naturae

2022 • 12

Suivi par radiopistage du Desman des Pyrénées Galemys pyrenaicus (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1811) sur deux cours d'eau d'Ariège: rythme d'activité, utilisation de l'espace et influence des variations de débit

Melody LIM, Christine FOURNIER-CHAMBRILLON, Émile PONCET, Vincent LACAZE, Pascal FOURNIER, Frédéric BLANC & Mélanie NÉMOZ









DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / PUBLICATION DIRECTOR: Bruno David, Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / EDITOR-IN-CHIEF: Jean-Philippe Siblet

Assistante de RÉDACTION / Assistant Editor: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / PAGE LAYOUT: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / SCIENTIFIC BOARD:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)

Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)

Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)

Vincent Boullet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)

Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)

Patrick De Wever (MNHN, Paris)

Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon) Éric Feunteun (MNHN, Dinard)

Romain Garrouste (MNHN, Paris) Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)

Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)

Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)

Patrick Haffner (PatriNat, Paris)

Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)

Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)

Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)

Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels - Hauts-de-France, Amiens)

Serge Muller (MNHN, Paris)

Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans) Laurent Poncet (PatriNat, Paris)

Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)

Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)

Laurent Tillon (ONF, Paris)

Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / COVER:

Relâché de Desman de Pyrénées pendant une opération de radiopistage. Crédit photo: Lucas Santucci / Agence Zeppelin.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / The Museum Science Press also publish: Adansonia, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France) Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40 diff.pub@mnhn.fr / https://sciencepress.mnhn.fr

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2022 ISSN (électronique / electronic): 1638-9387

Suivi par radiopistage du Desman des Pyrénées Galemys pyrenaicus (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1811) sur deux cours d'eau d'Ariège: rythme d'activité, utilisation de l'espace et influence des variations de débit

Melody LIM

Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie, 75 voie du TOEC, F-31076 Toulouse Cedex 3 (France) melody.lim@cen-occitanie.org

Christine FOURNIER-CHAMBRILLON

Groupe de Recherche et d'Étude pour la Gestion de l'Environnement, Route de Préchac, F-33730 Villandraut (France) cfournier-chambrillon.grege@orange.fr

Émile PONCET

Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie, 75 voie du TOEC, F-31076 Toulouse Cedex 3 (France) emile.poncet@cen-occitanie.org

Vincent LACAZE

ANA – Conservatoire d'Espaces naturels d'Ariège, Vidallac, F-09240 Alzen (France) vincent.l@ariegenature.fr

Pascal FOURNIER

Groupe de Recherche et d'Étude pour la Gestion de l'Environnement, Route de Préchac, F-33730 Villandraut (France) pfournier.grege@orange.fr

Frédéric BLANC

Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie, 75 voie du TOEC, F-31076 Toulouse Cedex 3 (France) et GEODE CNRS, Université Toulouse – Jean Jaurès, Maison de la Recherche, 5 allées Antonio-Machado, F-31058 Toulouse Cedex 9 (France) frederic.blanc@cen-occitanie.org

Mélanie NÉMOZ

Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie, 75 voie du TOEC, F-31076 Toulouse Cedex 3 (France) melanie.nemoz@cen-occitanie.org

Soumis le 14 juin 2021 | Accepté le 17 novembre 2021 | Publié le 20 juillet 2022

Lim M., Fournier-Chambrillon C., Poncet É., Lacaze V., Fournier P., Blanc F. & Némoz M. 2022. — Suivi par radiopistage du Desman des Pyrénées *Galemys pyrenaicus* (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1811) sur deux cours d'eau d'Ariège: rythme d'activité, utilisation de l'espace et influence des variations de débit. *Naturae* 2022 (12): 213-233. https://doi.org/10.5852/naturae2022a12

RÉSUMÉ

Les faibles connaissances sur le comportement du Desman des Pyrénées *Galemys pyrenaicus* (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1811) en réponse aux variations hydrauliques nous ont amenés à mettre en œuvre trois opérations de radiopistage sur deux tronçons court-circuités de cours d'eau ariégeois. Les opérations ont eu lieu en octobre 2014 et mai 2015 sur l'Aston, puis en septembre 2018 sur le Vicdessos, dans des contextes d'hydrologie variable, avec de fortes variations de débit liées à l'exploitation des ouvrages ou à des travaux de réfection. Six Desmans ont été suivis, dont un au cours des deux opérations sur l'Aston. Les données recueillies montrent que l'espèce présente une activité nocturne et diurne, avec cependant des déplacements plus importants la nuit. Elles ont également mis en exergue le caractère social des individus. En effet, certains partagent tout ou partie de leurs domaines vitaux et certains de leurs gîtes, auxquels ils sont d'ailleurs très fidèles. Nous avons pu observer des réactions aux variations de débit chez les Desmans suivis, parmi lesquelles des changements de gîtes, des translations de domaines vitaux ou bien encore une modification des cycles d'activité. Ces observations et apports de connaissances confirment l'importance d'une bonne prise en compte du Desman dans la gestion des débits mais également d'une manière plus globale pour une meilleure préservation de l'espèce.

MOTS CLÉS Galemys pyrenaicus, utilisation de l'espace, rythme d'activité, hydroélectricité, télémétrie.

ABSTRACT

Radiotracking study of the Pyrenean Desman Galemys pyrenaicus (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1811) in Ariège: activity pattern, space use and influence of the water flow variations.

The lack of knowledge regarding the behaviour of the Pyrenean Desman *Galemys pyrenaicus* (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1811) linked to hydraulic variations encouraged us to carry out three radiotracking studies on two rivers in Ariège, France. Six Desmans were monitored in October 2014 and May 2015 on the Aston River and in September 2018 on the Vicdessos River, in two contexts of hydraulic variations, linked to dam functioning or to repair work. One Desman was monitored twice, in October 2014 and May 2015. The monitoring showed that the species is active night and day, that its movements are more significant at night and also showed the social character of the Desmans. Indeed, some of them shared all or part of their home range and some of their nests, to which they are very loyal. The Desmans reacted to the hydraulic variations in different ways, such as changing their resting dens, translating their home-range or adjusting their activity patterns. These studies and new knowledge confirm the need to take into account the species and the need to work in tandem with all water stakeholders.

KEY WORDS Galemys pyrenaicus, space use, activity pattern, hydroelectricity, radiotracking.

INTRODUCTION

Le Desman des Pyrénées *Galemys pyrenaicus* (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1811) est un petit Mammifère semi-aquatique de la famille des Talpidés. Espèce patrimoniale et protégée, classée « En danger » sur la liste rouge mondiale (Quaglietta 2021) et « Vulnérable » sur la liste rouge nationale (UICN France *et al.* 2017) de l'Union internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), elle a fait l'objet en France d'un Plan national d'Actions (PNAD) de 2010 à 2015, relayé ensuite par le programme de conservation LIFE+ Desman de 2014 à 2020 (LIFE13NAT/FR/000092, www.Desman-life.fr, dernière consultation le 10 avril 2021).

Endémique des cours d'eau pyrénéens et du quart nord-ouest de la péninsule ibérique, son aire de répartition mondiale est très restreinte et en forte régression depuis 30 ans (Gisbert & Garcia-Perea 2014; Charbonnel 2015; Aymerich & Gosàlbez 2015, 2018; Quaglietta *et al.* 2018). Sa discrétion naturelle, sa petite taille et son habitat parfois peu accessible font de lui une espèce complexe à étudier.

Afin d'acquérir des connaissances précises sur l'écologie du Desman des Pyrénées, le radiopistage s'est imposé comme une méthode de suivi pour plusieurs chercheurs (Stone 1985, 1987a, b; Stone & Gorman 1985; Chora & Quaresma 2001; Melero *et al.* 2011, 2014; Lim *et al.* 2015; Esnaola *et al.* 2018). Il donne en effet accès à des données biologiques précieuses comme les rythmes d'activité, la localisation des gîtes de repos ou la taille des domaines vitaux (White & Garrott 1990). Ainsi, bien que longtemps considéré comme une espèce nocturne et solitaire (Stone 1985, 1987a; Stone & Gorman 1985), notamment en captivité (Richard & Valette Viallard 1969), les opérations de radiopistage plus récentes (Melero *et al.* 2011, 2014) ont mis en évidence le caractère diurne du Desman des Pyrénées ainsi que des interactions sociales entre individus de même sexe et de sexe opposé.

Cependant, les suivis réalisés en France sont peu nombreux, anciens (Stone 1985, 1987a, b; Stone & Gorman 1985) et aucun n'a étudié le comportement du Desman en lien avec les variations de débit des cours d'eau. Or, l'hydroélectricité est très présente sur toute la chaîne pyrénéenne et modifie fortement l'hydrologie des cours d'eau; les débits sont réduits de 50 à 80 % par rapport aux valeurs d'hydrologie naturelle, les crues annuelles modifiées et les variations intra-journalières fortement accentuées par les éclusées. Il en résulte des débits très faibles dans les tronçons court-circuités, parfois inférieurs aux débits naturels des étiages les plus sévères et des variations

quotidiennes de facteur dix dans certains systèmes soumis à éclusées. Plusieurs études ont également montré un impact des aménagements modifiant les débits des cours d'eau sur la distribution de la macrofaune benthique (Céréghino & Lavandier 1997, 1998; Céréghino et al. 2002). Ces différents constats nous ont amenés à poser l'hypothèse de l'influence des variations de débit sur le comportement du Desman des Pyrénées.

Ainsi, dans le cadre d'une des actions du LIFE+ Desman, trois opérations de suivi par radiopistage de Desmans des Pyrénées ont été menées sur deux cours d'eau d'Ariège afin d'étudier leur rythme d'activité et leur utilisation de l'espace, ainsi que l'influence des variations de débit sur ces paramètres.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Sites d'étude et opérations de suivi

Les suivis ont été menés sur deux cours d'eau du département de l'Ariège, l'Aston et le Vicdessos, tous deux caractéristiques des cours d'eau de montagne avec des eaux rapides, froides et bien oxygénées (Fig. 1). Les secteurs d'études ont été choisis en aval des barrages de Riète sur l'Aston et de Montréal sur le Vicdessos, car la présence du Desman y est avérée (probabilité de capture plus grande), mais aussi car les conditions hydrauliques y sont connues et régulées.

L'Aston est un cours d'eau de 23 km de long et de largeur variable sur le secteur d'étude d'environ 5 à 15 mètres. Il prend sa source dans la commune d'Aston à 2292 mètres et se jette dans l'Ariège au niveau de la commune de Château-Verdun, pour un dénivelé total d'environ 1770 mètres. Il connaît des variations de débit bien marquées dues notamment à la fonte des neiges au printemps, mais fortement perturbées par la présence de deux barrages et plusieurs prises d'eau sur ses affluents. Le secteur d'étude est soumis à un débit réservé de 0,227 m³/s soit 1/20^e du module (débit moyen interannuel). Des opérations de transparence (opération consistant à limiter l'accumulation de sédiments dans une retenue en rétablissant le transport solide de la rivière en période de crue) sont programmées annuellement.

