Demeneix, B.A., 2020. How fossil fuel-derived pesticides and plastics harm health, biodiversity, and the climate. *The Lancet Diabetes & Endocrinology* 8, 462–464.
- Denzinger, A., Schnitzler, H.-U., 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Front. Physiol.* 4. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00164>
- Dictionary, M.-W., 2013. Encyclopedia Britannica.
- Dietz, M., Pir, J.B., Hillen, J., 2013. Does the survival of greater horseshoe bats and Geoffroy's bats in Western Europe depend on traditional cultural landscapes? *Biodivers Conserv* 22, 3007–3025. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0567-4>
- Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages, n.d.
- Dokhelar, T., Keller, A., Matutini, F., Morin, S., Didier, S., Besnard, A., 2023. Etude des peuplements avifaunistiques d'espèces protégées des haies de la région Grand Est.
- Donald, P.F., Green, R., Heath, M., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268, 25–29.
- Donger, S., 2012. Impact des pratiques agricoles sur la sélection alimentaire du Grand Rhinolophe. CPIE Sèvre et Bocage.
- Douglas, P., Robertson, S., Gay, R., Hansell, A.L., Gant, T.W., 2018. A systematic review of the public health risks of bioaerosols from intensive farming. *International journal of hygiene and environmental health* 221, 134–173.
- Dover, J., Sparks, T., Clarke, S., Gobbett, K., Glossop, S., 2000. Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, ecosystems & environment* 80, 227–242.
- Dover, J.W., 2019. The ecology of butterflies and moths in hedgerows and field margins. *The ecology of hedgerows and field margins* 186–209.
- Dubos, N., Kerbiriou, C., Julien, J.-F., Barbaro, L., Barré, K., Claireau, F., Froidevaux, J., Le Viol, I., Lorrillière, R., Roemer, C., Verfaillie, F., Bas, Y., 2021. Going beyond species richness and abundance: robustness of community specialisation measures in short acoustic surveys. *Biodivers Conserv* 30, 343–363. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02092-5>
- Dudley, N., Alexander, S., 2017. Agriculture and biodiversity: a review. *Biodiversity* 18, 45–49.
- Duflot, R., 2013. Hétérogénéité fonctionnelle et biodiversité: quel est le rôle des interfaces ou lisières dans les paysages agricoles?
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169–175.

- Emmerson, M., Morales, M.B., Oñate, J.J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tscharntke, T., Weisser, W., Clement, L., Bengtsson, J., 2016. Chapter Two - How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services, in: Dumbrell, A.J., Kordas, R.L., Woodward, G. (Eds.), *Advances in Ecological Research, Large-Scale Ecology: Model Systems to Global Perspectives*. Academic Press, pp. 43–97. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.08.005>
- Enri, S.R., Probo, M., Farruggia, A., Lanore, L., Blanchetete, A., Dumont, B., 2017. A biodiversity-friendly rotational grazing system enhancing flower-visiting insect assemblages while maintaining animal and grassland productivity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 241, 1–10.
- Erickson, P., Klein, J.L., Daston, L., Rebecca, P., Sturm, T., Gordin, M.D., 2013. Saving the Planet from Nuclear Weapons and the Human Mind, in: Erickson, P., Klein, J.L., Daston, L., Lemov, R., Sturm, T., Gordin, M.D. (Eds.), *How Reason Almost Lost Its Mind: The Strange Career of Cold War Rationality*. University of Chicago Press, p. 0. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226046778.003.0004>
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103, 237–245. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00135-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00135-5)
- Ethier, K., Fahrig, L., 2011. Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landscape Ecology* 26, 865–876.
- Eurostat, 2015. Farm structure statistics [WWW Document]. URL https://ec.europa.eu/eurostat/statistics-explained/index.php?title=Farm_structure_statistics (accessed 2.28.24).
- Évolution des populations de chauves-souris [WWW Document], 2022. . naturefrance. URL <http://naturefrance.fr/indicateurs/evolution-des-populations-de-chauves-souris> (accessed 6.5.24).
- Fahrig, Lenore, 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst* 34, 487–515.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes.
- Fahrig, L., Merriam, G., 1985. Habitat patch connectivity and population survival: Ecological archives e066-008. *Ecology* 66, 1762–1768.
- FAO, 2011. Agricultural area [WWW Document]. Food and Agriculture Organization of the United Nations. URL <http://www.fao.org/sustainability/news/detail/en/c/1274219/> (accessed 2.28.24).
- FERA [WWW Document], 2009. . Food and Environment Research Agency UK (Fera), Pesticide Usage Statistics: Tables. URL <http://pusstats.csl.gov.uk/index.cfm>
- Fleishman, E., Blair, R.B., Murphy, D.D., 2001. Empirical Validation of a Method for Umbrella Species Selection. *Ecological Applications* 11, 1489–1501. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[1489:EVOAMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[1489:EVOAMF]2.0.CO;2)
- Flowerdew, J., 1997. Mammal biodiversity in agricultural habitats. Presented at the Biodiversity and conservation in agriculture: proceedings of an international symposium organised by the British Crop

Protection Council and held at the Stakis Brighton Metropole Hotel, UK, on 17 November 1997, Farnham: British Crop Protection Council, c1997.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570–574.

Foxley, T., Lintott, P., Stone, E., 2023. What drives bat activity at field boundaries? *Journal of Environmental Management* 329, 117029. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.117029>

Fraterrigo, J.M., Pearson, S.M., Turner, M.G., 2009. Joint effects of habitat configuration and temporal stochasticity on population dynamics. *Landscape Ecol* 24, 863–877.

