

Modélisation de l'habitat potentiel du murin de bechstein (*Myotis bechsteinii* Kuhl) (1817)).

Auteur : Bouly, Nathan

Promoteur(s) : Dufrêne, Marc; 5583

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/24175>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

MODELISATION DE L'HABITAT POTENTIEL DU MURIN DE BECHSTEIN (*Myotis bechsteinii* Kuhl (1817)) EN WALLONIE

NATHAN BOULY

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN GESTION DES FORETS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNEE ACADEMIQUE 2024-2025

CO-PROMOTEURS : Pr MARC DUFRENE, QUENTIN SMITS

© *Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.*

Le présent document n'engage que son auteur.

MODELISATION DE L'HABITAT POTENTIEL DU MURIN DE BECHSTEIN (*Myotis bechsteinii* Kuhl (1817)) EN WALLONIE

NATHAN BOULY

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN GESTION DES FORETS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNEE ACADEMIQUE 2024-2025

CO-PROMOTEURS : Pr MARC DUFRENE & QUENTIN SMITS

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Axel Bourdouxhe et Marc Dufrêne pour leur encadrement et leur aide durant ce projet. Merci pour votre soutien et vos conseils dans la conception de ce TFE.

Je souhaite remercier particulièrement Quentin Smits de m'avoir proposé ce sujet qui m'a passionné. Merci pour ton aide précieuse et pour la passion que tu as pour les chiroptères, qui m'a motivé à choisir ce sujet.

Je souhaite également remercier mes amis de Master, avec qui j'ai passé deux formidables années, entre les travaux de groupe et la Camargue.

Merci également à tous mes cokoteurs de la CDG, du kot Portrait et de la coloc Albert pour tous ces moments passés ensemble, ce fut une belle aventure. Une pensée pour les amis de la Commission Photo et de la Traque aux Plantes, avec qui j'ai passé de belles années gembloutoises.

Un grand merci à mes parents, ma sœur et mon frère pour leur soutien durant mes études.

Finalement, je tiens à remercier Alexia pour sa présence, son soutien et sa patience durant cette période de travail intense. Merci beaucoup pour tes relectures et ton attention.

Résumé

Le murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*, Kuhl (1817)) est une chauve-souris présente en Wallonie, reconnue comme espèce indicatrice des forêts anciennes feuillues d'Europe et bénéficie à ce titre d'un cadre légal de protection. Son affinité pour ces zones boisées s'explique par son écologie : il dépend des cavités et micro-habitats forestiers pour gîter en journée, ainsi que de forêts naturelles diversifiées pour chasser une large gamme d'insectes. Il existe différentes manières de mieux comprendre les relations biotiques et abiotiques qui définissent la niche écologique d'une espèce. L'une des plus développées est la modélisation de la distribution d'espèce (SDM), qui permet ainsi d'étudier la distribution spatiale des populations, ainsi que l'importance de différentes variables climatiques et non-climatiques, actuelles et futures.

Cependant, la distribution de *Myotis bechsteinii* ainsi que les variables influençant cette dernière ne sont pas très bien comprises.

Nous montrons ici que les variables liées aux forêts feuillues indigènes constituent les principaux prédicteurs de la présence de l'espèce. Les résultats révèlent particulièrement que la proportion de feuillus dans un rayon de 250 m constitue le principal prédicteur de la présence de l'espèce.

Les analyses consécutives révèlent une affinité marquée pour les chênaies (*Quercus robur/petraea*) et les hêtraies (*Fagus sylvatica*), principalement dans les boisements feuillus anciens, ainsi qu'une sensibilité aux pratiques agricoles intensives. Contrairement aux observations d'autres études, l'espèce montre une certaine plasticité dans l'utilisation de milieux semi-ouverts, mais demeurent fortement dépendante des peuplements feuillus diversifiés. Les résultats valident ainsi le statut de spécialiste des forêts feuillues anciennes du murin de Bechstein, et mettent en évidence les zones centrales de présence ainsi que celles où l'espèce n'est pas encore connue. Ces résultats soulignent également l'importance d'une approche paysagère de la conservation.

Dans un contexte de changement climatique, la projection future de sa distribution indique une distribution globalement stable et un potentiel d'expansion vers de nouvelles zones favorables. Cette perspective offre une opportunité stratégique pour renforcer les mesures de conservation. Ces résultats fournissent des bases concrètes pour adapter la gestion forestière favorisant la diversification des peuplements et améliorer la connectivité des habitats à l'échelle régionale.

Mots clefs : SDM ; MaxEnt ; Wallonie ; Myotis ; bechsteinii ; Murin ; Bechstein ; Chiroptère ; Forêt ; Gîte ; Conservation ; Binaire ; Seuil

Abstract

Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*, Kuhl (1817)) is a bat occurring in Wallonia, recognised as an indicator species of Europe's old-growth deciduous forests and, as such, benefiting from a legal protection framework. Its affinity for wooded areas is explained by its ecology: it depends on tree cavities and microhabitats for daytime roosting, as well as diverse natural forests for hunting a wide range of insects.

There are various approaches to better understand the biotic and abiotic relationships that define a species' ecological niche. One of the most widely used is species distribution modelling (SDM), which allows us to study the spatial distribution of populations, as well as the relative importance of different climatic and non-climatic variables, under both current and future conditions.

However, the distribution of *Myotis bechsteinii* and the variables influencing it remain poorly understood. Here we show that variables related to native deciduous forests constitute the main predictors of the species' presence. In particular, the proportion of broadleaved trees within a 250 m radius is identified as the strongest predictor.

Subsequent analyses reveal a marked affinity for (*Quercus robur/petraea*) and beech (*Fagus sylvatica*) stands, especially within old deciduous woodlands, as well as sensitivity to intensive agricultural practices. Contrary to observations from some other studies, the species exhibits a certain degree of plasticity in its use of semi-open habitats, but remains highly dependent on diverse deciduous stands. The results thus validate the status of Bechstein's bat as a specialist of old deciduous forests and identify both the core areas of occurrence and regions where the species has not yet been recorded. It also highlights the importance of a landscape-scale approach to conservation.

In the context of climate change, future projections of its distribution indicate a generally stable distribution with potential expansion into new suitable areas. This outlook offers a strategic opportunity to strengthen conservation measures. These results provide a concrete basis for adapting forest management to promote stand diversification and improve habitat connectivity at the regional scale.