Le Vicdessos est un cours d'eau de 37 km de long et de largeur variable sur le secteur d'étude d'environ 8 à 18 mètres. Il prend sa source dans la commune d'Auzat à 2471 mètres d'altitude et se jette dans l'Ariège au niveau de la commune de Tarascon-sur-Ariège, pour un dénivelé total d'environ 2000 mètres. Il est lui aussi soumis à une forte pression hydroélectrique et le débit réservé du secteur d'étude est 0,650 m³/s, soit 1/10e du module.

La première opération de suivi a eu lieu sur l'Aston en octobre 2014 afin de tester et affiner le protocole de suivi (choix des émetteurs, méthode de pose, fréquence de suivi, précision des résultats) mais aussi de disposer d'un état de référence en conditions d'étiage et d'hydrologie stable. La deuxième opération a elle aussi eu lieu sur l'Aston en mai 2015, pendant la période de reproduction et d'élevage des jeunes (Peyre 1956, 1968; Peyre & Herlant 1961), pour évaluer l'incidence des lâchers d'eau lors d'une opération de transparence. Enfin, la troisième opération s'est tenue sur le Vicdessos en septembre 2018 pour évaluer l'incidence de travaux menés sur une conduite forcée impliquant des variations importantes de débit par éclusée sur un tronçon court-circuité habituellement soumis à un débit réservé.

CAPTURE ET MANIPULATION DES INDIVIDUS

Les Desmans ont été capturés à l'aide de pièges comportementaux spécifiques fabriqués sur mesure à partir de modèles de nasses utilisées pour les poissons, mais adaptés à l'espèce : taille de la maille réduite et ajout d'une «chaussette» en filet fin maintenue hors de l'eau afin que le Desman s'y réfugie pour respirer, se sécher et se reposer une fois pris au piège (Poncet et al. 2021). Les pièges ont été disposés dans le lit du cours d'eau, de préférence dans des veines d'eau courante favorables aux déplacements du Desman. L'entrée du piège comportant une empêche était orientée vers l'aval pour capturer les Desmans lorsqu'ils remontent le cours d'eau pendant leurs déplacements ou lorsqu'ils cherchent des proies.

En 2014, ils étaient positionnés en fin d'après-midi et contrôlés toutes les heures jusqu'au matin. Ils étaient ensuite mis hors de fonctionnement pour la journée ou retirés du cours d'eau pour piéger un autre secteur dès la fin d'après-midi. En 2015, la procédure a été la même, à l'exception de trois jours durant lesquels les pièges ont été actifs jour et nuit afin d'augmenter les chances de capture. En 2018, toujours dans l'optique d'optimiser les captures, les pièges ont été posés sur trois secteurs avec pour chacun d'entre eux deux nuits et deux jours consécutifs de piégeage. La vérification des pièges a été faite environ toutes les 90 minutes afin de ne pas perturber trop fréquemment le milieu tout en s'assurant que les Desmans capturés ne restent pas trop longtemps dans un piège.

Les pressions de capture des différentes opérations ont été les suivantes:

- 1247 heures/piège sur environ 500 mètres de linéaire entre le 7 et le 23 octobre 2014 sur l'Aston;
- 4852 heures/piège sur plus d'un kilomètre de cours d'eau entre le 28 avril et le 1er juin 2015 sur l'Aston;
- 6916 heures/piège sur plus d'un kilomètre de cours d'eau entre le 8 et le 14 septembre 2018 sur le Vicdessos.

Une fois capturés, les Desmans étaient sortis des pièges manuellement et mis au calme durant environ 15 minutes dans une boîte prévue à cet effet, afin de réduire leur stress et pour qu'ils puissent se sécher avant les manipulations. Celles-ci étaient effectuées sur individus non anesthésiés, maintenus manuellement par une personne munie de gants, tandis qu'une autre procédait à la détermination de la classe d'âge (juvénile, adulte ou adulte âgé) grâce à l'usure des dents (GREGE 2014), au sexage (détermination à vue sur le terrain), au prélèvement de poils pour analyses génétiques (confirmer ou infirmer le sexe) et à la pose de l'émetteur, préalablement préparé par une troisième personne afin de réduire la durée de contention. Les Desmans suivis ont été équipés d'émetteurs différents selon les individus et/ou les années (Tableau 1).

Les émetteurs étaient collés à la base du dos avec une colle chirurgicale (de la marque Skin-Bond en 2014 et 2015 et

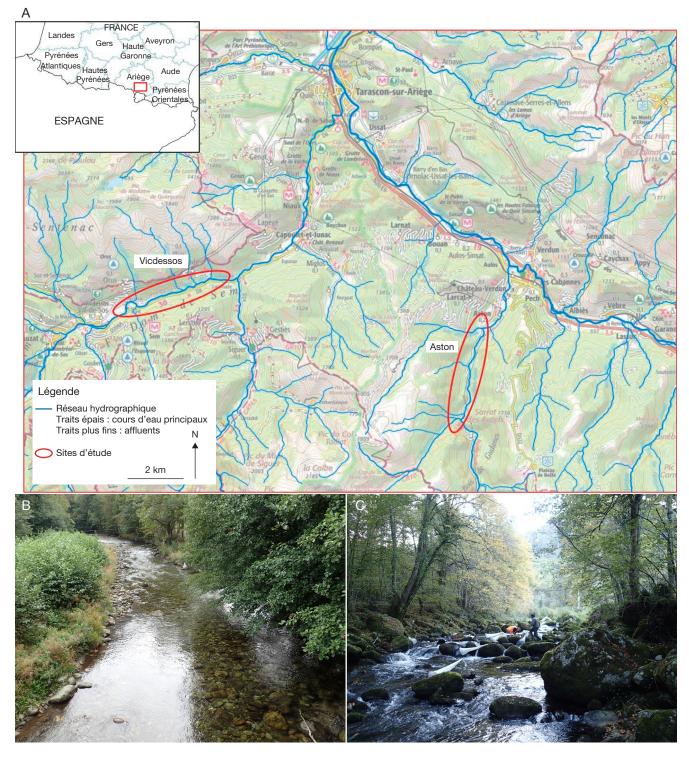


Fig. 1. — **A**, Localisation des sites d'étude retenus pour le suivi par radiopistage de Desmans des Pyrénées dans l'Ariège; **B**, Vicdessos; **C**, Aston. Crédits photos: Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie.

de la marque Perma-Type en 2018) ou scotchés à la base de la queue. Cette dernière méthode n'a été utilisée qu'en 2014 car elle nécessite une recapture de l'animal pour retirer l'émetteur et peut causer des lésions cutanées (Fournier *et al.* 2015). Dans le cas d'une fixation à la colle, des poils étaient coupés sur une moitié de hauteur pour pouvoir positionner

l'émetteur ensuite recouvert par les poils attenants, favorisant ainsi sa fixation. L'antenne de l'émetteur était coupée aux trois quart de la longueur de la queue pour éviter toute gêne. Une fois équipés, les individus étaient de nouveau mis au calme une dizaine de minutes avant d'être relâchés et suivis dès leur mise à l'eau.

TABLEAU 1. — Types d'émetteurs utilisés selon les années et/ou les individus.

Opération	Émetteur	Marque	Poids	Durée de vie théorique
Aston (oct. 2014)	PIP3 Tag	Biotrack	0,64 g	33 jours
	LT5-377	Titley	0,90 g	38 jours
	BD-2X	Holohil	0,60 g	21 jours
Aston (mai 2015)	BD-2X	Holohil	0,70 g	35 jours
Vicdessos (sept. 2018)	BD-2	Holohil	0,62 g	21 jours

TABLEAU 2. - Types d'activités et interprétations quant au comportement du Desman.

Type de signal	Activité	Interprétation sur le comportement du Desman
Intensité et direction constantes	Nulle	Au repos dans son gîte
Direction variable et intensité fluctuant de l'ordre de 0,5 à 1 unité	Faible	Faibles déplacements sur le cours d'eau ou au gîte et en mouvement
Direction variable et intensité fluctuant de plus d'1 unité	Forte	Déplacements importants sur le cours d'eau ou en activité de chasse

Toutes les captures et manipulations ont été réalisées par des personnes et/ou vétérinaires spécialisés dans la faune sauvage, détentrices d'une autorisation de capture et manipulation d'espèce protégée (arrêtés nº 09-2014-11 du 6 octobre 2014 et nº 2015-INT-03 du 15 avril 2015).

Protocole de suivi par radiopistage

Le suivi des Desmans équipés était possible grâce à l'émission, à une fréquence précise, d'un signal par l'émetteur. Ce signal était capté par une antenne trois brins (modèle Yagi de Titley Scientific) reliée à un récepteur (modèle Australis 26k de Titley Scientific) réglé sur la fréquence désirée.

À un instant t, la position d'un Desman suivi était déterminée en croisant deux directions, l'axe du cours d'eau et un axe identifié par l'observateur, placé sur la berge, correspondant à cet instant à la direction du plus fort signal reçu perpendiculairement à la rivière (Lim 2015). Afin de réduire la marge d'erreur sur la localisation du Desman, l'opérateur se tenait au plus proche du cours d'eau, sur la berge (ou route à proximité), et le gain du récepteur pouvait être diminué pour localiser plus précisément la direction du signal le plus fort.

Les Desmans étaient localisés toutes les 10 minutes en 2014 puis toutes les 20 minutes en 2015 et 2018. Cependant, en 2015, après une semaine de suivi continu et afin de poursuivre la collecte des données tout en allégeant le protocole de suivi, les localisations ont été espacées sur des intervalles de temps moins soutenus, de l'ordre d'une localisation toutes les heures à deux localisations par jour.

Pour chaque localisation, un type d'activité était renseigné en fonction du signal perçu (Tableau 2), dont l'intensité variait de 0 à 10.

Lorsque l'animal suivi présentait une activité nulle, les gîtes étaient identifiés le plus précisément possible en appliquant la méthode de homing-in (White & Garrott 1990), à savoir en suivant l'augmentation du signal émis jusqu'à se trouver le plus proche possible de l'émetteur (et donc de l'individu suivi), sans pour autant pouvoir visualiser l'individu dans notre cas, mais en tournant autour du signal pour identifier précisément la zone de gîte.