Frey-Ehrenbold, A., Bontadina, F., Arlettaz, R., Obrist, M.K., 2013. Landscape connectivity, habitat structure and activity of bat guilds in farmland-dominated matrices. *Journal of Applied Ecology* 50, 252–261. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12034>

Frick, W.F., Kingston, T., Flanders, J., 2020. A review of the major threats and challenges to global bat conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1469, 5–25. <https://doi.org/10.1111/nyas.14045>

Froidevaux, J.S.P., Barbaro, L., Vinet, O., Larrieu, L., Bas, Y., Molina, J., Calatayud, F., Brin, A., 2021. Bat responses to changes in forest composition and prey abundance depend on landscape matrix and stand structure. *Sci Rep* 11, 10586. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89660-z>

Froidevaux, J.S.P., Boughey, K.L., Barlow, K.E., Jones, G., 2017a. Factors driving population recovery of the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) in the UK: implications for conservation. *Biodivers Conserv* 26, 1601–1621. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1320-1>

Froidevaux, J.S.P., Boughey, K.L., Barlow, K.E., Jones, G., 2017b. Factors driving population recovery of the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) in the UK: implications for conservation. *Biodivers Conserv* 26, 1601–1621. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1320-1>

Froidevaux, J.S.P., Boughey, K.L., Hawkins, C.L., Broyles, M., Jones, G., 2019. Managing hedgerows for nocturnal wildlife: Do bats and their insect prey benefit from targeted agri-environment schemes? *Journal of Applied Ecology* 56, 1610–1623. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13412>

Froidevaux, J.S.P., Jones, G., Kerbiriou, C., Park, K.J., 2023. Acoustic activity of bats at power lines correlates with relative humidity: a potential role for corona discharges. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 290, 20222510. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2510>

Froidevaux, J.S.P., Laforge, A., Larrieu, L., Barbaro, L., Park, K., Fialas, P.C., Jones, G., 2022. Tree size, microhabitat diversity and landscape structure determine the value of isolated trees for bats in farmland. *Biological Conservation* 267, 109476. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109476>

Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Cavin, L., Wallace, J.M., Park, K.J., 2013. Fragmented woodlands in agricultural landscapes: The influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 172, 6–15. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.019>

Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Park, K.J., 2011. Pipistrelle bats and their prey do not benefit from four widely applied agri-environment management prescriptions. *Biological Conservation* 144, 2233–2246. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.05.015>

Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., 2015. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications* 6, 8568.

Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 247, 363–370. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.048>

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharrntke, T., Winqvist, C., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11, 97–105.

Gelling, M., Macdonald, D.W., Mathews, F., 2007. Are hedgerows the route to increased farmland small mammal density? Use of hedgerows in British pastoral habitats. *Landscape Ecol* 22, 1019–1032. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9088-4>

Gibbs, K.E., Mackey, R.L., Currie, D.J., 2009. Human land use, agriculture, pesticides and losses of imperiled species. *Diversity and Distributions* 15, 242–253.

Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O., Raine, N.E., 2012. Combined pesticide exposure severely affects individual-and colony-level traits in bees. *Nature* 491, 105–108.

Girard-Claudon, J., 2010. Évolutions récentes des populations de chiroptères en région Rhône-Alpes : essai de synthèse. *Publications de la Société Linnéenne de Lyon* 2, 43–51. <https://doi.org/10.3406/linly.2010.13746>

Gonsalves, L., Bicknell, B., Law, B., Webb, C., Monamy, V., 2013. Mosquito Consumption by Insectivorous Bats: Does Size Matter? *PLOS ONE* 8, e77183. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077183>

Gorresen, P.M., Willig, M.R., 2004. Landscape Responses of Bats to Habitat Fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85, 688–697. <https://doi.org/10.1644/BWG-125>

Grabovska, T., Lavrov, V., Rozputnii, O., Grabovskyi, M., Mazur, T., Polishchuk, Z., Prisjajhnjuk, N., Bogatyr, L., 2020. Effect of organic farming on insect diversity. *Ukrainian Journal of Ecology* 10, 96–101.

Graham, L., Gaulton, R., Gerard, F., Staley, J.T., 2018. The influence of hedgerow structural condition on wildlife habitat provision in farmed landscapes. *Biological Conservation* 220, 122–131. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.017>

Grüebler, M.U., Morand, M., Naef-Daenzer, B., 2008. A predictive model of the density of airborne insects in agricultural environments. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123, 75–80. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.05.001>

Hallmann, C.A., Foppen, R.P., Van Turnhout, C.A., De Kroon, H., Jongejans, E., 2014. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* 511, 341–343.

Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., Goulson, D., Kroon, H. de, 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>