Keywords: *SDM ; MaxEnt ; Wallonia ; Myotis ; bechsteinii ; Bechstein ; Chiroptera ; Forest ; Roost ; Conservation ; Binary ; Threshold*

TABLE DES MATIERES

1.	Contexte général	1
2.	Revue de littérature.....	2
2.1.	L'espèce étudiée : le murin de Bechstein.....	2
2.2.	Le murin de Bechstein en Wallonie.....	5
2.3.	La modélisation de la distribution d'une espèce	7
3.	Questions et hypothèses de recherche	10
4.	Matériel et méthodes	11
4.1.	Données d'entrée.....	13
4.1.1.	Données de présence du murin de Bechstein.....	13
4.1.2.	Variables environnementales.....	14
4.2.	Points de pseudo-absence	16
4.3.	Sélection des variables	16
4.3.1.	Analyse de la corrélation par le test de Pearson	17
4.3.2.	Analyse de la multicolinéarité par le facteur d'inflation de la variance (VIF)	17
4.4.	Modélisation MaxEnt.....	18
4.4.1.	Validation croisée spatiale	18
4.4.2.	Calibration et tuning du modèle	19
4.4.3.	Sélection du modèle optimal	20
4.4.4.	Etude des courbes de réponse à chaque variable	21
4.5.	Création de la couche binaire de l'habitat potentiel	22
4.6.	Statistiques de classes d'occupation du sol	23
4.7.	Etude des variables forestières.....	24
4.7.1.	Catégorisation de l'ancienneté des forêts de Wallonie.....	25
4.7.2.	Proportions des neuf essences majoritaires dans les forêts wallonnes.....	26
4.8.	Projection climatique future.....	27
5.	Résultats.....	28
5.1.	Modélisation MaxEnt.....	28
5.1.1.	Sélection du modèle optimal	31
5.1.2.	Etude des courbes de réponse à chaque variable	32
5.2.	Création de la couche binaire de l'habitat potentiel	36
5.3.	Statistiques de classes d'occupation.....	37
5.4.	Etude des variables forestières.....	39
5.4.1.	La catégorisation de l'ancienneté des forêts de Wallonie.....	39

5.4.2. Proportions des neuf essences majoritaires dans les forêts wallonnes.....	40
5.5. Projection climatique future.....	42
6. Discussion	44
6.1. Modèles et performances	44
6.2. Le murin de Bechstein et son environnement	44
6.3. Projection future.....	47
6.4. Perspectives	49
7. Conclusion.....	51
Contribution personnelle.....	52
8. Bibliographie	53
Annexes.....	66

LISTE DES FIGURES :

Figure 1 : Aire de répartition de <i>Myotis bechsteinii</i> , issue de la Liste Rouge de l'UICN des espèces menacées (Paunović, 2016).	2
Figure 2 : Photos de l'espèce étudiée	3
Figure 3 : Diagramme BAM.....	7
Figure 4 : Schéma récapitulatif des étapes de modélisation réalisées dans ce projet.	12
Figure 5 : Distribution des points de présence de <i>Myotis bechsteinii</i>	13
Figure 6 : Dendrogramme des variables après sélection.....	18
Figure 7 : Projection des points de fonds selon la classification croisée spatiale en 4 groupes de type damier hiérarchisé.	19
Figure 8 : Seuil J de Youden illustré sur la courbe ROC.....	23
Figure 9 : Schéma illustratif de l'analyse statistique des résidus standardisés	24
Figure 10 : Carte de la distribution de l'habitat estival du murin de Bechstein (<i>Myotis bechsteinii</i>) en Wallonie, modélisé à une résolution spatiale de 50 mètres (modèle R50m).....	29
Figure 11 : Carte de la distribution de l'habitat estival du murin de Bechstein (<i>Myotis bechsteinii</i>) en Wallonie, modélisé à une résolution spatiale de 1000 mètres (modèle R1000m).....	30
Figure 12 : courbes de réponse des 32 variables utilisées pour la réalisation du modèle.....	33
Figure 13 : Histogramme des pourcentages de contribution des variables dans le modèle R50m	34
Figure 14 : Histogramme de l'importance par permutation des variables conservées dans le modèle R50m	34
Figure 15 : Carte de superposition des cinq couches binaires, réalisées à cinq seuils de probabilité de présence de l'habitat potentiel.....	36
Figure 16 : Histogrammes des résidus standardisés des différentes classes d'occupation du sol, selon les seuils de probabilité de présence	38
Figure 17 : Boîtes à moustache de la distribution de la probabilité présence de l'habitat de <i>M. bechsteinii</i> , selon les contextes forestiers	39
Figure 18 : Boîtes à moustache de la distribution de la probabilité présence de l'habitat de <i>M. bechsteinii</i> , selon les deux catégories d'ancienneté, forêt ancienne et boisement récent.....	40
Figure 19 : Histogramme des valeurs de corrélations brutes et partielles des neuf essences, avec la probabilité de présence de <i>Myotis bechsteinii</i>	41
Figure 20 : carte binaire de la projection future de <i>Myotis bechsteinii</i> en Wallonie, sur base des prévisions climatiques futures 2041-2070, selon le scénario RCP 4.5.....	43

LISTE DES TABLEAUX :

Tableau 1 : Classification de l'ancienneté des forêts de Wallonie, réalisée par (Kervyn et al., 2014).	25
Tableau 2 : Valeurs moyennes des différents indicateurs de performance pour les modèles R50m et R1000m	31
Tableau 3 : Corrélations entre indices de composition forestière et probabilité de présence	41
Tableau 4 : Statistiques de l'évolution surfacique binaire de la distribution de l'habitat potentiel de <i>Myotis bechsteinii</i> en Wallonie, au seuil J de Youden, entre la distribution actuelle et la projection future sur base des prévisions climatiques futures 2041-2070, selon le scénario RCP 4.5.	42
Tableau A5 : Valeurs de contribution, de permutation et la tendance de la courbe de réponse pour chacune des 32 variables du modèle R50m.....	79
Tableau A6 : Résidus standardisés des associations entre les classes d'occupation du sol (LCCS) et la probabilité de présence de <i>Myotis bechsteinii</i> selon différents seuils de probabilité (0,10 ; 0,25 ; 0,50 ; 0,75 ; 0,90).....	81
Tableau A7 : Description statistique des 100 000 données, en fonction des quatre classes forestières.	82
Tableau A8 : Description statistique des 100 000 données, en fonction des deux catégories d'ancienneté.	83
Tableau A9 : Test de Kruskal-Wallis sur les quatre classes forestières.	83
Tableau A10 : Analyses post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni. Comparaisons deux à deux entre classes forestières détaillées	83
Tableau A11 : Test de Kruskal-Wallis sur les deux catégories d'ancienneté.	83
Tableau A12 : Corrélations brutes et partielles (incluant l'effet de l'altitude) des neuf essences.....	84
Tableau A13 : Corrélations entre altitude et essences forestières, classés dans l'ordre décroissant..	84

LISTE DES ACRONYMES :