Chaque nouvelle localisation était identifiée grâce à une balise annotée. Ainsi pour chaque localisation, l'heure, le type d'activité et l'identifiant de la balise correspondante étaient notés. À l'issue de l'opération, toutes les balises ont été géolocalisées. Dans le cadre de nos suivis, cette dernière étape a été menée de deux manières: à l'aide d'un GPS lorsque cela était possible en 2014 et en 2018, ou à l'aide d'un double décamètre et d'une boussole du fait de l'imprécision du GPS en 2015 due au fort couvert forestier. Dans ce dernier cas, un point de référence connu était défini et les autres points étaient déduits de proche en proche par une longueur balise-balise et un angle en degré Nord.

Une estimation de la marge d'erreur quant à la localisation de l'émetteur par l'opérateur a été faite dans le cadre de l'opération menée en 2015 sur l'Aston; les résultats montrent une marge d'erreur inférieure à trois mètres linéaires, en amont ou en aval de la position identifiée par l'opérateur (Lim 2015).

Suivi des variations de débit

L'objectif du suivi étant d'analyser les réactions des Desmans face aux variations du niveau d'eau, les débits déversés au niveau des barrages amont ont été enregistrés toutes les heures et les données ont été fournies par Électricité de France (EDF) dans le cadre de notre partenariat sur ces actions en 2015 et 2018.

Analyses des données

Afin de déterminer le domaine vital d'un Desman suivi, toutes les données de localisation (suivis continus et suivis espacés) ont été utilisées. Dans le cadre de notre étude, le domaine vital est défini comme le linéaire de cours d'eau maximal contenant l'ensemble de ces points de localisation durant la période de suivi. Cette définition est similaire à celle utilisée par Melero et al. (2011, 2014) qui considèrent 99 % des localisations pour le domaine vital. Précisons que l'utilisation du terme «domaine vital» est ici un abus de langage car il ne reflète pas l'espace utilisé par un individu au cours de sa vie ou au cours d'une période cohérente

d'un point de vue biologique telle une année, une saison ou un cycle de reproduction (Burt 1943). Néanmoins nous l'utiliserons dans la suite de l'article comme défini précédemment.

Le rythme d'activité a été défini grâce à l'analyse des données regroupant les trois types d'activité (nulle, faible ou forte) relevés au cours des suivis continus ou *a minima* au cours des suivis à un point par heure. Pour ce faire, le nombre de chaque type d'activité a été comptabilisé sur chaque créneau horaire de vingt minutes. Ces valeurs ont ensuite été compilées et ramenées à un pourcentage par rapport au nombre total de créneaux de 20 minutes dont l'activité a été qualifiée, puis représentées sous forme d'histogrammes empilés. Pour chaque individu, ces graphiques permettent de compiler l'ensemble des observations faites sur la durée totale de leur suivi pour mieux visualiser d'éventuels pics d'activité ou période de repos.

Concernant les gîtes, leur identification a été soumise à l'une ou l'autre de ces deux conditions:

- localisation du Desman avec une activité nulle sur un même point pendant au moins une heure et à plusieurs reprises;
- localisation du Desman sur un même point pendant plusieurs heures.

Trois types de gîtes ont été définis:

- le « gîte principal » utilisé en majorité et sur les plus grandes périodes de repos;
- le ou les « gîtes secondaires » utilisés moins fréquemment ou pour des périodes de repos plus courtes;
- le « gîte après capture » utilisé juste après la capture mais dans lequel le Desman ne revient pas pendant le reste du suivi. Les durées moyennes d'utilisation des différents gîtes ont été calculées en faisant la moyenne des temps pendant lesquels les Desmans étaient au gîte, à savoir le nombre de minutes écoulées entre l'entrée et la sortie du gîte.

Les déplacements des Desmans ont été représentés graphiquement de manière à faire apparaître la distance minimale parcourue par rapport au gîte. Dans le cas de l'utilisation de plusieurs gîtes, la valeur de référence a été associée au gîte le plus utilisé et les autres gîtes ont été représentés à la distance à laquelle ils se trouvaient par rapport au gîte le plus utilisé.

Les réactions des Desmans face aux variations de débits ont été étudiées de manière descriptive sur ce même graphique de déplacements en y ajoutant les courbes de variations des débits fournis par EDF.

Les distances parcourues par jour et par nuit ont été assimilées à la somme des distances par orthodromie entre deux points de localisation successifs. Elles ont été calculées de manière à représenter les linéaires minimaux effectués par les Desmans de jour ou de nuit (la nuit étant définie du coucher au lever du soleil). Ainsi, si un Desman suivi se déplace de 150 mètres en aval du gîte et revient au gîte, on considère qu'il a effectué au minimum 300 mètres. S'il effectue des mouvements de va-et-vient avant de revenir au gîte, toutes les distances effectuées sont additionnées. Afin de ne pas biaiser les résultats, seules les données de suivi continu et de nuits ou jours complets ont été prises en compte dans ce calcul. Les données de la première nuit ou du premier jour suivant le lâcher après capture n'ont pas été prises en compte pour s'affranchir du biais dû au stress induit par la manipulation.

Un modèle linéaire (LM) a été réalisé pour tester si la taille des domaines vitaux variait selon l'opération de suivi. Les comparaisons deux à deux de la taille des domaines vitaux en fonction des sites étudiés ont quant à elles été réalisées à l'aide d'un test post-hoc en utilisant la fonction «emmeans» du package R «emmeans» v. 1.5.5-1 (Lenth 2021). Deux modèles linéaires ont également été réalisés afin de tester si l'activité des Desmans d'une part, et si la distance parcourue d'autre part, variaient en fonction du moment de la journée (jour/nuit) et des individus. Les modèles complets ont été construits, puis par une approche d'élimination successive, l'interaction entre les variables explicatives a été enlevée du modèle final car elle n'était pas significative. Tous les modèles linéaires ont été réalisés en utilisant le package R « car » v. 3.0-10 (Fox & Weisberg 2019). Enfin, les distances parcourues entre les différents cours d'eau (Aston/Vicdessos) et entre les deux opérations sur l'Aston (octobre 2014/mai 2015), ainsi que le temps passé en activité ou en inactivité, ont été comparés à l'aide d'un test de Student. Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R v. 4.0.4 (R Core Team 2020).

RÉSULTATS

Individus capturés et données de suivi

Neuf captures ont été réalisées au cours des trois opérations de suivi pour huit Desmans différents, la femelle D2 ayant été capturée et suivie d'abord en octobre 2014 puis en mai 2015 (Fig. 2; Tableau 3). Les durées de suivis ont été variables et reflètent la durée de vie de l'émetteur, la durée pendant laquelle l'émetteur est resté fixé ou la durée du suivi jusqu'à recapture de l'animal et retrait de l'émetteur.

En raison de la perte précoce de leur émetteur, les femelles D1 et D8 n'ont pas été prises en compte dans le traitement des données.

Variations de débit

La transparence prévue en mai 2015 sur l'Aston n'a pas eu lieu faute de conditions hydrauliques nécessaires (débit entrant trop important). Cependant, le barrage ayant largement été soumis au phénomène de surverse pendant la période d'étude du fait de la fonte précoce des neiges, les fortes variations de débits (Fig. 3) et de hauteurs d'eau ont fourni un contexte satisfaisant pour répondre en partie à notre problématique.

En 2018 sur le Vicdessos, les variations de débits par éclusées ont débuté le 17 septembre (Fig. 4). Les débits ont connu de fortes variations entre le 17 et le 20 septembre pour se maintenir à une valeur plus élevée et plus stable à partir du 21 pour cause de soutien d'étiage avant une diminution autour du débit réservé le 24.

Domaines vitaux

La taille des domaines vitaux est variable de 232 mètres à 547 mètres pour des durées de suivis variant de 6 à 27 jours (Tableau 4). La taille des domaines vitaux varie significativement en fonction de l'opération (LM; F2,4 = 29,057; p = 0,004). Plus précisément, elle est significativement plus

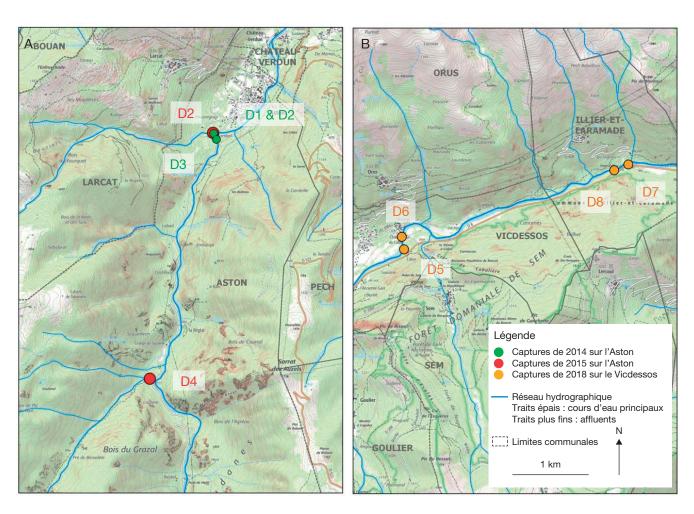


Fig. 2. — Lieux de captures des Desmans sur l'Aston ($\bf A$) et le Vicdessos ($\bf B$).

Tableau 3. — Individus capturés et informations concernant leur suivi. Abréviations: Ad., adulte; Ad.+, adulte âgé; Juv., juvénile.

Site	Individu	Stade	Date et altitude de capture	Fixation de l'émetteur	Fin du suivi	Durée du suivi	Nombre de localisations
Aston 2014	♀ D1	Ad.	10 octobre 2014 593 m	Scotché	Perte de l'émetteur	1 heure	4
	♀ D2	Ad.	11 octobre 2014 593 m	Scotché	Recapture et retrait de l'émetteur	6 jours	606
	∂ D3	Ad.	11 octobre 2014 590 m	Collé (Skin-Bond)	Perte de signal (Échec de recapture pour retrait émetteur avant perte de signal)	27 jours	687
Aston 2015	♀ D2	Ad.	1 ^{er} mai 2015 595 m	Collé (Skin-Bond)	Perte de l'émetteur	22 jours	648
	♀ D4	Ad.	6 mai 2015 795 m	Collé (Skin-Bond)	Recapture et retrait de l'émetteur	e 25 jours	548
Vicdessos 2018	♀ D 5	Juv.	9 septembre 2018 685 m	Collé (Perma-Type)	Perte de l'émetteur	11 jours	505
	♂ D6	Juv.	10 septembre 2018 689 m	Collé (Perma-Type)	Perte de l'émetteur	8 jours	253
	∂ D7	Ad.	13 septembre 2018 644 m	Collé (Perma-Type)	Perte de l'émetteur	9 jours	581
	♀ D8	Ad.+	14 septembre 2018 642 m	Collé (Perma-Type)	Perte de l'émetteur	2 jours	127



Fig. 3. — Débit déversé (m³/s) au niveau du barrage de l'Aston entre le 2 et le 31 mai 2015.