- Harrison, P., FAO (Eds.), 2002. World agriculture: towards 2015/2030 ; summary report. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Hartig, F., Hartig, M.F., 2017. Package 'dharma.' R package.
- Heady, H.F., 1975. Range management. MacGraw-Hill. New York.
- Hein, C.D., Castleberry, S.B., Miller, K.V., 2009. Site-occupancy of bats in relation to forested corridors. *Forest Ecology and Management* 257, 1200–1207.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.054>
- Heller, N.E., Zavaleta, E.S., 2009. Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation* 142, 14–32.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.006>
- Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *Journal of Environmental Management* 60, 33–49. <https://doi.org/10.1006/jema.2000.0360>
- Holden, J., Grayson, R.P., Berdeni, D., Bird, S., Chapman, P.J., Edmondson, J.L., Firbank, L.G., Helgason, T., Hodson, M.E., Hunt, S.F.P., Jones, D.T., Lappage, M.G., Marshall-Harries, E., Nelson, M., Prendergast-Miller, M., Shaw, H., Wade, R.N., Leake, J.R., 2019. The role of hedgerows in soil functioning within agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 273, 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.027>
- Huang, J., Tichit, M., Poulot, M., Darly, S., Li, S., Petit, C., Aubry, C., 2015. Comparative review of multifunctionality and ecosystem services in sustainable agriculture. *Journal of environmental management* 149, 138–147.
- Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., Husson, M.F., 2016. Package 'factominer.' An R package 96, 698.
- Inger, R., Gregory, R., Duffy, J.P., Stott, I., Voříšek, P., Gaston, K.J., 2015. Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. *Ecology Letters* 18, 28–36.
<https://doi.org/10.1111/ele.12387>
- Isenring, R., 2010. Pesticides and the loss of biodiversity. Pesticide Action Network Europe, London 26.
- Jensen, M.E., Moss, C.F., Surlykke, A., 2005. Echolocating bats can use acoustic landmarks for spatial orientation. *Journal of Experimental Biology* 208, 4399–4410. <https://doi.org/10.1242/jeb.01901>
- Jones, G., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., Racey, P.A., 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 8, 93–115. <https://doi.org/10.3354/esr00182>
- Jones, G., Teeling, E.C., 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 149–156. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.01.001>
- Jonsen, I.D., Fahrig, L., 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecol* 12, 187–195.
- Kalka, M.B., Smith, A.R., Kalko, E.K.V., 2008. Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest. *Science* 320, 71–71. <https://doi.org/10.1126/science.1153352>
- Kassambara, A., Mundt, F., 2017. Package 'factoextra.' Extract and visualize the results of multivariate data analyses 76.

- Keating, M., 1989. Who will save the rest. *Wetlands: Inertia or Momentum* 1–4.
- Kerbiriou, C., Azam, C., Touroult, J., Marmet, J., Julien, J.-F., Pellissier, V., 2018. Common bats are more abundant within Natura 2000 areas. *Biological Conservation* 217, 66–74. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.029>
- Kerbiriou, C., Bas, Y., Le Viol, I., Lorrilliere, R., Mougnot, J., Julien, J.-F., 2019. Bat Pass Duration Measurement: An Indirect Measure of Distance of Detection. *Diversity* 11, 47. <https://doi.org/10.3390/d11030047>
- Kerbiriou, C., Julien, J.-F., Arthur, L., Depraetere, M., Lemaire, M., Le Viol, I., Lorrilliere, R., Maratrat, J., Marmet, J., Pellissier, V., 2014. Suivi national des chauves-souris communes et retombées locales. *Symbioses* 57–62.
- Kerbiriou, C., Julien, J.-F., Bas, Y., Dufrêne, L., Arthur, L., Lemaire, M., Lorrilliere, R., Marmet, J., 2010. Le suivi national des chauves-souris communes, un suivi de population ? *Symbiose* 28.
- Khan, M.A.H., Bonifacio, S., Clowes, J., Foulds, A., Holland, R., Matthews, J.C., Percival, C.J., Shallcross, D.E., 2021. Investigation of Biofuel as a Potential Renewable Energy Source. *Atmosphere* 12, 1289. <https://doi.org/10.3390/atmos12101289>
- Kharinov, M., 2012. Reclassification formula that provides to surpass K-means method. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1209.6204>
- Khoury, C.K., Brush, S., Costich, D.E., Curry, H.A., De Haan, S., Engels, J.M., Guarino, L., Hoban, S., Mercer, K.L., Miller, A.J., 2022. Crop genetic erosion: understanding and responding to loss of crop diversity. *New Phytologist* 233, 84–118.
- Kindlmann, P., Burel, F., 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecol* 23, 879–890. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9245-4>
- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H.G., Tcharntke, T., 2011. Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in ecology & evolution* 26, 474–481.
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tcharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences* 274, 303–313.
- Kratschmer, S., Hauer, J., Zaller, J.G., Dürr, A., Weninger, T., 2024. Hedgerow structural diversity is key to promoting biodiversity and ecosystem services: A systematic review of Central European studies. *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2024.04.010>
- Krausman, P.R., Morrison, M.L., 2016. Another plea for standard terminology. *The Journal of Wildlife Management* 80, 1143–1144. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21121>
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M., 1999. The second Silent Spring? *Nature* 400, 611–612. <https://doi.org/10.1038/23127>
- Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P., Thorp, R.W., 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecol. Lett* 7, 1109–1119.
- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W., 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 16812–16816.