Acronyme	Nom complet
AICc	Akaike Information Criterion corrected
ALAN	Anthropic Light At Night
AUC	Area Under Curve
CBI	Continuous Boyce Index
diff.avg	Différence moyenne
fc	Feature Class
LCCS	Land Cover Classification System
LiDAR	Light Detection and Ranging
LWE	LifeWatch Écotopes
MaxEnt	Maximum Entropy
MNH	Modèle Numérique de Hauteur
MNHC	Modèle Numérique de Hauteur de la Canopée
MNT	Modèle Numérique de Terrain
Ncoef	Nombre de coefficients par paramètres du modèle
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index
OR10	10% training presence Omission Rate
Ormtp	Omission Rate minimum training presence
OSM	OpenStreetMap
R1000m	Modélisation réalisée à une résolution spatiale de 1000 mètres
R50m	Modélisation réalisée à une résolution spatiale de 50 mètres
RCP 4.5	Representative Concentration Pathway 4.5
rm	Regularization Multiplier
ROC	Receiver Operating Characteristic
S2_SR	Sentinel-2 Surface Reflectance
SDM	Spatial Distribution Models
TPI	Topographic Position Index
val.avg	Valeur moyenne
VIF	Variance Inflation Factor

1. Contexte général

La préservation de la biodiversité constitue aujourd'hui un enjeu majeur face aux pressions croissantes exercées sur les écosystèmes. Parmi les groupes faunistiques les plus sensibles à ces perturbations figurent les chiroptères, qui jouent un rôle écologique fondamental en tant que régulateurs de populations d'insectes (Tuneu-Corral *et al.*, 2023). À l'échelle mondiale, de nombreuses espèces de chiroptères sont en déclin, souvent en raison de la perte d'habitats, de la pollution lumineuse, des collisions avec les infrastructures comme les éoliennes ou encore des dérangements anthropiques comme les voies majeures de circulation (Azam *et al.*, 2016; Laforge *et al.*, 2019) ou l'intensification de l'agriculture (Cardillo *et al.*, 2005). Leur biologie particulière, caractérisée par une longévité élevée et un faible taux de reproduction, les rend particulièrement vulnérables aux changements environnementaux rapides. Une fois une population effondrée, sa capacité de rétablissement est limitée, ce qui accroît le risque d'extinction locale.

En Wallonie, les chiroptères font l'objet d'un suivi attentif, notamment dans le cadre de la directive 92/43/CEE (dite « Faune-Flore-Habitats »). Toutefois, malgré les efforts de conservation, de nombreuses incertitudes subsistent quant à leur répartition spatiale et à leurs préférences écologiques. Dans ce contexte, les modèles de distribution d'espèces (*Species Distribution Models*, SDM) apparaissent comme des outils précieux. Ces modèles permettent de prédire la probabilité de présence d'une espèce en fonction de variables environnementales, et ce, même à partir de jeux de données relativement limités, une caractéristique particulièrement avantageuse pour les chiroptères, souvent difficiles à détecter sur le terrain (Hernandez *et al.*, 2006).

Les SDM sont aujourd'hui largement utilisés pour orienter les politiques de conservation, identifier les habitats prioritaires ou encore anticiper les effets du changement climatique (Bellamy *et al.*, 2013; Guisan *et al.*, 2013). Ils offrent une vision intégrée de la distribution potentielle des espèces et permettent d'explorer leurs exigences écologiques à différentes échelles spatiales. En effet, la résolution spatiale des modèles peut être adaptée en fonction des objectifs : une échelle fine permet d'analyser l'utilisation de l'habitat à l'échelle locale, tandis qu'une échelle plus grossière est utile pour des analyses régionales ou continentales (Bellamy & Altringham, 2015; Oeser *et al.*, 2023). Cette flexibilité est particulièrement pertinente pour les chiroptères, dont l'utilisation de l'espace varie selon les espèces, les saisons et les contextes paysagers.

Ce travail s'inscrit dans cette dynamique en combinant des approches de modélisation à différentes résolutions spatiales afin d'améliorer la compréhension de l'écologie spatiale du murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817), une chauve-souris typiquement forestière. Il vise à évaluer dans quelle mesure l'intégration de données environnementales à haute résolution permet d'affiner les prédictions de distribution, historique et future, et comment ces modèles peuvent être mobilisés pour appuyer les stratégies de conservation en Wallonie.

2. Revue de littérature

2.1. L'espèce étudiée : le murin de Bechstein

Le murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817) est un chiroptère forestier rare, appartenant à la famille des Vespertilionidés, dont l'aire de répartition couvre principalement l'Europe centrale et occidentale (figure 1). De taille moyenne, ayant une envergure de 25-30 cm, il se distingue par de longues oreilles larges et glabres, une fourrure dorsale brun-châtain et ventrale beige à grise (Kerth & Van Schaik, 2020). La longévité maximale connue atteint 19 ans chez les femelles et 21 ans chez les mâles (Henze, 1979).

Le régime alimentaire du murin de Bechstein est strictement insectivore, constitué d'un large spectre d'arthropodes essentiellement forestiers. Ainsi, si son alimentation est principalement composée de diptères et de lépidoptères (Vaughan, 1997), *Myotis bechsteinii* reste opportuniste et se nourrit d'une grande variété d'arthropodes, qu'il capture en vol, ou glane au sol et sur le feuillage, principalement à faible hauteur sur des sites de chasse régulièrement visités (Dietz *et al.*, 2013).