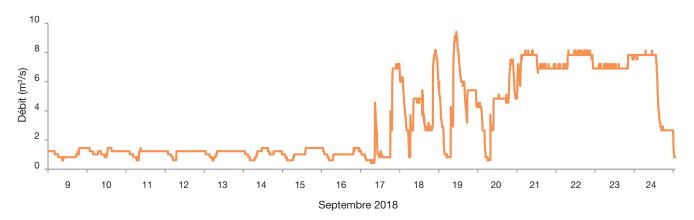


Fig. 4. — Débit enregistré (m³/s) à la station d'Arconac sur le Vicdessos entre le 9 et le 24 septembre 2018.

élevée pour les Desmans de l'Aston 2014 (moyenne \pm écarttype de 510 \pm 13 m) que pour les Desmans du Vicdessos 2018 (moyenne \pm écart-type de 252 \pm 28 m) (test *post-hoc* Aston14/Vic18; t ratio = 7,46; df = 4; p = 0,004) ainsi que pour les Desmans de l'Aston 2015 (501 \pm 65 m) par rapport aux Desmans du Vicdessos 2018 (test *post-hoc* Aston15/Vic18; t ratio = 4,44; df = 4; p = 0,025). En revanche, aucune différence significative de taille de domaine vital n'a été observée pour les individus de l'Aston entre 2014 et 2015 (test *post-hoc* Aston14/Aston15; t ratio = 2,77; df = 4; p = 0,104).

En considérant que 100 % du domaine vital est représenté sur la totalité du suivi, 70 à 100 % du linéaire du domaine vital obtenu lors du suivi est connu au bout de trois jours de suivi, indépendamment du site d'étude ou de la période considérée (Tableau 4). La totalité du domaine vital a été obtenue en 2 à 17 jours, pour une moyenne (± écart-type) de 7,3 ± 6,1 jours. Les durées les plus longues ont été observées pour les deux femelles suivies au mois de mai sur l'Aston, qui sont aussi celles qui ont été suivies le plus longtemps avec le mâle D3.

Pour la femelle D2, les domaines vitaux de 2014 et 2015 sont représentés séparément dans le Tableau 4 car le domaine vital est ici considéré sur une période de suivi, et non au sens strict du terme, comme évoqué dans la partie «Analyses des données». Elle a tout de même été capturée quasiment au même endroit sur les deux années (Fig. 2) et ses deux domaines vitaux se superposent sur environ 200 mètres.

Sur six individus différents, trois fréquentent des affluents sur lesquels se trouve leur gîte principal. Ces affluents représentent 18 à 30 % de leur domaine vital.

Mobilité dans le domaine vital

Le suivi par radiopistage informe sur les déplacements des Desmans de manière précise et continue, permettant d'établir un graphique représentant ces déplacements tout au long de la durée du suivi (Fig. 5; Annexe 1).

Durant les différentes phases nocturnes et diurnes, certains Desmans montrent des schémas de déplacement similaires et réguliers. Toutefois, les distances parcourues par les Desmans sont significativement différentes entre les individus (LM; F1,71 = 18,529; p < 0,001). Quel que soit le Desman considéré, on constate des déplacements nocturnes plus importants que durant la journée (LM; F1,71 = 108,741; p < 0,001; Fig. 6). Les distances parcourues par les Desmans suivis sur l'Aston en octobre 2014 et ceux suivis sur le Vicdessos en septembre 2018 ne sont pas significativement différentes (t-test; t ratio = 1,506; df = 41; p = 0,140). Les Desmans suivis sur l'Aston en mai 2015 parcourent quant à eux des distances significativement plus longues (moyenne ± écart-type de 490 ± 288 m) que ceux suivis en octobre 2014 (moyenne ± écart-type de 244 ± 193 m; t-test; t ratio = -3,483; df = 44; p < 0,001) et que ceux suivis sur le Vicdessos en septembre 2018 (moyenne ± écart-type de 165 ± 181 m; t-test; t ratio = 5,008; df = 40; p < 0,001).

TABLEAU 4. — Taille des domaines vitaux (DV) des Desmans suivis (D2 à D7) et pourcentage du domaine vital connu obtenu en fonction du nombre de jours de suivi. Les cellules grisées représentent le nombre total de jours pendant lequel le Desman a été suivi. Les chiffres en gras indiquent une découverte du domaine vital à au moins 70 % puis à 100 %.

	Aston – oct. 2014		Aston – mai 2015		Vicdessos - sept. 2018		
_	♀ D2	♂ D3	♀ D2	♀ D4	♀ D 5	∂ D6	∂ D 7
Taille du DV	500 m	519 m	547 m	455 m	239 m	232 m	284 m
Nombre de jours de suivi			Pourcenta	nge du domaine v	rital obtenu		
1 jour	75%	68%	65%	79%	31%	97%	20%
2 jours	75%	100%	70%	79%	55%	97%	60%
3 jours	75%	100%	70%	79%	95%	100%	84%
4 jours	100%	100%	70%	79%	100%	100%	84%
5 jours	100%	100%	70%	79%	100%	100%	84%
6 jours	100%	100%	82%	79%	100%	100%	100%
7 jours	_	100%	82%	81%	100%	100%	100%
8 jours	_	100%	82%	81%	100%	100%	100%
9 jours	_	100%	87%	91%	100%	_	100%
10 jours	_	100%	87%	91%	100%	_	_
11 jours	_	100%	87%	91%	100%	_	_
12 jours	_	100%	87%	91%	_	_	_
13 jours	_	100%	89%	91%	_	_	_
14 jours	_	100%	97%	91%	_	_	_
15 jours	-	100%	100%	91%	_	_	_
16 jours	_	100%	100%	91%	_	_	_
17 jours	_	100%	100%	100%	_	_	_
18 jours	_	100%	100%	100%	_	_	_
19 jours	_	100%	100%	100%	_	_	_
20 jours	_	100%	100%	100%	_	_	_
21 jours	_	100%	100%	100%	_	_	_
22 jours	_	100%	100%	100%	_	_	_
23 jours	_	100%	-	100%	_	_	_
24 jours	-	100%	_	100%	_	_	_
25 jours	-	100%	_	100%	_	_	_
26 jours	-	100%	_	_	_	_	_
27 jours	_	100%	-	_	_	_	_

GÎTES ET INTERACTIONS SOCIALES

En superposant les déplacements de plusieurs individus fréquentant des portions proches ou similaires d'un même cours d'eau, il est possible de comparer leurs déplacements et d'avoir un aperçu du linéaire utilisé en commun. Ainsi, il ressort que les deux jeunes Desmans du Vicdessos (femelle D5 et mâle D6) utilisent 91 % de linéaire commun (Fig. 7). Sur l'Aston, en 2014, le domaine vital du mâle D3 recoupe en partie celui de la femelle D2; néanmoins, ils ne se croisent à aucun moment du suivi (Fig. 8).

Les Desmans ont utilisé chacun un à trois gîtes différents sur la durée du suivi (Tableau 5): un gîte principal et des gîtes secondaires utilisés moins fréquemment ou pour des périodes de repos plus courtes. La femelle D4 possède quant à elle deux gîtes principaux qu'elle occupera pendant la durée du suivi (suite à un changement de gîte). Certains gîtes sont communs à deux Desmans: c'est le cas en 2014 pour la femelle D2 et le mâle D3 qui ont utilisé alternativement un même gîte (Fig. 8), et en 2018 pour la femelle D5 et le mâle D6 qui utilisent un même gîte de façon parfois simultanée (Fig. 7). Les Desmans semblent très fidèles à leur gîte principal; c'est notamment le cas de la femelle D2 qui a occupé les mêmes zones de gîte en 2014 et 2015.

RYTHME D'ACTIVITÉ

Les relevés des différents types d'activité lors des localisations des Desmans permettent d'établir des graphiques (Annexe 2) et d'identifier les périodes de plus forte activité. Ainsi, sur les sept rythmes d'activité obtenus, trois à quatre pics d'activité se distinguent, deux nocturnes et un ou deux en journée, quels que soient la période ou le site d'étude considérés. Les Desmans passent significativement plus de temps en activité (faible ou forte) qu'en inactivité (t-test; t ratio = 5,238; df = 12; p< 0,001; Fig. 9). Ce pourcentage de temps actif n'est pas significativement différent entre les individus (LM; F = 3,051; p = 0,100). En revanche, le temps passé en activité varie significativement suivant le moment de la journée (LM; F = 35,500; p = 0,001). Plus spécifiquement, les Desmans possèdent une activité nocturne plus élevée par rapport à leur activité diurne (Fig. 9).

Influence des variations de débit

En 2015, les débits déversés au niveau du barrage de Riète, sur l'Aston, ont connu des variations allant de 0 à 9,14 m³/s (Fig. 3) du fait de la fonte des neiges, soit plus de 40 fois le débit réservé moyen de 0,227 m³/s. Les deux femelles ont effectué une translation de leurs zones de fréquentation des cours d'eau: la femelle D4, qui gîtait et chassait sur l'Aston pendant les forts débits, a fréquenté un deuxième gîte principal et était en activité principalement sur l'affluent du Sirbal lorsque ceux-ci ont diminué. Elle ne fréquentait alors l'Aston plus que ponctuellement pour des activités de chasse (Fig. 10). À l'inverse, la femelle D2 possédait son unique gîte et ses zones de chasse sur l'affluent des Ubals et

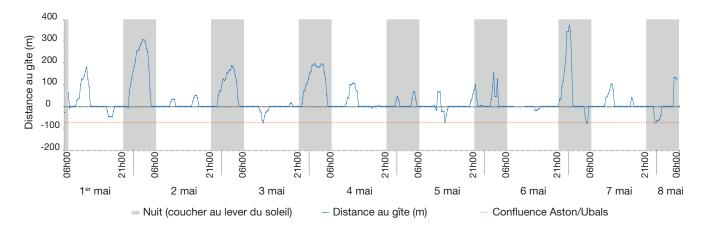


Fig. 5. — Déplacements de la femelle D2 suivie en 2015 sur les Ubals, affluent de l'Aston, pendant la période de suivi continu (du 1er au 8 mai 2015), La courbe bleue représente les déplacements du Desman par rapport à son gîte principal (valeur 0 en ordonnées). Les valeurs positives indiquent un déplacement en amont du gîte principal; les valeurs négatives indiquent un déplacement en aval du gîte principal. Le tracé orange correspond à la confluence avec l'Aston. Les zones grises symbolisent les phases nocturnes.