- Kruess, A., Tschardtke, T., 2002. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* 16, 1570–1580.
- Krupke, C.H., Hunt, G.J., Eitzer, B.D., Andino, G., Given, K., 2012. Multiple routes of pesticide exposure for honey bees living near agricultural fields. *PLoS one* 7, e29268.
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobo, T., Fleming, T.H., 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223, 1–38.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Lacoeuilhe, A., Machon, N., Julien, J.-F., Kerbiriou, C., 2018a. The Relative Effects of Local and Landscape Characteristics of Hedgerows on Bats. *Diversity* 10, 72.
<https://doi.org/10.3390/d10030072>
- Lacoeuilhe, A., Machon, N., Julien, J.-F., Kerbiriou, C., 2018b. The Relative Effects of Local and Landscape Characteristics of Hedgerows on Bats. *Diversity* 10, 72.
<https://doi.org/10.3390/d10030072>
- Lacoeuilhe, A., Machon, N., Julien, J.-F., Kerbiriou, C., 2016. Effects of hedgerows on bats and bush crickets at different spatial scales. *Acta Oecologica* 71, 61–72.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.01.009>
- Lacoste, M., Viaud, V., Michot, D., Walter, C., 2015. Landscape-scale modelling of erosion processes and soil carbon dynamics under land-use and climate change in agroecosystems. *European Journal of Soil Science* 66, 780–791. <https://doi.org/10.1111/ejss.12267>
- Lagunas-Rangel, F.A., 2020. Why do bats live so long?-Possible molecular mechanisms. *Biogerontology* 21, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10522-019-09840-3>
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology* 45, 175–201.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Leonard, P., Cobham, R., 1977. The farming landscapes of England and Wales: A changing scene. *Landscape planning* 4, 205–236.
- Leroux, C., Kerbiriou, C., Le Viol, I., Valet, N., Barré, K., 2022. Distance to hedgerows drives local repulsion and attraction of wind turbines on bats: Implications for spatial siting. *Journal of Applied Ecology* 59, 2142–2153. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14227>
- Les chauves-souris, précieuses auxiliaires des cultures | Anjou agricole [WWW Document], 2024. URL <https://www.anjou-agricole.com/les-chauves-souris-precieuses-auxiliaires-des-cultures> (accessed 6.7.24).
- Lewis, T., 1969. The Distribution of Flying Insects Near a Low Hedgerow. *Journal of Applied Ecology* 6, 443–452. <https://doi.org/10.2307/2401510>
- Lewis, T., 1967. The horizontal and vertical distribution of flying insects near artificial windbreaks. *Annals of Applied Biology* 60, 23–31. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1967.tb05918.x>
- Limpens, H., Kapteyn, K., 1991. Bats, their behaviour and linear landscape elements. *Myotis* 29, 63–71.
- Litza, K., Diekmann, M., 2020. The effect of hedgerow density on habitat quality distorts species-area relationships and the analysis of extinction debts in hedgerows. *Landscape ecology* 35, 1187–1198.

Loi n° 76-629 du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature - Légifrance [WWW Document], n.d. URL <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/LEGITEXT000006068553> (accessed 9.2.24).

Lookingbill, T.R., Elmore, A.J., Engelhardt, K.A.M., Churchill, J.B., Edward Gates, J., Johnson, J.B., 2010. Influence of wetland networks on bat activity in mixed-use landscapes. *Biological Conservation* 143, 974–983. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.01.011>

Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience* 56, 311–323. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[311:TEVOES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2)

Lüdecke, D., 2018. ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models. *JOSS* 3, 772. <https://doi.org/10.21105/joss.00772>

Lüdecke, D., Ben-Shachar, M.S., Patil, I., Waggoner, P., Makowski, D., 2021. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software* 6, 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>

Madsen, M., Nielsen, B.O., Holter, P., Pedersen, O., Jespersen, J.B., Jensen, K.-M.V., Nansen, P., Gronvold, J., 1990. Treating cattle with Ivermectin: effects on the fauna and decomposition of dung pats. *Journal of applied ecology* 1–15.

Matutini, F., Pinaud, D., Leuchtman, M., 2022. Chiroptères. Le bocage, un paysage d'intérêt pour les chiroptères. *Le Courrier de la Nature* 41–45.

Maudsley, M., West, T., Rowcliffe, H., Marshall, E., 2000. The impacts of hedge management on wildlife: preliminary results for plants and insects. *Aspects of Applied Biology* 389–396.

Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., Watson, J.E., 2016. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536, 143–145.

Mayer, S., Wiesmeier, M., Sakamoto, E., Hübner, R., Cardinael, R., Kühnel, A., Kögel-Knabner, I., 2022. Soil organic carbon sequestration in temperate agroforestry systems—A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 323, 107689.

McHugh, N.M., Bown, B.L., Hemsley, J.A., Holland, J.M., 2019. Relationships between agri-environment scheme habitat characteristics and insectivorous bats on arable farmland. *Basic and Applied Ecology* 40, 55–66. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.09.002>

Meeus, J., vd Ploeg, J., Wijermans, M., 1988. Changing Agricultural Landscapes in Europe?: Continuity, Deterioration Or Rupture?: IFLA Conference, The European Landscape: 'Changing Agriculture, Changing Landscapes', Rotterdam, 1988. Foundation" The European Landscape".

Meeus, J.H.A., 1993. The transformation of agricultural landscapes in Western Europe. *Science of The Total Environment* 129, 171–190. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(93\)90169-7](https://doi.org/10.1016/0048-9697(93)90169-7)

Merckx, T., Feber, R.E., Mclaughlan, C., Bourn, N.A.D., Parsons, M.S., Townsend, M.C., Riordan, P., Macdonald, D.W., 2010. Shelter benefits less mobile moth species: The field-scale effect of hedgerow trees. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 138, 147–151. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.04.010>

Meurant, M., Gonzalez, A., Doxa, A., Albert, C.H., 2018. Selecting surrogate species for connectivity conservation. *Biological Conservation* 227, 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.028>

Millennium Ecosystem Assessment [WWW Document], 2005. URL <https://www.millenniumassessment.org/en/index.html> (accessed 4.16.24).

Molden, D., Frenken, K., Barker, R., De Fraiture, C., Mati, B., Svendsen, M., Sadoff, C., Finlayson, C.M., Atapattu, S., Giordano, M., 2007. Trends in water and agricultural development. Water for food, water for life: A comprehensive assessment of water management in agriculture 57–89.