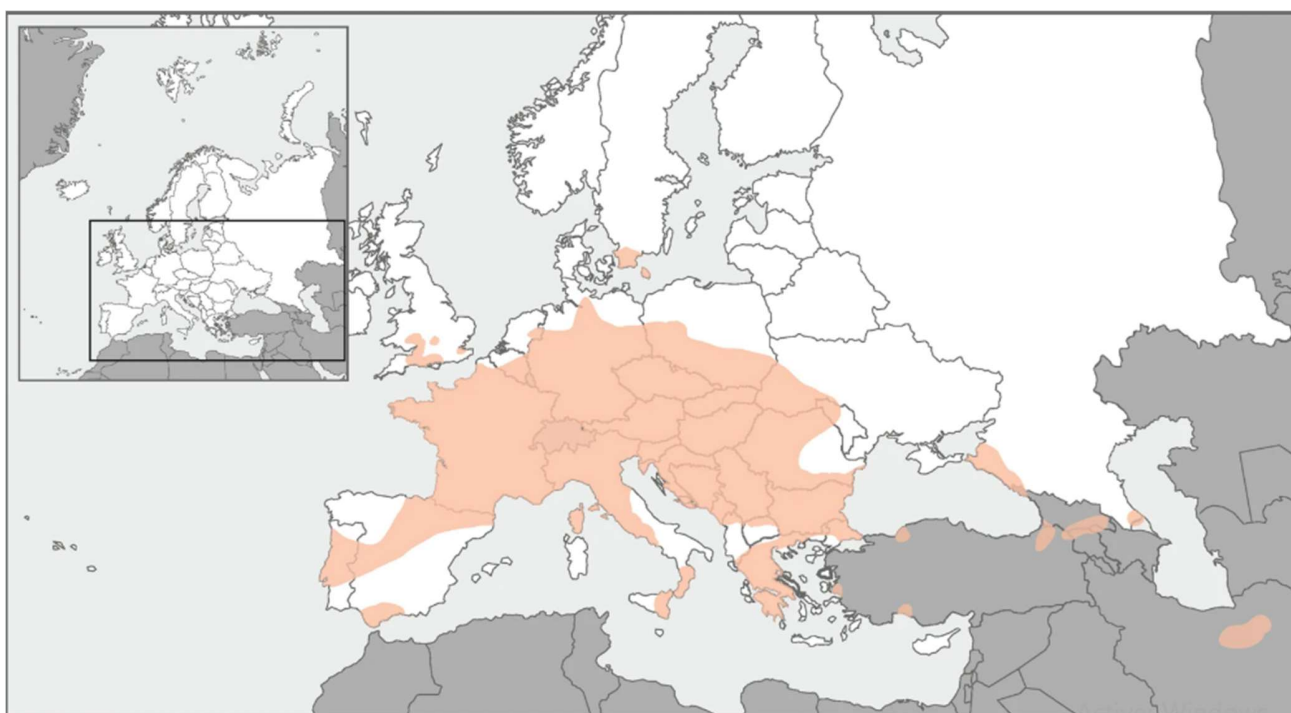


Figure 1 : Aire de répartition de *Myotis bechsteinii*, issue de la Liste Rouge de l'UICN des espèces menacées (Paunović, 2016).

L'habitat de préférence de *Myotis bechsteinii* est peu fragmentés et dominées par des feuillus, en particulier par le chêne (*Quercus robur/petraea*) et dans une moindre mesure par le hêtre (*Fagus sylvatica*) (Dietz & Pir, 2009; Hohti *et al.*, 2010; Napal *et al.*, 2010). Ces formations forestières doivent présenter une structure complexe, incluant un sous-bois dense, une canopée continue et surtout une abondance d'arbres à cavités naturelles (Froidevaux *et al.*, 2016; Singer *et al.*, 2021). L'habitat du murin de Bechstein est étroitement lié aux forêts anciennes subnaturelles feuillues européennes, qui représentent les ensembles boisés ayant subi une gestion anthropique, mais étant resté feuillus depuis

le XVIII^{ème} siècle. L'espèce est à ce titre considérée comme une espèce indicatrice de ces forêts (Kaňuch *et al.*, 2008; Singer *et al.*, 2021).

Les cavités arboricoles, comme celles créées par les pics (*Picidae*), sont essentielles aux fonctions biologiques de l'espèce : elles servent de gîtes diurnes, de sites de maternité pour les colonies de femelles, et parfois de refuges hivernaux (Kerth, Wagner, *et al.*, 2001; Russo *et al.*, 2005).

La dynamique d'occupation des cavités naturelles, influencé par les comportements sociaux et spatiaux, diffèrent nettement entre les sexes. Les femelles présentent une forte philopatrie : elles restent toute leur vie au sein de leur colonie natale, composée de plusieurs lignées maternelles (Dekeukeleire *et al.*, 2016; Kerth *et al.*, 2003). Ces colonies de reproduction, généralement constituées de 20 à 50 femelles adultes, se regroupent dans des gîtes forestiers communs, et pratiquent une dynamique de fission-fusion. Ce comportement désigne un mode d'organisation sociale flexible dans lequel les individus d'une même colonie se scindent fréquemment en sous-groupes temporaires occupant des gîtes distincts, puis se reforment (Kerth & König, 1999). Les mâles, en revanche, quittent leur colonie natale dès leur première année et adoptent un mode de vie solitaire durant l'été (Kerth & Morf, 2004).



Figure 2 : Photos de l'espèce étudiée a) Murin de Bechstein adulte (*Myotis bechsteinii*) [Auteur : Ján Svetlík.] ; b) Murin de Bechstein en hibernation en cavité souterraine [Auteur : Matthieu Gauvain] ; c) Murin de Bechstein en vol [Auteur : Manuel Ruedi] ; source : INaturalist (<https://www.inaturalist.org/taxa/74697-Myotis-bechsteinii>).

La reproduction a lieu en dehors des colonies, principalement dans des sites souterrains appelés "sites de *swarming*", où les deux sexes se rencontrent entre août et octobre (Kerth *et al.*, 2003). Bien que le murin de Bechstein soit considéré comme étant une espèce relativement sédentaire, très attaché à un noyau forestier restreint entre les gîtes d'été et les sites de chasse nocturne, les individus adultes

peuvent parcourir des distances dépassant parfois 20 km pour rejoindre une cavité souterraine (Dekeukeleire *et al.*, 2016; Janssen & Verkem, 2024). Ces grands déplacements cycliques se déroulent lors de la période de reproduction, mais également à l'automne et au printemps pour rejoindre ou quitter les sites souterrains d'hibernation (Russo, 2023).

Le murin de Bechstein a une croissance démographique assez faible, les femelles n'ayant qu'un seul jeune par an. Néanmoins, ce faible taux reproductif est contrebalancé par une faible mortalité annuelle des femelles adultes (5-10%) et un taux de reproduction constant jusqu'à un âge avancé (Kerth & Van Schaik, 2020). Cependant, des effondrements locaux exceptionnels de population ont déjà été observés, dus à des extrêmes climatiques. Les populations touchées avaient alors mis environ 8 ans pour se rétablir (Fleischer *et al.*, 2017). Ce faible taux de reproduction expose donc les populations à des risques accrus dans le contexte des changements environnementaux futurs.

Le comportement sédentaire de *Myotis bechsteinii* et cette dépendance aux formations forestières matures explique la forte sensibilité de l'espèce à la gestion sylvicole. L'espèce réagit particulièrement aux pratiques forestières intensives, souffrant de l'exploitation des vieux arbres à cavités et des coupes à blanc (Dietz & Krannich, 2019; Dietz & Pir, 2009). Cette vulnérabilité s'explique par le fait que l'espèce se nourrit et se déplace dans une zone forestière relativement restreinte autour de sa colonie, en évitant les milieux ouverts et les zones anthropisées. Cela rend les populations de l'espèce particulièrement vulnérable à la fragmentation de l'habitat et au dérangement d'origine anthropique, lié au développement d'infrastructures, de routes et d'agriculture intensive, ayant pour conséquence un plus faible succès reproductif et une disponibilité en terrain de chasse amoindrie (Berthinussen & Altringham, 2012; Kerth & Melber, 2009).