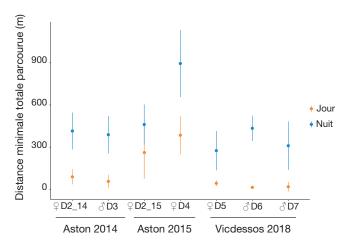


Fig. 6. — Distances totales parcourues en mètres par jour et par nuit pour chaque Desman suivi. Les points représentent la moyenne et les traits l'écart-type.

n'a exploré l'Aston que progressivement lorsque les débits ont diminué (Fig. 11).

En 2018, les débits enregistrés dans le tronçon court-circuité du Vicdessos ont varié de 0,43 à 9,42 m³/s (Fig. 4), soit 14 fois le débit réservé moyen de 0,65 m³/s. Les suivis ont débuté à une valeur de débit stable d'environ 1 m³/s pendant environ une semaine avant que cette valeur ne varie en fonction des éclusées. Les deux jeunes Desmans ont perdu leur émetteur peu de temps après le début de ces variations et les données collectées sont insuffisantes pour établir un lien entre leur comportement et les variations. Le mâle D7, qui gîtait sur un affluent et allait chasser la nuit sur le Vicdessos à partir du 15 septembre, semble quant à lui avoir décalé ses sorties de manière à ne fréquenter le tronçon court-circuité que lorsque les débits diminuaient de nouveau (Fig. 12), au moins pour les trois premières nuits après le début des variations de débit. La perte de l'émetteur le 21 septembre n'a cependant pas permis de collecter plus de données sur son comportement en contexte de soutien d'étiage.

DISCUSSION

Au cours de nos trois opérations de suivi du Desman des Pyrénées en Ariège, la méthode de fixation de l'émetteur privilégiée a été le collage sur les poils en bas du dos à l'aide de colle chirurgicale, la fixation par scotch à la base de la queue pouvant provoquer des lésions et nécessitant la recapture impérative de l'animal pour retirer l'émetteur (Fournier et al. 2015). Toutefois, en 2018 sur le Vicdessos, les individus suivis ont tous perdu leur émetteur sur un temps relativement court (entre 2 et 11 jours). Lors de cette opération, nous n'avons pas pu utiliser la même colle qu'en 2014 et 2015, celle-ci n'existant plus, et il est possible que cette deuxième colle ait été moins efficace ou moins facile à utiliser pour garantir le collage de l'émetteur. De plus, la femelle D8 qui a perdu son émetteur après deux jours de suivi présentait une zone de poils moins dense à la base du dos lors de sa capture, peut-être liée à une mue de l'espèce à cette période, rendant la fixation de l'émetteur plus difficile. Cette perte parfois précoce des émetteurs a été le principal facteur limitant pour l'acquisition des données, car les émetteurs utilisés ont par ailleurs donné entière satisfaction en termes de fiabilité ou de puissance de signal. Melero et al. (2011, 2014) ont utilisé des émetteurs sous-cutanés de 2,5 à 3 g, mis en place lors de manipulations sur individus anesthésiés, mais dans 50 % des cas, leurs émetteurs ont été défaillants, avec une émission inférieure à deux jours pour douze des trente Desmans suivis et inférieure à quatre jours pour trois autres Desmans. Sur une espèce aussi sensible que le Desman des Pyrénées, la fiabilité des protocoles de manipulation et du matériel de suivi reste impérative avant d'envisager toute étude impliquant la capture et l'équipement d'individus.

Malgré certaines durées de suivis parfois courtes, il a été possible d'obtenir des informations majeures sur l'écologie du Desman et sur l'influence des variations de débits.

Ainsi, nous avons pu montrer que la taille des domaines vitaux observés a varié d'un cours d'eau à l'autre. En effet, elle a été de 505 ± 39 mètres (moyenne ± écart-type) pour les Des-

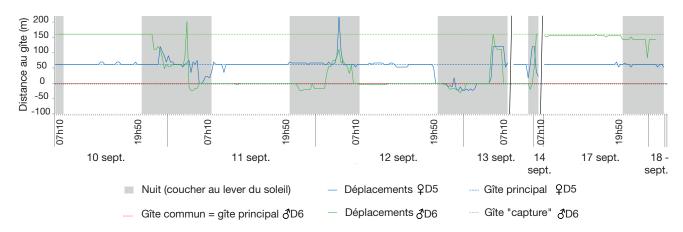


Fig. 7. – Déplacements comparés des deux jeunes Desmans suivis en septembre (sept.) 2018 sur le Vicdessos par rapport à leur gîte commun. La courbe bleue représente les déplacements du Desman 🖁 D5 et la courbe verte ceux du Desman 🖔 D6. La valeur 0 en ordonnées et le tracé rouge correspondent au gîte commun (= gîte principal de 3 D6). Les valeurs positives indiquent un déplacement en amont du gîte commun; les valeurs négatives indiquent un déplacement en aval du gîte commun. Le tracé vert pointillé correspond au gîte de ♂ D6 après sa capture; le tracé bleu pointillé, le gîte principal de ♀ D5. Les zones grises symbolisent les phases nocturnes. Les traits verticaux noirs encadrent les données des suivis discontinus des deux Desmans.

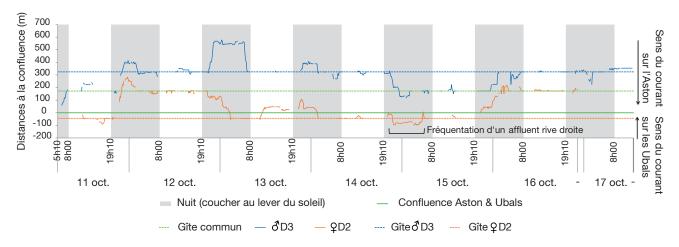


Fig. 8. — Déplacements comparés des deux Desmans suivis en octobre (oct.) 2014 sur l'Aston. La courbe rouge représente les déplacements du Desman 🔉 D2; la courbe bleue ceux déplacements du Desman 🖒 D3. La valeur 0 en ordonnées et le tracé orange correspondent à la confluence Aston/Ubals; le tracé rouge pointillé correspond au gîte principal de ♀ D2; le tracé bleu pointillé à celui de 🖒 D3; le tracé vert pointillé au gîte commun. Les zones grises symbolisent les phases nocturnes

mans suivis sur l'Aston, sans différence entre l'automne et le printemps, ce qui concorde avec les données bibliographiques récentes (Melero et al. 2011, 2014) qui décrivent des domaines vitaux moyens de 523 ± 51 mètres pour des suivis variant de 4 à 34 jours sur la rivière Tor en Espagne à l'Est des Pyrénées. En revanche, les domaines vitaux ont été significativement plus petits sur le Vicdessos, en moyenne de 252 ± 28 mètres.

Un des principaux facteurs pouvant expliquer ces différences pourrait être la ressource trophique, qui lorsqu'elle est moins importante ou moins accessible, obligerait les Desmans à augmenter la taille de leurs domaines vitaux, ainsi que les distances parcourues quotidiennement (supérieures sur l'Aston en mai 2015).

La faune invertébrée (richesse qualitative et quantitative) présente une variabilité temporelle au cours d'une année qui est à la fois la conséquence des cycles biologiques des espèces et de l'évolution de l'habitabilité du site en cours d'année (hydrologie, température, disponibilité en nourriture pour le benthos, etc.) (GAY Environnement 1995). L'un des pics d'émergence de nombreux Plécoptères et Ephéméroptères, proies consommées préférentiellement par le Desman (Biffi et al. 2017), se situe de l'hiver (étiage hivernal) au printemps, en condition de basses eaux et ce avant les forts débits provoqués par la fonte des neiges (débâcle) (Firmignac, comm. pers.). C'est aussi à cette période que l'on trouve les plus fortes biomasses de proies dans les rivières (Némoz & Bertrand 2008). À l'inverse, lors de la fonte des neiges en mai, comme ce fut le cas sur l'Aston en 2015, les insectes sont déjà hors d'eau et les larves restantes plus petites (Firmignac, comm. pers.). Néanmoins, la fin de l'été et l'automne (étiage estival) correspond également à un autre pic de ressource trophique, plus centrée cette fois-ci sur les Trichoptères, Ephéméroptères et Diptères (Firmignac, comm. pers.). Or les Desmans suivis sur l'Aston ont révélé des domaines vitaux similaires en automne et au printemps, excluant la variation saisonnière de la ressource trophique comme facteur explicatif principal sur ce paramètre.

Tableau 5. — Utilisation des gîtes par les Desmans suivis. Les astérisques indiquent les gîtes situés sur des affluents.

Site	Individu	Gîte(s)	Utilisation du gîte	Durée d'utilisation du gîte en minutes (moyenne ± écart-type)	Nombre d'utilisations
Aston (oct. 2014)	♀ D2	Principal* Secondaire	61 % 4 %	339 ± 192 min 180 min	9 1
		Commun avec ♂ D3	35 %	(une seule valeur) 221 ± 133 min	9
	∂ D3	Principal Commun avec ♀ D2	73 % 27 %	$307 \pm 96 \text{ min}$ $278 \pm 202 \text{ min}$	12 6
Aston (mai 2015)	♀ D2	Principal*	100 %	250 ± 82 min	29
	♀ D 4	Principal Principal*	82 % 18 %	241 ± 120 min 205 ± 134,04 min	23 8
Vicdessos (sept. 2018)	♀ D 5	Après capture	5 %	320 min (une seule valeur)	1
		Principal Commun avec ♂ D6	78 % 17 %	210 ± 203 min 204 ± 195 min	18 4
	♂ D6	Après capture	26 %	920 min (une seule valeur)	1
		Principal et commun avec ♀ D5	74 %	433 ± 274 min	6
	♂ D7	Après capture Secondaire	16 % 4 %	540 ± 113 min 150 ± 99 min	2 2
		Principal*	80 %	673 ± 273 min	8

La synthèse des sept campagnes estivales d'échantillonnages d'invertébrés réalisées entre 2013 et 2019 sur l'Aston et le Vicdessos (réalisée par Firmignac d'après les données du SIE Adour-Garonne représentant 84 échantillons d'invertébrés sur chaque station) montre que le nombre d'Éphéméroptères, Plécoptères et Trichoptères (EPT), proies consommées préférentiellement par le Desman (Biffi *et al.* 2017), est plus important sur la station du Vicdessos que sur la station de l'Aston. En effet, cette analyse révèle des densités estimées de proies EPT de l'ordre de 18 800 sur le Vicdessos contre seulement 10 590 sur l'Aston. Aussi, l'abondance de proies EPT représente environ 50 % de l'abondance totale des invertébrés sur la station Vicdessos contre seulement 39 % sur la station Aston en période estivale.