Monokrousos, N., Papatheodorou, E., Diamantopoulos, J., Stamou, G., 2006. Soil quality variables in organically and conventionally cultivated field sites. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1282–1289.

Montañez, M.N., Amarillo-Suárez, Á., 2014. Impact of organic crops on the diversity of insects: a review of recent research. *Revista Colombiana de Entomología* 40, 131–142.

Montgomery, I., Caruso, T., Reid, N., 2020. Hedgerows as Ecosystems: Service Delivery, Management, and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 51, 81–102.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012120-100346>

Morandin, L.A., Long, R.F., Kremen, C., 2014. Hedgerows enhance beneficial insects on adjacent tomato fields in an intensive agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 189, 164–170. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.03.030>

Morris, W., 1971. Economics of waste disposal from confined livestock. *Livestock Waste Management and Pollution Abatement Proc* 1971.

Murtagh, F., Legendre, P., 2014. Ward's Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward's Criterion? *J Classif* 31, 274–295. <https://doi.org/10.1007/s00357-014-9161-z>

naturelle, M. national d'Histoire, 2020. Zoom sur les Chauves-souris de France [WWW Document]. URL <https://inpn.mnhn.fr/actualites/lire/11441/zoom-sur-les-chauves-souris-de-france> (accessed 6.5.24).

Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146, 579–600.

Nicholls, B., Racey, P.A., 2012. Electromagnetic Radiation Effect on Foraging Bats, in: *Recent Advances and Issues in Environmental Science*. Apple Academic Press.

Norberg, U.M., Rayner, J.M.V., Lighthill, M.J., 1997. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 316, 335–427.
<https://doi.org/10.1098/rstb.1987.0030>

Obrist, M.K., Boesch, R., Flückiger, P.F., 2004. Variability in echolocation call design of 26 Swiss bat species: consequences, limits and options for automated field identification with a synergetic pattern recognition approach 68, 307–322. <https://doi.org/10.1515/mamm.2004.030>

Öckinger, E., Smith, H.G., 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44, 50–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01250.x>

O'Connor, R., Schrub, M., 1986. *Farming and Birds*. Cambridge University Press, Cambridge.

O'Keefe, J.M., Loeb, S.C., Hill, H.S., Drew Lanham, J., 2014. Quantifying clutter: A comparison of four methods and their relationship to bat detection. *Forest Ecology and Management* 322, 1–9.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.036>

- Olimpi, E.M., Garcia, K., Gonthier, D.J., Kremen, C., Snyder, W.E., Wilson-Rankin, E.E., Karp, D.S., 2022. Semi-natural habitat surrounding farms promotes multifunctionality in avian ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 59, 898–908. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14124>
- Olival, K.J., Hosseini, P.R., Zambrana-Torrel, C., Ross, N., Bogich, T.L., Daszak, P., 2017. Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. *Nature* 546, 646–650. <https://doi.org/10.1038/nature22975>
- Opdam, P., van Apeldoorn, R., Schotman, A., Kalkhoven, J., 1993. Population responses to landscape fragmentation, in: Vos, C.C., Opdam, P. (Eds.), *Landscape Ecology of a Stressed Environment*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 147–171. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2318-1_7
- Outhwaite, C.L., McCann, P., Newbold, T., 2022. Agriculture and climate change are reshaping insect biodiversity worldwide. *Nature* 605, 97–102. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04644-x>
- Pacte en faveur de la haie [WWW Document], n.d. . Ministère de l’Agriculture et de la Souveraineté alimentaire. URL <https://agriculture.gouv.fr/pacte-en-faveur-de-la-haie> (accessed 9.2.24).
- Paine, R. t., 1995. A Conversation on Refining the Concept of Keystone Species. *Conservation Biology* 9, 962–964. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040962.x>
- Panzacchi, M., Linnell, J.D.C., Melis, C., Odden, M., Odden, J., Gorini, L., Andersen, R., 2010. Effect of land-use on small mammal abundance and diversity in a forest–farmland mosaic landscape in south-eastern Norway. *Forest Ecology and Management* 259, 1536–1545. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.030>
- Park, K.J., 2015. Mitigating the impacts of agriculture on biodiversity: bats and their potential role as bioindicators. *Mamm Biol* 80, 191–204. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2014.10.004>
- Pelletier-Guittier, C., Théau, J., Dupras, J., 2020. Use of hedgerows by mammals in an intensive agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 302, 107079. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107079>
- Peter, F., Brucia, L., Carstens, F., Götsche, M., Diekötter, T., 2021. Sown wildflower fields create temporary foraging habitats for bats in agricultural landscapes. *Biological Conservation* 264, 109364. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109364>
- Petit, S., Burel, F., 1998. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 69, 243–252.
- Petit, Y., 2017. La Politique agricole commune (PAC) au cœur de la construction européenne. La documentation française.
- Pimentel, D., Culliney, T.W., Buttler, I.W., Reinemann, D.J., Beckman, K.B., 1989. Low-input sustainable agriculture using ecological management practices. *Agriculture, ecosystems & environment* 27, 3–24.
- Pinaud, D., Claireau, F., Leuchtmann, M., Kerbiriou, C., 2018. Modelling landscape connectivity for greater horseshoe bat using an empirical quantification of resistance. *Journal of Applied Ecology* 55, 2600–2611. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13228>
- Pisani Gareau, T., Shennan, C., 2010. Can Hedgerows Attract Beneficial Insects and Improve Pest Control? A Study of Hedgerows on Central Coast Farms.