La conservation de l'espèce repose donc sur le maintien de forêts matures à dominance feuillue, la préservation d'une densité suffisante d'arbres sénescents et la limitation des mises à blanc dans les peuplements feuillus. Une gestion forestière adaptée doit privilégier les vieilles forêts caduques aux plantations de conifères et préserver les arbres à cavités. L'installation de nichoirs artificiels pourrait également constituer une mesure de gestion complémentaire dans les zones où les cavités naturelles sont insuffisantes (Kerth & Van Schaik, 2020).

L'impact du changement climatique sur le murin de Bechstein fait l'objet de recherches récentes (Mundinger *et al.*, 2021, 2022). L'espèce pourrait atténuer les effets des températures élevées en sélectionnant des gîtes mieux isolés ou plus ombragés (Kerth, Klaus Weissmann, *et al.*, 2001).

L'effet principal du changement climatique semble dépendre de son influence sur la disponibilité des insectes, ressource alimentaire essentielle. Les sécheresses accrues ou de longues périodes de précipitations pourrait causer une diminution de cette ressource et affecter négativement le succès reproducteur des populations (Linton & Macdonald, 2018). De même, la dégradation des peuplements forestiers, notamment par les incendies ou par des mortalités importante de peuplement, représenterait une menace directe pour les habitats essentiels de l'espèce (Kerth & Van Schaik, 2020). À l'inverse, une gestion forestière favorisant les feuillus pourrait bénéficier à l'espèce. Enfin, bien que les effets du changement climatique sur l'hibernation et la mortalité saisonnière de l'espèce ne soient pas encore bien documentés, ils sont jugés plausibles (Reusch *et al.*, 2019).

2.2. Le murin de Bechstein en Wallonie

La distribution du murin de Bechstein en Wallonie est assez polarisée : les populations connues se concentrent principalement dans les régions de grands massifs feuillus de moyenne altitude, comme la Fagne-Famenne-Calestienne, la Lorraine et la basse et moyenne-Ardenne (cf. carte des régions bioclimatiques, annexe A). Néanmoins, d'autres observations éparses de l'espèce ont également été faites sur une grande partie du territoire, probablement dû à la phénologie migratoire et à la dispersion des jeunes mâles. L'espèce reste cependant quasiment absente du plateau limoneux du nord de la région (Hesbigno-Brabançon, plaines et vallées Scaldisiennes), qui est intensément cultivé et beaucoup moins boisé.

La forêt wallonne couvre environ 563 000 hectares, soit 33% du territoire régional. Sa composition actuelle reflète les transformations majeures subies au cours des 150 dernières années : bien que les feuillus dominent aujourd'hui à 56,6% (265 500 ha) contre 43,4% pour les résineux (198 100 ha), l'épicéa commun, essence non indigène, constitue encore 25,5% de la surface forestière totale (126 000 ha), témoignant des plantations massives réalisées aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles pour des raisons économiques (Lejeune *et al.*, 2022).

Cette évolution historique de la composition forestière revêt une importance cruciale pour comprendre les enjeux de conservation du murin de Bechstein en Wallonie. Les peuplements feuillus naturels tels que les hêtraies, les chênaies, ainsi que les peuplements mixtes hêtre-chêne (représentant en tout 27,1%, soit 152 000 ha (Alderweireld *et al.*, 2015)), constituent l'habitat optimal de l'espèce. La répartition altitudinale des essences influence directement la disponibilité d'habitat : en dessous de 300 mètres d'altitude, les feuillus dominent largement, tandis qu'au-delà de 400 mètres, en Ardenne, les résineux restent historiquement plus présents. Dietz & Pir (2009) suggérant que l'espèce présente une densité de population moins importante en altitude, la répartition locale et irrégulière de l'espèce en Ardenne pourrait donc être due à la présence plus importante de résineux ou de conditions climatiques moins favorables à l'espèce.

M. bechsteinii figure parmi les 22 espèces de chiroptères présentes sur le territoire wallon, et la protection légale stricte dont bénéficie l'espèce constitue un cadre favorable à sa conservation. Cette espèce d'intérêt communautaire est inscrite aux annexes II et IV de la Directive Habitats européenne. Elle bénéficie également de la protection des conventions internationales de Berne, Bonn et de l'accord EUROBATS (BISE, 2025). Néanmoins, Son statut de conservation révèle une situation contrastée : bien que classé en état défavorable, l'espèce présente une tendance à l'amélioration selon le dernier rapportage officiel comme la majorité des espèces de chiroptères en Wallonie (SPW - DGO3 - DEMNA & Natagora-Plecotus, 2018). Cette évaluation positive doit néanmoins être nuancée : si les populations hivernantes de chiroptères ont triplé au cours des trente dernières années, elles demeurent très inférieures aux effectifs historiques observés durant la première moitié du XX^e siècle, avant le déclin majeur de la seconde moitié de ce siècle (Kervyn *et al.*, 2009). Cette tendance populationnelle n'est pas connue pour *Myotis bechsteinii* par un manque cruel de données historiques, mais on peut imaginer que ce déclin n'a pas épargné cette espèce. Cette régression historique s'explique largement par les transformations agricoles et forestières majeures la Wallonie, notamment la transition globale vers l'agriculture mécanisée, la suppression des éléments structurants du paysage, la conversion de parcelles peu productives en résineux et l'intensification de la sylviculture conventionnelle (Kervyn *et al.*, 2009), cette dernière ayant considérablement réduit les possibilités d'accomplissement du cycle

sylvigénétique naturel, nécessaire au développement des microhabitats forestiers requis par les chiroptères forestiers.

Ce manque de compréhension des dynamiques des populations est toujours d'actualité, expliquant en partie l'importante incertitude entourant l'estimation des populations wallonnes. À l'échelle belge, les estimations actuelles varient entre 200-1100 individus avec une surface d'occupation de 6 100 hectares en zone atlantique et entre 500-4000 individus sur 13 500 hectares en zone continentale (DEMNA (SPW), 2018). Il est probable que la population actuelle de *M. bechsteinii* en Wallonie soit sous-estimée, du fait de la difficulté de la détection de l'espèce et du manque d'effort d'échantillonnage standardisé sur le territoire wallon.