Bien qu'une étude de la ressource trophique plus ciblée sur les secteurs d'études de radiopistage du Desman des Pyrénées et pendant les opérations de suivis serait nécessaire pour conforter ces résultats, la ressource trophique globale des cours d'eau étudiés pourrait avoir influencé l'occupation de l'espace par les Desmans suivis. Enfin, sur l'Aston, la période de suivi de mai 2015 coïncide avec la période de gestation et d'élevage des jeunes, traduisant un besoin énergétique plus important, notamment pour les femelles, ce qui pourrait expliquer les plus grandes distances parcourues en mai 2015 par rapport à octobre 2014. La variation saisonnière de la ressource trophique pourrait également avoir influencé les distances parcourues, sans influencer la taille du domaine vital.

Toutefois, il également possible que la taille variable des domaines vitaux exprimée en linéaire de cours d'eau ne soit pas représentative de la surface d'habitats exploitables sur ce linéaire (surface potentiellement plus grande pour un même linéaire sur les cours d'eau les plus larges). En effet, il est intéressant de noter que deux Desmans sur trois (femelles D2 et D4) fréquentaient en grande partie des affluents sur l'Aston, donc des largeurs plus réduites de cours d'eau, tandis que deux

Desmans sur trois (femelle D5 et mâle D6) fréquentaient uniquement le cours d'eau principal sur le Vicdessos, beaucoup plus large. Il serait donc pertinent dans les prochaines études de prendre en compte une surface de cours d'eau utilisée, et non un linéaire, pour la définition des domaines vitaux des Desmans suivis, comme l'ont déjà fait certains chercheurs (Chora & Quaresma 2001; Esnaola *et al.* 2018).

Esnaola *et al.* (2021) ont quant à eux étudié l'utilisation de l'habitat par les Desmans et ont montré que la sélection d'habitats était motivée par les caractéristiques physiques d'un cours d'eau, notamment en lien avec les contraintes physiques qui s'appliquent sur le Desman et l'aident à contrôler sa flottabilité, et non pas par la disponibilité en invertébrés. Une caractérisation fine des habitats fréquentés par les Desmans suivis et une étude spécifique sur les invertébrés permettraient de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse sur nos cours d'eau en croisant ces deux facteurs.

Les rythmes d'activité observés au cours des trois opérations de suivi confirment les données les plus récentes (Melero et al. 2014) sur le caractère actif du Desman de jour comme de nuit, quelle que soit la saison (printemps ou automne), mais avec une activité nocturne tout de même plus marquée. Cependant, Melero et al. (2014) montrent que les Desmans suivis passent plus de temps inactifs qu'actifs, ce qui diffère de nos résultats montrant des Desmans significativement plus actifs, quels que soient le cours d'eau ou la période considérés. Cette différence pourrait s'expliquer par la méthode de suivi qu'ils utilisent et qui diffère de la nôtre avec des localisations à des intervalles de temps différents en fonction de l'activité et de la période de la journée (Melero et al. 2014).

Certains comportements sociaux ont pu être observés au cours de notre étude. Ainsi, le mâle et la femelle suivis en octobre 2014 sur l'Aston partageaient partiellement leurs domaines vitaux et un gîte en commun dans lequel ils ne se

sont cependant jamais croisés durant la semaine de suivi, leurs déplacements étant souvent effectués de manière synchrone mais décalée dans l'espace. En 2018 sur le Vicdessos, les deux jeunes Desmans D5 et D6 partageaient la quasi-totalité de leurs domaines vitaux et possédaient un gîte commun dans lequel ils ont eu plusieurs phases de repos communes. Cette dernière observation est cohérente avec des études récentes de Melero et al. (2011, 2014) qui ont aussi montré que des « couples » ou des paires de même sexe partageaient une partie de leur domaine vital et avaient des utilisations simultanées d'un même gîte. À noter que ces Desmans D5 et D6 sont très proches génétiquement et pourraient être issus d'une même portée, même s'il n'est pas possible de le certifier avec les marqueurs génétique utilisés. Il serait donc intéressant d'étudier les filiations génétiques, comme cela a été fait sur les rivières Tera et Tuela en Espagne (Escoda et al. 2019), montrant une dispersion des Desmans d'environ 1,4 km par génération, pour déterminer si les interactions sociales ont lieu indépendamment ou non des relations génétiques.

Enfin, face aux fortes diminutions de débits sur l'Aston en 2015, la femelle D4 a changé de gîte en quittant celui sur l'Aston au profit d'un gîte sur l'affluent Sirbal. Il semblerait que son premier gîte possédait une entrée rendue inaccessible après la baisse des débits (entrée déconnectée), l'obligeant à en fréquenter un nouveau. Cette donnée souligne l'importance de la connexion entre les berges et le cours d'eau afin de laisser accessibles la ou les entrées aux gîtes potentiels, d'autant plus que le Desman semble très fidèle à ses gîtes peu nombreux. En revanche, les forts débits ne semblent pas constituer un frein à l'activité de chasse pour cette femelle D4, qui continue à chasser sur l'Aston, ce qui pourrait appuyer l'hypothèse de l'inaccessibilité au gîte comme facteur de modification d'utilisation de l'espace lors des variations de débits. La femelle D2 a quant à elle eu un comportement opposé avec la femelle D4 et n'a exploré le cours d'eau principal que lorsque les débits ont diminué, pouvant traduire des comportements individuels différents. Cela rejoint le comportement du mâle D7 suivi en 2018 sur le Vicdessos. En effet, les trois nuits suivants les modifications de débits, il semble retarder ses sorties afin d'atteindre le cours d'eau principal uniquement lorsque ce dernier voit ses débits diminuer. Enfin, malgré l'insuffisance des données concernant les jeunes Desmans D5 et D6 suivis en 2018 sur le Vicdessos, il a été possible d'observer une réactivité immédiate lors de la vague d'alerte (première augmentation de débit avant les phases d'éclusées plus importantes). Cela pourrait démontrer un lien de cause à effet entre le comportement de ces deux Desmans et la variation des débits, bien qu'un suivi plus long aurait été nécessaire pour confirmer ou infirmer cette hypothèse.

CONCLUSION

Les suivis par radiopistage du Desman des Pyrénées restent rares, surtout en France où notre étude est la seule à avoir ciblé précisément l'influence des variations de débit générée par l'hydroélectricité sur l'utilisation de l'espace. Les données écologiques obtenues

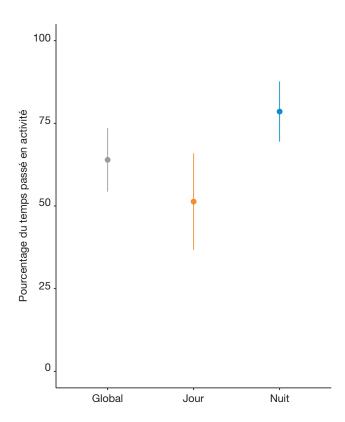


Fig. 9. — Pourcentage de temps passé en activité (faible ou forte) sur la totalité du suivi (global), pendant le jour et pendant la nuit. Les points représentent la moyenne et les traits l'écart-type.

se sont révélées majeures pour la prise en compte du Desman des Pyrénées et la proposition de mesures de gestion adaptées.

Ce travail a tout d'abord permis de confirmer des informations générales sur l'écologie du Desman, notamment son activité partiellement diurne et les interactions sociales entre les individus, telles que le partage de domaine vital et/ou de gîte. Il montre également la fidélité des Desmans à leurs gîtes peu nombreux et l'importance de la connexion entre les berges et le cours d'eau. Ainsi, il est primordial de préserver les berges offrant des gîtes potentiels afin que les Desmans y accèdent tout au long de l'année, quelles que soient les conditions hydrauliques. Enfin, ces suivis ont mis en lumière le rôle majeur des annexes hydrauliques, qu'elles soient temporaires ou permanentes, faisant partie intégrante des domaines vitaux de l'espèce, dont la taille peut varier d'un cours d'eau à un autre. Leur préservation et le maintien de leur connexion au cours d'eau principal est donc nécessaire à la bonne conservation du Desman des Pyrénées sur l'ensemble de son aire de répartition.

Les suivis ont également montré que les Desmans semblent réagir de différentes façons aux variations hydrauliques: changement de gîte, fréquentation plus ou moins importante d'affluent, décalage des sorties ou exploration de nouvelles zones de chasse. Ces réactions mettent en avant la nécessité d'une prise en compte de l'espèce, notamment par une concertation de tous les acteurs de l'eau (incluant les producteurs d'hydroélectricité) et une réelle implication dans la préservation de l'espèce. Il est également primordial de poursuivre l'acquisition de connaissances à ce sujet et de multiplier et

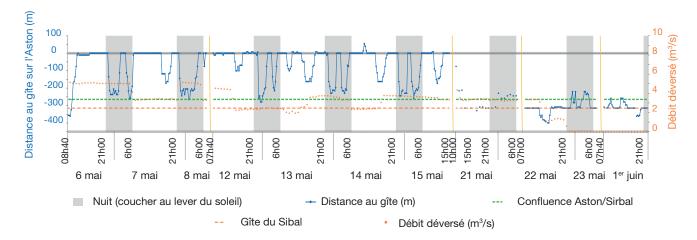


Fig. 10. — Déplacements de la femelle D4 (bleu) en lien avec les variations de débits (orange). La valeur 0 sur l'axe des ordonnées correspond au gîte principal sur l'Aston. Les pointillés rouges représentent le gîte principal sur l'affluent Sirbal; les pointillés verts, la confluence Aston/Sirbal. Les valeurs positives indiquent un déplacement en amont du gîte de l'Aston; les valeurs négatives, un déplacement en aval du gîte de l'Aston; les valeurs négatives sous les pointillés rouges, les déplacements en amont sur l'affluent Sirbal. Les zones grises symbolisent les phases nocturnes et les traits noirs verticaux une interruption du suivi. Remarque: la femelle ne fréquente l'affluent qu'à partir du 21 mai, les données du 6 mai indiquent que la femelle se déplace en aval de la confluence mais sur l'Aston et non sur l'affluent.

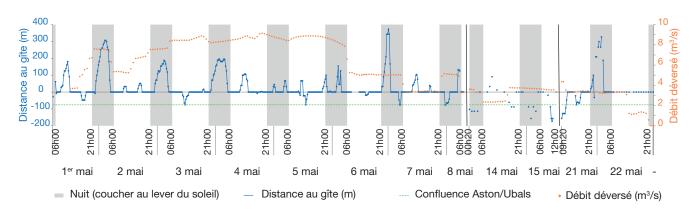


Fig. 11. — Déplacements de la femelle D2 (bleu) en lien avec les variations de débits (orange). La valeur 0 sur l'axe des ordonnées correspond au gîte principal. Les pointillés verts représentent la confluence Aston/Ubals. Les valeurs positives indiquent un déplacement en amont du gîte; les valeurs négatives, un déplacement en aval du gîte. Les zones grises symbolisent les phases nocturnes et les traits noirs verticaux une interruption du suivi.