Piveteau, V., Falcone, P., Ory, X., De Menthère, C., 2023. La haie, levier de la planification écologique (No. 22114). CGAAER.

Pointereau, P., 2002. Les haies : évolution du linéaire en France depuis quarante ans. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 46, 69–73.

Pointereau, P., Coulon, F., 2006. La haie en France et en Europe : évolution ou régression, au travers des politiques agricoles. , in *Actes du colloque "Premières rencontres nationales de l'arbre et de la haie champêtre."*

Polis, G.A., Power, M.E., Huxel, G.R., 2004. *Food webs at the landscape level*. University of Chicago Press.

Pollard, K.A., Holland, J.M., 2006. Arthropods within the woody element of hedgerows and their distribution pattern. *Agricultural and Forest Entomology* 8, 203–211. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2006.00297.x>

Pope, S.E., Fahrig, L., Merriam, H.G., 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology* 81, 2498–2508.

Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol* 25, 345–353.

Précigout, P.-A., Robert, C., 2022. Effects of hedgerows on the preservation of spontaneous biodiversity and the promotion of biotic regulation services in agriculture: towards a more constructive relationships between agriculture and biodiversity. *Botany Letters* 169, 176–204. <https://doi.org/10.1080/23818107.2022.2053205>

Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., Aviron, S., 2015. Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landscape ecology* 30, 125–140.

Puig-Montserrat, X., Torre, I., López-Baucells, A., Guerrieri, E., Monti, M.M., Ràfols-García, R., Ferrer, X., Gisbert, D., Flaquer, C., 2015. Pest control service provided by bats in Mediterranean rice paddies: linking agroecosystems structure to ecological functions. *Mammalian Biology* 80, 237–245.

Pywell, R., James, K., Herbert, I., Meek, W., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation* 123, 79–90.

Pywell, R.F., Warman, E.A., Sparks, T.H., Greatorex-Davies, J.N., Walker, K.J., Meek, W.R., Carvell, C., Petit, S., Firbank, L.G., 2004. Assessing habitat quality for butterflies on intensively managed arable farmland. *Biological Conservation* 118, 313–325. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.011>

R Core Team, 2024. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.

Ramalho, D.F., Aguiar, L.M.S., 2020. Bats on the road — a review of the impacts of roads and highways on bats. *Acta Chiropterologica* 22, 417–433. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2020.22.2.015>

Ramírez-Francel, L.A., García-Herrera, L.V., Losada-Prado, S., Reinoso-Flórez, G., Sánchez-Hernández, A., Estrada-Villegas, S., Lim, B.K., Guevara, G., 2022. Bats and their vital ecosystem services: a global review. *Integrative Zoology* 17, 2–23. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12552>

Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Tscharntke, T., 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9, 603–614. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x>

Raven, P.H., Wagner, D.L., 2021. Agricultural intensification and climate change are rapidly decreasing insect biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118, e2002548117.

Reason, P.F., Newson, S.E., Jones, K.E., 2016. Recommendations for using automatic bat identification software with full spectrum recordings.

REIF, J., VOŘÍŠEK, P., Š? ASTNÝ, K., BEJČEK, V., PETR, J., 2008. Agricultural intensification and farmland birds: new insights from a central European country. *Ibis* 150, 596–605.

Rigal, S., Dakos, V., Alonso, H., Auniņš, A., Benkő, Z., Brotons, L., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., de Carli, E., del Moral, J.C., Domşa, C., Escandell, V., Fontaine, B., Foppen, R., Gregory, R., Harris, S., Herrando, S., Husby, M., Ieronymidou, C., Jiguet, F., Kennedy, J., Klvaňová, A., Kmecl, P., Kuczyński, L., Kurlavičius, P., Kålås, J.A., Lehikoinen, A., Lindström, Å., Lorrillière, R., Moshøj, C., Nellis, R., Noble, D., Eskildsen, D.P., Paquet, J.-Y., Péliissié, M., Pladevall, C., Portolou, D., Reif, J., Schmid, H., Seaman, B., Szabo, Z.D., Szép, T., Florenzano, G.T., Teufelbauer, N., Trautmann, S., van Turnhout, C., Vermouzek, Z., Vikstrøm, T., Voříšek, P., Weiserbs, A., Devictor, V., 2023. Farmland practices are driving bird population decline across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120, e2216573120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2216573120>

Ritchie, H., Roser, M., 2024. Wild mammals have declined by 85% since the rise of humans, but there is a possible future where they flourish. *Our World in Data*.

Roberge, J.-M., Angelstam, P., 2004. Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology* 18, 76–85. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x>

Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39, 157–176. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x>

Rodenhouse, N.L., Best, L.B., 1983. Breeding ecology of vesper sparrows in corn and soybean fields. *American Midland Naturalist* 265–275.

Rolland, D., 2020. Évaluation de la biodiversité des paysages bocagers et validation d'outils de diagnostic. *ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES*.