La détection de l'espèce présente des défis méthodologiques importants qui limitent notre compréhension de sa répartition réelle. Si sa présence est relativement bien documentée en cavités souterraines grâce aux inventaires hivernaux et surtout aux captures en *swarming*, l'identification de ses zones de présence forestière (gîtes et terrains de chasse) demeure problématique. La faible portée de ses émissions ultrasonores et la complexité de son identification acoustique par rapport aux autres espèces du genre *Myotis* (Barataud & Tupinier, 2020) nécessitent l'obtention d'enregistrements de haute qualité, limitant l'efficacité des inventaires par bioacoustique.

Cependant, l'évolution récente de la composition forestière wallonne, avec le recul progressif des résineux au profit des feuillus consécutivement aux événements climatiques extrêmes récents (sécheresses, attaques de scolytes), offre des perspectives encourageantes pour la conservation de *M. bechsteinii*. Cette tendance, davantage marquée en dessous de 250 mètres d'altitude (Latte *et al.*, 2022), pourrait favoriser l'expansion de l'espèce vers des secteurs actuellement sous-optimaux. Cette tendance naturelle ne suffira pas et la mise en œuvre effective de mesures de gestion forestière adaptées demeure essentielle : maintien de forêts matures à dominance feuillue, préservation d'une densité suffisante d'arbres sénescents et limitation des coupes rases en forêt feuillue dépendront grandement de la politique sylvicole privilégiée.

L'amélioration des techniques de prospection et l'amplification des réseaux d'observateurs témoignent d'un intérêt scientifique et conservatoire croissant pour cette espèce emblématique des forêts feuillues anciennes. Plusieurs projets de conservation et restauration de milieux favorables (LIFE B4B, LIFE Vallées Ardennaises, ASBL Natagora-Plecotus) contribuent actuellement à approfondir les connaissances sur l'espèce et à promouvoir sa protection.

C'est dans ce contexte que cette étude est réalisée, afin d'approfondir les connaissances sur cette espèce et de fournir des informations précises et quantifiées pour orienter les stratégies de conservation en Wallonie.

2.3. La modélisation de la distribution d'une espèce

Les modèles de distribution des espèces (ou *Species Distribution Models*, SDM) sont des outils largement mobilisés en écologie de la conservation (Bellamy *et al.*, 2013). Ils permettent de générer des cartes prédictives de présence, offrant ainsi une représentation spatiale de la distribution potentielle des espèces et des informations précieuses sur leurs exigences écologiques. Un des atouts majeurs de ces modèles est leur capacité à fonctionner avec un jeu de données relativement restreint, ce qui est particulièrement adapté dans le cas des chiroptères, pour lesquels les données de présence sont souvent limitées (Hernandez *et al.*, 2006). De plus, la possibilité d'appliquer ces modèles à différentes résolutions spatiales permet non seulement d'identifier les zones à forts enjeux de conservation, mais aussi de mieux comprendre les mécanismes d'utilisation de l'habitat par l'espèce étudiée (Bellamy & Altringham, 2015).

La modélisation de la distribution d'une espèce repose sur le concept fondamental de niche écologique, tel que défini par Hutchinson en 1957 (Takola & Schielzeth, 2022). Ce concept distingue la niche fondamentale, qui représente l'ensemble des conditions abiotiques permettant la survie et la reproduction d'une espèce, de la niche réalisée, qui intègre les contraintes biotiques (compétition, prédation) et les limitations de dispersion. Le diagramme BAM (Biotique, Abiotique, Mouvement) proposé par (Soberon & Peterson, 2005) illustre cette interaction entre les facteurs environnementaux, les interactions écologiques et la capacité de dispersion (Figure 3). Dans ce cadre, les SDM visent à approximer la niche réalisée, bien que leur capacité à le faire dépende fortement des données disponibles et des hypothèses sous-jacentes. Chez les chiroptères forestiers, et en particulier chez le *M. bechsteinii*, la niche écologique est fortement contrainte par des facteurs de micro-habitats (arbres à cavités, structure forestière, humidité), ce qui rend la sélection fine des variables environnementales cruciale pour refléter fidèlement leur niche réalisée (Barataud, 2006; Tillon, 2015).

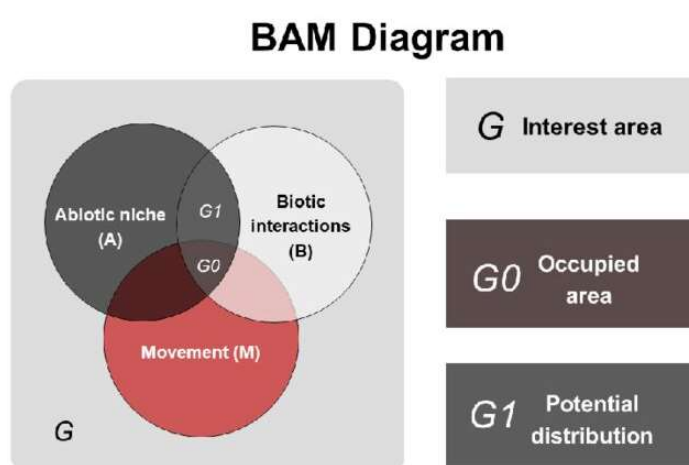


Figure 3 : Diagramme BAM. Avec B : interaction biotique ; A : niche biotique ; M : capacité de dispersion ; G : niche fondamentale ; G0 : niche réalisée ; G1 : distribution supplémentaire potentielle. cette figure est issue de (Silva *et al.*, 2022).

La modélisation de la distribution d'une espèce repose sur plusieurs hypothèses : l'équilibre de l'espèce dans son environnement, la stabilité de la niche écologique dans l'espace et le temps, l'indépendance des données biologiques, l'absence de multicolinéarité entre les variables explicatives, et la répartition des points de présence dans l'ensemble de la niche écologique. La deuxième, troisième et quatrième hypothèse sont traitées dans ce travail, via respectivement l'étude de la distribution future de l'espèce, le traitement des données pour limiter l'autocorrélation spatiale et la suppression des variables colinéaires. Néanmoins, ces hypothèses demeurent des limites de l'utilisation des SDM qu'il convient de garder à l'esprit.

Les outils de modélisation de la distribution d'espèces (SDM) se déclinent en une variété d'approches statistiques et algorithmiques, allant des modèles linéaires généralisés (GLM) aux méthodes d'apprentissage automatique comme *Random Forest*, les modèles additifs généralisés (GAM), ou

encore les réseaux de neurones. Ces outils partagent l'objectif de relier des occurrences d'espèces à des variables environnementales pour prédire leur distribution potentielle dans l'espace et/ou dans le temps (Guisan *et al.*, 2017).