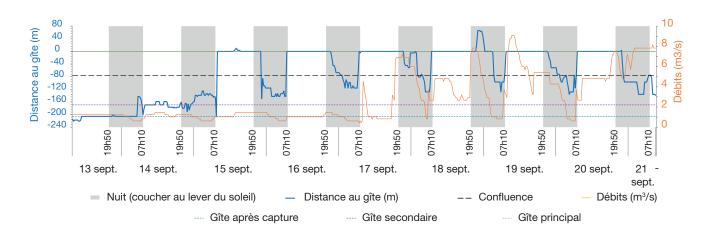


Fig. 12. — Déplacements du mâle D7 (bleu) suivi en septembre (sept.) 2018 sur le Vicdessos et un affluent, le ruisseau de Mijanès, en lien avec les variations de débits (orange) La valeur 0 sur l'axe des ordonnées et le tracé vert correspondent au gîte principal sur le ruisseau de Mijanès; le tracé violet au gîte secondaire; le tracé bleu, au gîte après capture. Les valeurs positives indiquent des déplacements en amont du gîte; les valeurs négatives, des déplacements en aval du gîte. Les pointillés noirs symbolisent la confluence Mijanès (au-dessus) et Vicdessos (en-dessous).

croiser les méthodes disponibles (suivi comportemental par radiopistage, modélisation hydraulique et analyse de la sensibilité des habitats (ECOGEA 2020), etc.) afin de comprendre encore mieux l'écologie du Desman des Pyrénées et proposer des mesures de conservation pertinentes pour cette espèce patrimoniale et menacée.

Remerciements

Nous remercions chaleureusement toutes les personnes ayant participé aux différentes opérations de radiopistage, notamment les nombreux bénévoles largement impliqués et sans qui nous n'aurions pu assurer de tels suivis. Nous remercions également les financeurs du projet LIFE+ Desman ayant permis la mise en place de telles opérations, ainsi qu'EDF et notamment le Centre d'Ingénierie hydraulique (CIH) pour la mise à disposition des données et des sites d'étude.

Merci aussi à la Mairie d'Aston pour son accueil et sa bienveillance. Nous remercions l'Observatoire de la Montagne, animateur Natura 2000 du site (FR7300827 - Vallée de l'Aston) ainsi que la société de pêche RIVA et les propriétaires riverains chez qui nous avons travaillé sur l'Aston. Nous remercions aussi l'Association agréée de Pêche et de Protection des Milieux aquatiques (AAPPMA) d'Auzat, les maires et les propriétaires des parcelles où se sont déroulées les opérations sur le Vicdessos.

Un grand merci à Iris Lang et Baptiste Charlot pour leur aide, leurs apports et leurs compléments sur la partie statistique de cet article.

Merci également à Johan Michaux et Lise-Marie Pigneur de GeCoLAB (Laboratoire de Génétique de la Conservation), pour leurs analyses génétiques ayant permis la confirmation (ou non!) du sexe des Desmans et l'identification des individus.

Enfin, nous remercions Patrick Haffner pour la relecture de cet article et ses différentes remarques.

RÉFÉRENCES

- AYMERICH P. & GOSALBEZ J. 2015. Evidencias de regresión local del desmán ibérico (Galemys pyrenaicus) en los Pirineos meridionales. Galemys 27: 31-40.
- AYMERICH P. & GOSALBEZ J. 2018. Regresión reciente y general del desmán ibérico en su límite noreste de distribución. Galemys 30: 1-10.
- BIFFI M., GILLET F., LAFFAILLE P., COLAS F., AULAGNIER S., BLANC F., Galan M., Tiouchichine M.-L., Némoz M., Buisson L. & MICHAUX J. 2017. — Novel insights into the diet of the Pyrenean Desman (Galemys pyrenaicus) using next-generation sequencing molecular analyses. Journal of Mammalogy 98 (5): 1497-1507. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx070
- BURT W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. Journal of Mammalogy 24 (3): 346-352. https://doi.org/10.2307/1374834
- CÉRÉGHINO R. & LAVANDIER P. 1997. Influence des éclusées hydroélectriques sur la distribution et le développement larvaire des Diptères Simuliidae d'une rivière de moyenne montagne. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Series III - Sciences de la Vie 3 320 (4): 329-338. https://doi.org/10.1016/S0764-4469(97)82775-8
- CÉRÉGHINO R. & LAVANDIER P. 1998. Influence of hypolimnetic hydropeaking on the distribution and population dynamics of

- Ephemeroptera in a mountain stream. Freshwater Biology 40 (2): 385-399. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00353.x
- CÉRÉGHINO R., CUGNY P. & LAVANDIER P. 2002. Influence of intermittent hydropeaking on the longitudinal zonation patterns of benthic invertebrates in a mountain stream. International Review of Hydrobiology 87 (1): 47-60. https://doi.org/10.1002/1522-2632(200201)87:1<47::AID-IROH47>3.0.CO;2-9
- CHARBONNEL A. 2015. Influence multi-échelle des facteurs environnementaux dans la répartition du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus) en France. Thèse de l'Université de Toulouse, 260 p.
- CHORA S. C. & QUARESMA C. M. 2001. Desman, Galemys pyrenaicus, Geoffroy 1811: spatial use patterns and ability to transpose the Fraguas small hydro (Paiva River, Douro Basin), in Association des Naturalistes de l'Ariège (éd.), 4èmes rencontres sur le Desman des Pyrénées 18-20 octobre 2001. ANA, Moulis: 6 p.
- ECOGEA 2020. Sensibilité de l'habitat du Desman des Pyrénées sur la rivière du Caillant (département des Pyrénées-Orientales). Rapport d'étude, ECOGEA, Muret, 43 p.
- Escoda L., Fernández-González A. & Castresana J. 2019. -Quantitative analysis in populations of a semi-aquatic mammal using kinship categories and network assortativity. Molecular Ecology Resources 19 (2): 310-326. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12967
- ESNAOLA A., GONZALEZ-ESTEBAN J., ELOSEGI A., ARRIZABALAGA-ES-CUDERO A. & AIHARTZA J. 2018. — Need for speed: preference for fast-flowing water by the endangered semi-aquatic Pyrenean Desman (Galemys pyrenaicus) in two contrasting streams. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 28 (3): 1-10. https://doi.org/10.1002/aqc.2893
- ESNAOLA A., MATA V., ARRIZABALAGA-ESCUDERO A., GONZALEZ-ESTEBAN J., LARRAÑAGA A., REBELO H., ELOSEGI A. & AIHARTZA J. 2021. — It is the ambience, not the menu. Prey availability does not drive habitat selection by the endangered Pyrenean Desman. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 31 (7): 1-14. https://doi.org/10.1002/aqc.3563
- Fournier P., Arcos F., Némoz M., Salvadores R., Fournier-CHAMBRILLON C., BLANC F. & LEVENARD P. 2015. — Métodos poco invasivos de fijación de radio emisores en el amenazado desmán ibérico (Galemys pyrenaicus), in SECEM (éd.), XII Congreso de la SECEM, Burgos, Castille-et-Leon, 4-7 décembre 2015. SECEM, Castille-et-Léon: 1 p.
- An {R} Companion to Applied FOX J. & WEISBERG S. 2019. Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA, Sage. https:// socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/, dernière consultation le 10 avril 2021.
- GAY ENVIRONNEMENT 1995. Indice biologique global normalisé IBGN (NF T90-350): guide technique. Ministère de l'Environnement, Agences de l'eau, Conseil Supérieur de la Pêche, Grenoble, 69 p.
- GISBERT J. & GARCIA-PEREA R. 2014. Historia de la regresion del desmán iberico Galemys pyrenaicus (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) en el Sistema Central (Península Ibérica). Munibe Monographs Nature Series 3: 19-35. https://doi.org/10.21630/mmns.2014.3.03
- GREGE 2014. Plan national d'Actions en faveur du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus): valorisation des spécimens découverts morts, années 2011-2013. Rapport d'étude, GREGE, Villandraut, 64 p.
- LENTH R. V. 2021. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.5.5-1. https://CRAN.R-project. org/package=emmeans, dernière consultation le 10 avril 2021.
- LIM M. 2015. Étude de l'incidence des lâchers d'eau sur le comportement et la survie du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus), en période de reproduction par la méthode de suivi par radiopistage. Mémoire, École nationale supérieure agronomique de Toulouse (INP-ENSAT), Auzeville-Tolosane, 83 p.
- LIM M., BLANC F., NÉMOZ M., FOURNIER-CHAMBRILLON C., FOURNIER P., LACAZE V., PONCET E. & LEVENARD P. 2015. -Suivi par radiopistage du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus) dans la vallée de l'Aston (09) et étude de l'influence des

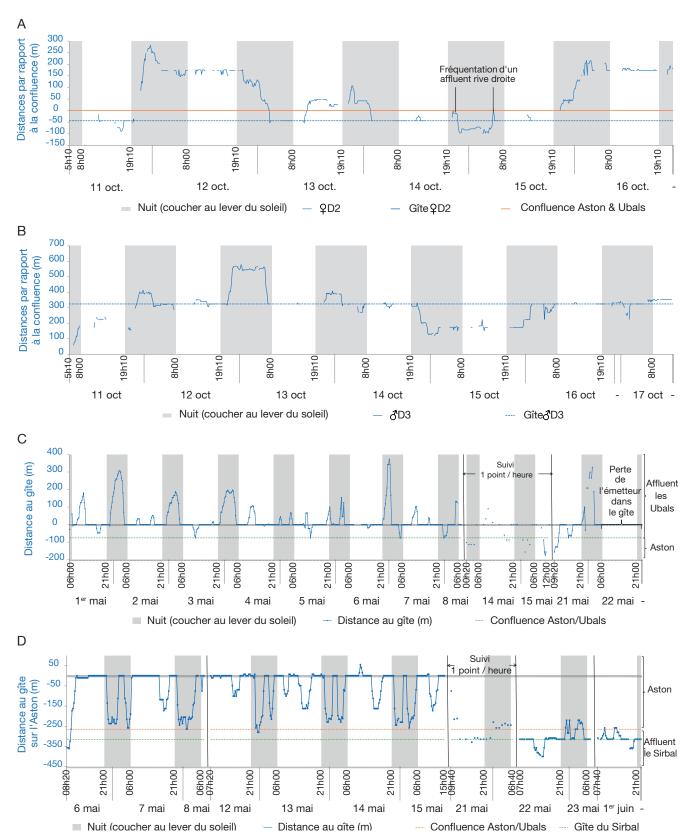
- fortes variations de niveaux d'eau, in SFEPM (éd.), 38^e colloque francophone de mammalogie. SFEPM, Le Haillan: 127-134.
- MELERO Y., AYMERICH P., LUQUE-LARENA J. J. & GOSALBEZ J. 2011. — New insights into social and space use behaviour of the endangered Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*). European Journal of Wildlife Research 58: 185-193. https://doi.org/10.1007/ s10344-011-0561-7
- MELERO Y., AYMERICH P., SANTULLI G. & GOSÀLBEZ J. 2014. Activity and space patterns of Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*) suggest non-aggressive and non-territorial behavior. *European Journal of Wildlife Research* 60: 707-715. https://doi.org/10.1007/s10344-014-0838-8
- NÉMOZ M. & BERTRAND A. 2008. Plan national d'actions en faveur du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus), 2009-2014.
 Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la Mer, Toulouse, 160 p.
- Peyre A. 1956. Écologie et biogéographie du Desman (*Galemys pyrenaicus*) dans les Pyrénées françaises. *Mammalia* 20 (4): 405-418. https://doi.org/10.1515/mamm.1956.20.4.405
- Peyre A. 1968. Cycles génitaux et corrélations hypophyso-génitales chez trois insectivores européens, in Canivenc R. (éd.), Cycles génitaux saisonniers de mammifères sauvages. Masson et Cie, Paris: 133-149.
- Peyre A. & Herlant M. 1961. Les modifications cytologiques de l'antéhypophyse du Desman (*Galemys pyrenaicus*). *Compterendu Académie des sciences* 252: 463-465.
- PONCET É., BLANC F., LIM M., MARC D. & NÉMOZ M. 2021. Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus* É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) 2011-2018: bilan et retours d'expérience sur huit années de capture dans les Pyrénées françaises. *Naturae* 2021 (3): 35-47. https://doi.org/10.5852/naturae2021a3
- QUAGLIETTA L. 2021. Galemys pyrenaicus. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e. T8826A200888614. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T8826A200888614.en, dernière consultation le 19 juillet 2022.