Rosenfield, M.F., Miedema Brown, L., Anand, M., 2022. Increasing cover of natural areas at smaller scales can improve the provision of biodiversity and ecosystem services in agroecological mosaic landscapes. *Journal of Environmental Management* 303, 114248. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.114248>

Russ, J.M., Montgomery, W.I., 2002. Habitat associations of bats in Northern Ireland: implications for conservation. *Biological Conservation* 108, 49–58. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00089-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00089-7)

Russo, D., Salinas-Ramos, V.B., Cistrone, L., Smeraldo, S., Bosso, L., Ancillotto, L., 2021. Do We Need to Use Bats as Bioindicators? *Biology* 10, 693. <https://doi.org/10.3390/biology10080693>

Russo, D., Tanalgo, K., Rebelo, H., Cistrone, L., 2024. To improve or not to improve? The dilemma of “bat-friendly” farmland potentially becoming an ecological trap. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 375, 109215. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.109215>

- Sanchez, I., Lassaletta, L., McCollin, D., Bunce, R.G.H., 2010. The effect of hedgerow loss on microclimate in the Mediterranean region: An investigation in Central Spain. *Agroforestry Systems* 78, 13–25. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9224-z>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A., 2021. Further evidence for a global decline of the entomofauna. *Austral Entomology* 60, 9–26.
- Sanderson, H., 1989. Effects of management strategies on other resources. *Managing Interior Northwest Rangelands: The Oregon Range Evaluation Project* 91–97.
- Sapkota, T.B., Mazzoncini, M., Bàrberi, P., Antichi, D., Silvestri, N., 2012. Fifteen years of no till increase soil organic matter, microbial biomass and arthropod diversity in cover crop-based arable cropping systems. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 853–863.
- Saura, S., Bodin, Ö., Fortin, M.-J., 2014. EDITOR'S CHOICE: Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology* 51, 171–182. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12179>
- Schanzer, S., Koch, M., Kiefer, A., Jentke, T., Veith, M., Bracher, F., Bracher, J., Müller, C., 2022. Analysis of pesticide and persistent organic pollutant residues in German bats. *Chemosphere* 305, 135342. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.135342>
- Schlinkert, H., Ludwig, M., Batáry, P., Holzschuh, A., Kovács-Hostyánszki, A., Tscharntke, T., Fischer, C., 2016. Forest specialist and generalist small mammals in forest edges and hedges. *Wildlife Biology* 22, wlb.00855. <https://doi.org/10.2981/wlb.00176>
- Schnitzler, H., Kalko, E., Denzinger, A., 2004. Evolution of echolocation and foraging behavior in bats. *Echolocation in bats and dolphins* 331–339.
- Schweiger, O., Malfait, J.-P., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of applied Ecology* 42, 1129–1139.
- Scribner, K.T., Arntzen, J.W., Cruddace, N., Oldham, R.S., Burke, T., 2001. Environmental correlates of toad abundance and population genetic diversity. *Biological Conservation* 98, 201–210. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00155-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00155-5)
- Searle, S.R., Speed, F.M., Milliken, G.A., 1980. Population Marginal Means in the Linear Model: An Alternative to Least Squares Means. *The American Statistician* 34, 216–221. <https://doi.org/10.1080/00031305.1980.10483031>
- Shakoor, A., Shakoor, S., Rehman, A., Ashraf, F., Abdullah, M., Shahzad, S.M., Farooq, T.H., Ashraf, M., Manzoor, M.A., Altaf, M.M., 2021. Effect of animal manure, crop type, climate zone, and soil attributes on greenhouse gas emissions from agricultural soils—A global meta-analysis. *Journal of Cleaner Production* 278, 124019.
- Shiel, C.B., Duvergé, P.L., Smiddy, P., Fairley, J.S., 1998. Analysis of the diet of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in Ireland with some comparative analyses from England and Germany. *Journal of Zoology* 246, 417–425. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00173.x>
- Sieradzki, A., Mikkola, H., 2022. Bats in folklore and culture: a review of historical perceptions around the world. *Bats—Disease-prone But Beneficial*.

- Siriwardena, G.M., Baillie, S.R., Crick, H.Q.P., Wilson, J.D., 2000. Agricultural land-use and the spatial distribution of granivorous lowland farmland birds. *Ecography* 23, 702–719.
- Sotillo, A., le Viol, I., Barré, K., Bas, Y., Kerbiriou, C., 2024. Context-dependent effects of wind turbines on bats in rural landscapes. *Biological Conservation* 295, 110647. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110647>
- Spaans, F., Caruso, T., Hammer, E.C., Montgomery, I., 2019. Trees in trimmed hedgerows but not tree health increase diversity of oribatid mite communities in intensively managed agricultural land. *Soil Biology and Biochemistry* 138, 107568.
- Stahlschmidt, P., Brühl, C.A., 2012. Bats as bioindicators—the need of a standardized method for acoustic bat activity surveys. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 503–508.
- Staley, J.T., Botham, M.S., Chapman, R.E., Amy, S.R., Heard, M.S., Hulmes, L., Savage, J., Pywell, R.F., 2016. Little and late: How reduced hedgerow cutting can benefit Lepidoptera. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 224, 22–28. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.018>
- Staley, J.T., Wolton, R., Norton, L., 2020. Definition of favourable conservation status for hedgerows.
- Staley, J.T., Wolton, R., Norton, L.R., 2023. Improving and expanding hedgerows—Recommendations for a semi-natural habitat in agricultural landscapes. *Ecological Solutions and Evidence* 4, e12209. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12209>
- Stoyanova, Z., Harizanova, H., 2019. Impact of agriculture on water pollution. *Agrofor* 4.
- Stratégie nationale biodiversité 2030 [WWW Document], n.d. . Ministère de la Transition Écologique et de la Cohésion des Territoires. URL <https://www.ecologie.gouv.fr/strategie-nationale-biodiversite> (accessed 2.26.24).
- Theves, F., Zebitz, C., 2012. Biodiversity of carabid beetles (Carabidae) in field hedgerows-alternative approaches.
- Tilman, D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405, 208–211. <https://doi.org/10.1038/35012217>
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D’antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., Swackhamer, D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *science* 292, 281–284.
- Toffoli, R., 2016. The Importance of Linear Landscape Elements for Bats in a Farmland Area: The Influence of Height on Activity. *Journal of Landscape Ecology* 9, 49–62. <https://doi.org/10.1515/jlecol-2016-0004>
- Toffoli, R., Ruggetti, M., 2017. Bat activity in rice paddies: Organic and conventional farms compared to unmanaged habitat. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 249, 123–129. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.08.022>
- Triplet, P., 2023. Dictionnaire encyclopédique de la diversité biologique et de la conservation de la nature.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity: ecosystem service management. *Ecol. Lett* 8, 857–874.