Le choix de l'algorithme dépend du type de données disponibles (présence et absence ou présence uniquement), de la complexité écologique du système étudié (espèce seule ou communauté d'espèces), et des objectifs de l'étude (prédiction, compréhension, conservation). Dans le cas des chiroptères, les données d'absence sont souvent rares et incomplètes, ce qui rend les méthodes basées uniquement sur les données de présence particulièrement pertinentes (Elith *et al.*, 2011). Parmi ces outils, MaxEnt s'est imposé comme une référence pour les données de présence uniquement (presence-only), notamment en raison de sa capacité à produire des prédictions robustes à partir de jeux de données limités. Cette performance est possible grâce à l'intégration de mécanismes de régularisation-pénalisation pour limiter le surapprentissage, qui concerne souvent ces modèles basés sur du presence-only, avec peu de donnée (Merow *et al.*, 2013; Phillips *et al.*, 2006).

MaxEnt (*Maximum Entropy*) est un algorithme de modélisation basé sur le principe d'entropie maximale. Ce principe, formulé par Jaynes en 1957 (Kesavan, 2008), stipule que parmi toutes les distributions de probabilité compatibles avec les contraintes connues (ici, les occurrences de l'espèce et les valeurs des variables environnementales), celle qui maximise l'entropie est la plus objective, car elle introduit le moins d'hypothèses non justifiées. En d'autres termes, MaxEnt cherche la distribution de probabilité la plus uniforme possible, tout en respectant les contraintes imposées par les données (Merow *et al.*, 2013; Phillips *et al.*, 2006).

Contrairement aux modèles nécessitant des données d'absence, MaxEnt fonctionne avec des données de présence uniquement, en générant un grand nombre de points de pseudo-absence (ou points de fond) répartis aléatoirement dans la zone d'étude. Ces points permettent de caractériser l'environnement disponible et de comparer les conditions environnementales des présences à celles du fond écologique. Cette approche est particulièrement adaptée aux espèces rares ou discrètes, comme les chiroptères forestiers, pour lesquels les données d'absence fiables sont difficiles à obtenir (Bellamy *et al.*, 2013; Hernandez *et al.*, 2006).

La qualité et la précision des SDM dépendent toutefois en grande partie de la pertinence des variables environnementales sélectionnées (Scherrer & Guisan, 2019). Traditionnellement, les variables climatiques et environnementales issues de bases de données internationales (ex. : *Corine Land Cover*, *BIOCLIM*) ont été largement utilisées dans ce type de modélisation en raison de leur accessibilité et de leur échelle d'application (Bellamy *et al.*, 2013; Wright, Schofield, *et al.*, 2021). Néanmoins, ces variables présentent des limites pour délimiter correctement l'habitat potentiel d'espèces : elles peuvent se révéler peu discriminantes en entraînant une sous-représentation de la complexité écologique des habitats ciblés ainsi qu'une surestimation de l'habitat potentiel d'espèce (Bald *et al.*, 2024).

Cela appuie le besoin de développer une approche plus ciblée pour la modélisation de la distribution des habitats. Plusieurs études démontrent d'ailleurs que la résolution et la finesse des informations comprises dans les variables, ainsi que le choix de variables précises sont déterminant pour la création de modèles de qualité (Bald *et al.*, 2024; Oeser *et al.*, 2023). Ces variables permettant de mieux refléter la niche écologique des espèces et d'accroître la robustesse des modèles, concernent souvent la composition spécifique des peuplements ou des indicateurs structurels issus de la télédétection, comme

le LiDAR. Ce genre de données sont d'autant plus pertinentes pour les espèces forestières exigeantes comme le murin de Bechstein (Bald *et al.*, 2024; Leitão & Santos, 2019).

La projection des modèles MaxEnt dans un contexte de changement climatique repose sur une approche de transfert de modèle (Elith & Leathwick, 2009). Elle consiste à appliquer un modèle calibré sur des conditions climatiques historiques à des couches environnementales futures, en supposant que les relations espèce-environnement restent stables dans le temps (hypothèse de niche conservée). Cette méthode offre de nombreuses applications, telles que l'étude du caractère envahissant d'une plante exotique, l'aide à la décision pour la translocation de populations en tenant compte du changement climatique, ou encore la projection de la distribution future de la biodiversité et des écosystèmes.

Parmi ses avantages, cette transférabilité permet d'anticiper les impacts du climat sur les espèces, d'identifier des zones refuges potentielles, d'orienter les priorités de conservation et de tester différents scénarios climatiques à moindre coût.

Cependant, elle présente aussi des limites importantes : elle suppose la stabilité des préférences écologiques, ce qui peut être contredit par l'adaptation évolutive ou la plasticité phénotypique ; elle est sensible aux nouvelles combinaisons de variables environnementales absentes dans les données historiques (non-analogues climatiques) ; et elle peut surestimer ou sous-estimer la distribution future si d'autres facteurs (interactions biotiques, fragmentation, contraintes de dispersion) ne sont pas intégrés (Jung, 2023).

Sans être une solution absolue à la définition de la répartition des populations, les SDM s'imposent comme un outil crucial ayant prouvé qu'il pouvait, lorsqu'il est bien réalisé, permettre de guider les projets de conservation (Jetz *et al.*, 2008). Ce domaine est en constante évolution et l'augmentation des capacités de calcul ainsi que les projets développant des sources de variables à grande échelle permettront à cette discipline de continuer à guider la conservation de la biodiversité.

3. Questions et hypothèses de recherche

Dans ce contexte, on peut alors énoncer les questions de recherches et les hypothèses suivantes :

- Q1. Quelle est la distribution du murin de Bechstein en Wallonie ?
- H1. La distribution du murin de Bechstein est influencée positivement par la présence de forêts feuillues subnaturelles.

- Q2. Quelle est l'influence de la résolution spatiale sur la qualité de prédiction de modèles ?
- H2. Une résolution spatiale plus fine améliore la qualité de prédiction de modèles.

- Q3. Quelles sont les variables ayant le plus d'influence sur sa distribution régionale ?
 - Selon les variables globales sur le territoire wallon
 - Selon les variables forestières dans les forêts wallonnes
- H3. La distribution de l'habitat du murin de Bechstein est influencée
 - Négativement par les variables liées aux activités anthropiques.
 - Positivement par les variables liées aux forêts feuillues indigènes.

- Q4. Quelle est l'influence du changement climatique sur sa distribution ?
- H4. La distribution du murin de Bechstein sera amenée à progresser vers des zones de plus haute altitude à l'avenir dans le contexte du changement climatique.

4. Matériel et méthodes

Afin de modéliser l'habitat potentiel de *Myotis bechsteinii*, les données de présence de l'espèce en Wallonie ont été utilisées en combinaisons de points de pseudo-absences et de différentes couches de données en utilisant la méthode MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006) sur le logiciel R version 4.4.1 (R Core Team, 2024).