- QUAGLIETTA L., PAUPÉRIO J., MARTINS F., ALVES P. C. & BEJA P. 2018. Recent range contractions in the globally threatened Pyrenean Desman highlight the importance of stream headwater refugia. *Animal Conservation* 21 (6): 1367-9430. https://doi.org/10.1111/acv.12422
- R CORE TEAM 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.r-project.org/index.html, dernière consultation le 10 avril 2021.
- RICHARD P. B. & VALLETTE VIALLARD A. 1969. Le Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus): premières notes sur sa biologie. La Terre et la vie 3: 225-245. http://hdl.handle.net/2042/58948
- STONE R. D. 1985. Home range movements of the Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*) (Insectivore: Talpidae). *Zeitschrift für angewandte Zoologie* 72 (1-2): 25-36.
- STONE R. D. 1987a. The social ecology of the Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*) (Insectivora: Talpidae), as revealed by radiotelemetry. *Journal of Zoology* 212 (1): 117-129. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb05119.x
- STONE R. D. 1987b. The activity patterns of the Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*) (Insectivora: Talpidae), as determined under natural conditions. *Journal of Zoology* 213 (1): 95-106. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb03680.x
- STONE R. D. & GORMAN M. L. 1985. Social organization of the European mole (*Talpa europaea*) and the Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*). *Mammal Review* 15 (1): 35-42. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1985.tb00385.x
- UICN FRANCE, MNHN, SFEPM & ONCFS 2017. La Liste rouge des espèces menacées en France Chapitre Mammiferes de France métropolitaine. UICN France, MNHN, SFEPM & ONCFS, Paris, 16 p.
- WHITE G. C. & GARROTT R. A. 1990. Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data. Academic Press, San Diego, 383 p. https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092657-5.50002-1

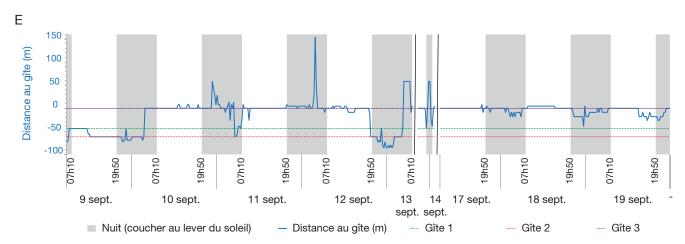
Soumis le 14 juin 2021 ; accepté le 17 novembre 2021 ; publié le 20 juillet 2022.

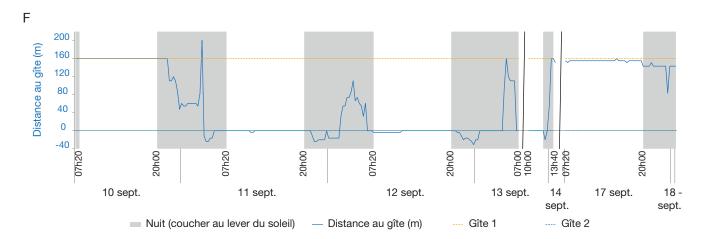
ANNEXES

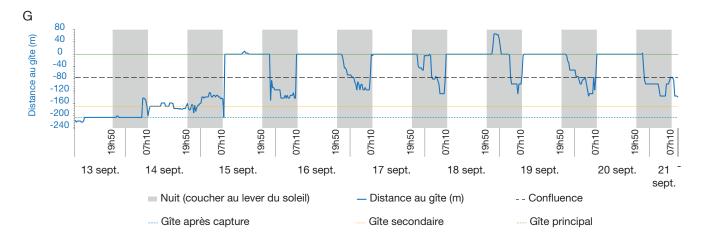
ANNEXE 1.- Déplacements des Desmans pendant la durée de leur suivi. Les traits noirs indiquent une rupture dans le suivi continu (toutes les 20 min). **A**, Déplacement de \bigcirc D2 sur l'Aston (valeurs positives) et un affluent (valeurs négatives) en octobre (oct.) 2014; **B**, déplacement de \bigcirc D3 sur l'Aston en octobre 2014; **C**, déplacement de $\cup$$ D2 sur un affluent de l'Aston en mai 2015; **D**, déplacement de $\cup$$ D4 sur l'Aston en mai 2015; **E**, déplacement de $\cup$$ D5 sur le Vicdessos en septembre (sept.) 2018; F, déplacement de 🖰 D6 sur le Vicdessos en septembre 2018; G, déplacement de 🖰 D7 sur le Vicdessos et un affluent en septembre 2018.



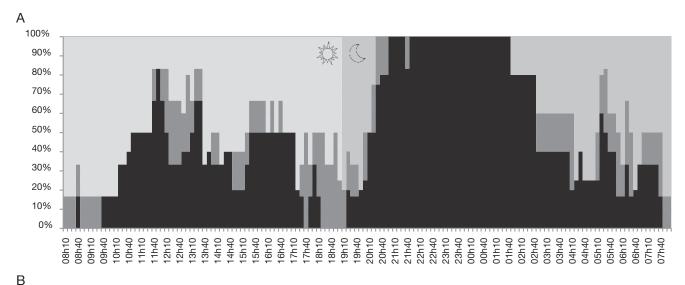
ANNEXE 1. — Suite.

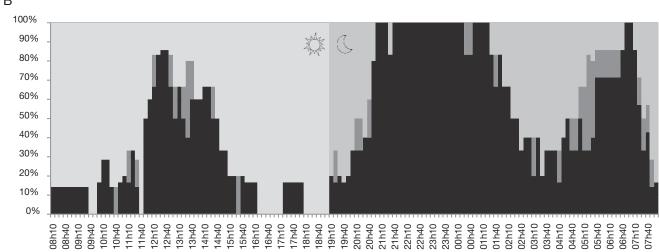


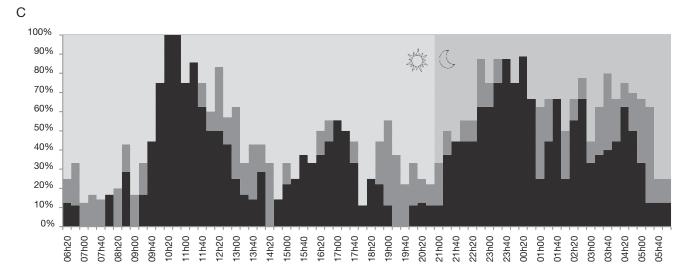




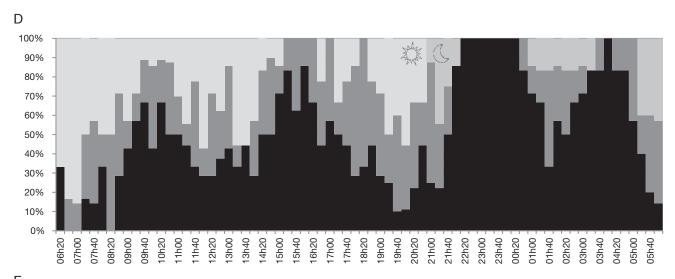
ANNEXE 2. — Rythme d'activité des Desmans suivis. En noir: activité forte, en gris: activité faible, en clair: activité nulle. La nuit (coucher au lever du soleil) est représentée par la couleur plus sombre pour l'activité nulle. A, Rythme d'activité de la femelle D2 (Aston, octobre 2014); B, rythme d'activité du mâle D3 (Aston, octobre 2014); C, rythme d'activité de la femelle D2 (Aston, mai 2015); D, rythme d'activité de la femelle D4 (Aston, mai 2015); E, rythme d'activité de la femelle D5 (Vicdessos, septembre 2018); F, rythme d'activité du mâle D6 (Vicdessos, septembre 2018); G, rythme d'activité du mâle D7 (Vicdessos, septembre 2018).

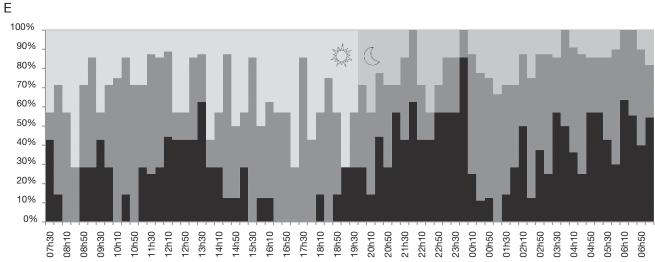


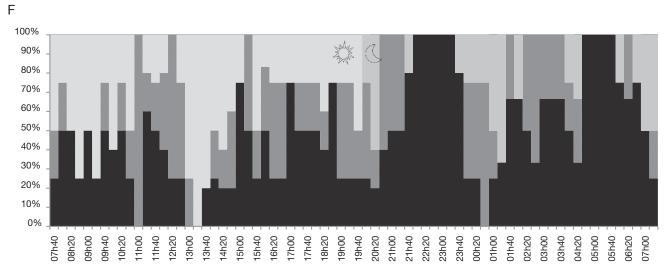




Annexe 2. — Suite.







ANNEXE 2. — Suite.