Tscharntke, Teja, Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>

Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Frund, J., Holt, R.D., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes eight hypotheses. *Biological Reviews*.

Tsiafouli, M.A., Thébault, E., Sgardelis, S.P., De Ruiter, P.C., Van Der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., De Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global change biology* 21, 973–985.

Tuneu-Corral, C., Puig-Montserrat, X., Riba-Bertolín, D., Russo, D., Rebelo, H., Cabeza, M., López-Baucells, A., 2023. Pest suppression by bats and management strategies to favour it: a global review. *Biological Reviews* 98, 1564–1582. <https://doi.org/10.1111/brv.12967>

UNEP/EUROBATS | Agreement on the Conservation of Populationsof European Bats [WWW Document], n.d. URL <https://www.eurobats.org/> (accessed 9.2.24).

Vadaine, E., 2002. Appréciation quantitative de l'évolution du paysage bocager: mise au point d'un indicateur de la dynamique bocagère.

Vallé, C., Le Viol, I., Kerbiriou, C., Bas, Y., Jiguet, F., Princé, K., 2023. Farmland biodiversity benefits from small woody features. *Biological Conservation* 286, 110262. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110262>

Van Huylenbroeck, G., Vandermeulen, V., Mettepenningen, E., Verspecht, A., 2007. Multifunctionality of agriculture: a review of definitions, evidence and instruments. *Living reviews in landscape research* 1, 1–43.

Vaughan, N., Jones, G., Harris, S., 1997. Identification of british bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters. *Bioacoustics* 7, 189–207. <https://doi.org/10.1080/09524622.1997.9753331>

Verboom, B., Spoelstra, K., 1999. Effects of food abundance and wind on the use of tree lines by an insectivorous bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Can. J. Zool.* 77, 1393–1401. <https://doi.org/10.1139/z99-116>

Vickery, J., Arlettaz, R., 2012. The importance of habitat heterogeneity at multiple scales for birds in European agricultural landscapes. *Birds and habitat: Relationships in changing landscapes* 177.

Wang, Q., Li, X., Zhou, X., 2023. New shortcut for conservation: The combination management strategy of “keystone species” plus “umbrella species” based on food web structure. *Biological Conservation* 286, 110265. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110265>

Weiss, N., Zucchi, H., Hochkirch, A., 2013. The effects of grassland management and aspect on Orthoptera diversity and abundance: site conditions are as important as management. *Biodivers Conserv* 22, 2167–2178. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0398-8>

Whitaker, J.O., 1995. Food of the Big Brown Bat *Eptesicus fuscus* from Maternity Colonies in Indiana and Illinois. *The American Midland Naturalist* 134, 346–360. <https://doi.org/10.2307/2426304>

- Whittingham, M.J., Evans, K.L., 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis* 146, 210–220. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00370.x>
- Wickham, H., Chang, W., Wickham, M.H., 2016. Package ‘ggplot2.’ Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. Version 2, 1–189.
- Wickramasinghe, L.P., Harris, S., Jones, G., Vaughan Jennings, N., 2004. Abundance and Species Richness of Nocturnal Insects on Organic and Conventional Farms: Effects of Agricultural Intensification on Bat Foraging. *Conservation Biology* 18, 1283–1292. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00152.x>
- Withers, P.J., Neal, C., Jarvie, H.P., Doody, D.G., 2014. Agriculture and eutrophication: where do we go from here? *Sustainability* 6, 5853–5875.
- Wolton, R., Morris, R., Pollard, K., Dover, J., 2013. Understanding the combined biodiversity benefits of the component features of hedges. Report of Defra project BD5214 130.
- Wood, C., Edwards, J., 1992. Agroecosystem management effects on soil carbon and nitrogen. *Agriculture, ecosystems & environment* 39, 123–138.
- Woodcock, B., Redhead, J., Vanbergen, A., Hulmes, L., Hulmes, S., Peyton, J., Nowakowski, M., Pywell, R., Heard, M., 2010. Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139, 181–186.
- World met target for protected area coverage on land, but quality must improve | IUCN [WWW Document], 2021. URL <https://www.iucn.org/news/protected-areas/202105/world-met-target-protected-area-coverage-land-quality-must-improve> (accessed 2.28.24).
- Ysnel, F., Canard, A., 2000. SPIDER BIODIVERSITY IN CONNECTION WITH THE VEGETATION STRUCTURE AND THE FOLIAGE ORIENTATION OF HEDGES. *arac* 28, 107–114. [https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2000\)028\[0107:SBICWT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2000)028[0107:SBICWT]2.0.CO;2)
- Zeifman, L., Hertog, S., Kantorova, V., Wilmoth, J., 2022. A world of 8 billion.
- Zukal, J., Pikula, J., Bandouchova, H., 2015. Bats as bioindicators of heavy metal pollution: history and prospect. *Mamm Biol* 80, 220–227. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.01.001>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>