La première étape a consisté au prétraitement des données, c'est-à-dire le filtrage des points de présence pertinents ainsi que la sélection et la transformation des variables les plus pertinentes concernant l'écologie de chiroptères forestiers. Ensuite, les couches de données sélectionnées ont passées plusieurs étapes de sélection de variables (corrélation, VIF) afin de ne conserver que les pertinentes. Sur base de ses variables sélectionnées, des couches de prédiction de la distribution de l'habitat potentiel du murin de Bechstein ont ainsi été obtenues à deux résolutions, 50 mètres (R50m) et 1000 mètres (R1000m) (Q1). Après l'analyse de différentes métriques de performances des modèles (Q2), la couche de prédiction la plus performante a ainsi servi à créer des couches binaires de présence à différents seuils, afin d'étudier l'utilisation des classes d'occupation du sol LCCS.

Enfin, la couche de probabilité a été découpée selon l'emprise du masque forestier wallon. Cette couche découpée a ainsi pu être testée en fonction de différentes variables forestières (essences majoritaires, ancienneté des forêts, etc.) afin d'étudier les facteurs influençant la probabilité de présence de *M. bechsteinii* en Wallonie.

Finalement, les couches climatiques historiques restantes dans le modèle ont été remplacées par des couches climatiques futures dans le contexte d'un scénario de réchauffement global intermédiaire (RCP 4.5) afin d'estimer la distribution future de l'espèce (Q4). Un schéma récapitule le processus complet à la page suivante (figure 4).

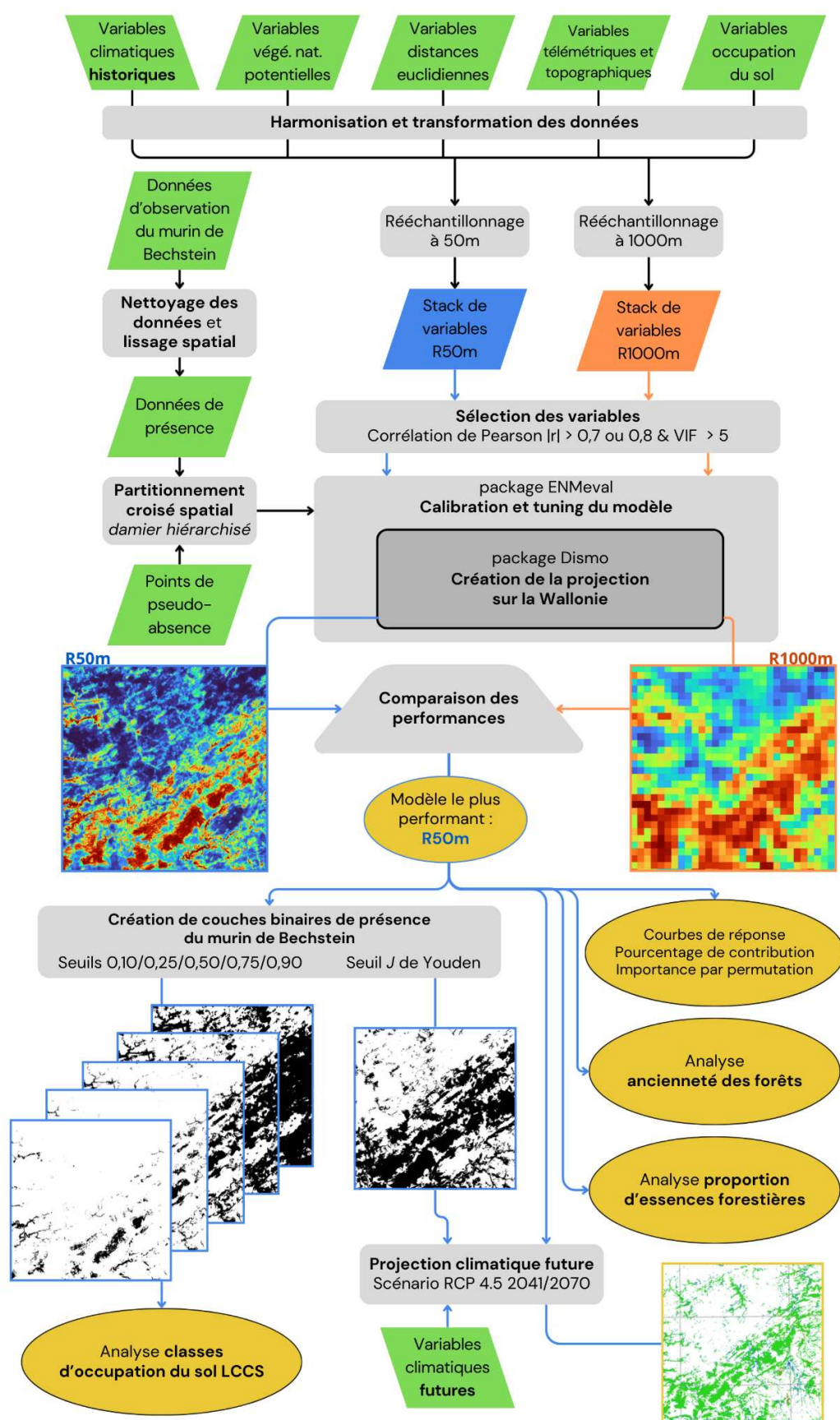


Figure 4 : Schéma récapitulatif des étapes de modélisation réalisées dans ce projet.

4.1. Données d'entrée

Les données d'entrée représentent l'ensemble des données utilisées pour réaliser les modélisations R50m et R1000m. Ces données sont constituées des points de présence de l'espèce, des points de pseudo-absence et des couches cartographiques des différentes variables (climatiques et non-climatiques). Ces données ont été échantillonnées à l'échelle de la zone d'étude : la Wallonie, région fédérée de Belgique s'étendant sur 16 901 km².

4.1.1. Données de présence du murin de Bechstein

Les données de présence sont issues de bases de données naturalistes d'origines diverses (Observations.be, Natagora - Plecotus, OFFH, etc.) et ont été mises à disposition par le DEMNA (DEMNA (SPW), 2025). Cette base de données représente toutes les données publiques de chiroptères en Wallonie depuis 1924, soit 204 357 observations. Dans cette base de données, le murin de Bechstein représente 3652 observations. Après un premier travail d'homogénéisation des données et de correction des champs d'information, un filtre temporel (conservation des données recensées entre le 15 avril et le 1^{er} octobre) et un filtre spatial (suppression des points de présence à moins de 500 mètres de distance, package *sphin* sur R) ont été appliqués aux données d'observations de l'espèce. Ces deux étapes réduisent finalement le nombre de points de présence à **347 points**, visibles sur la figure 5.

La description détaillée de ses deux étapes de filtrage sont détaillées dans l'annexe B.

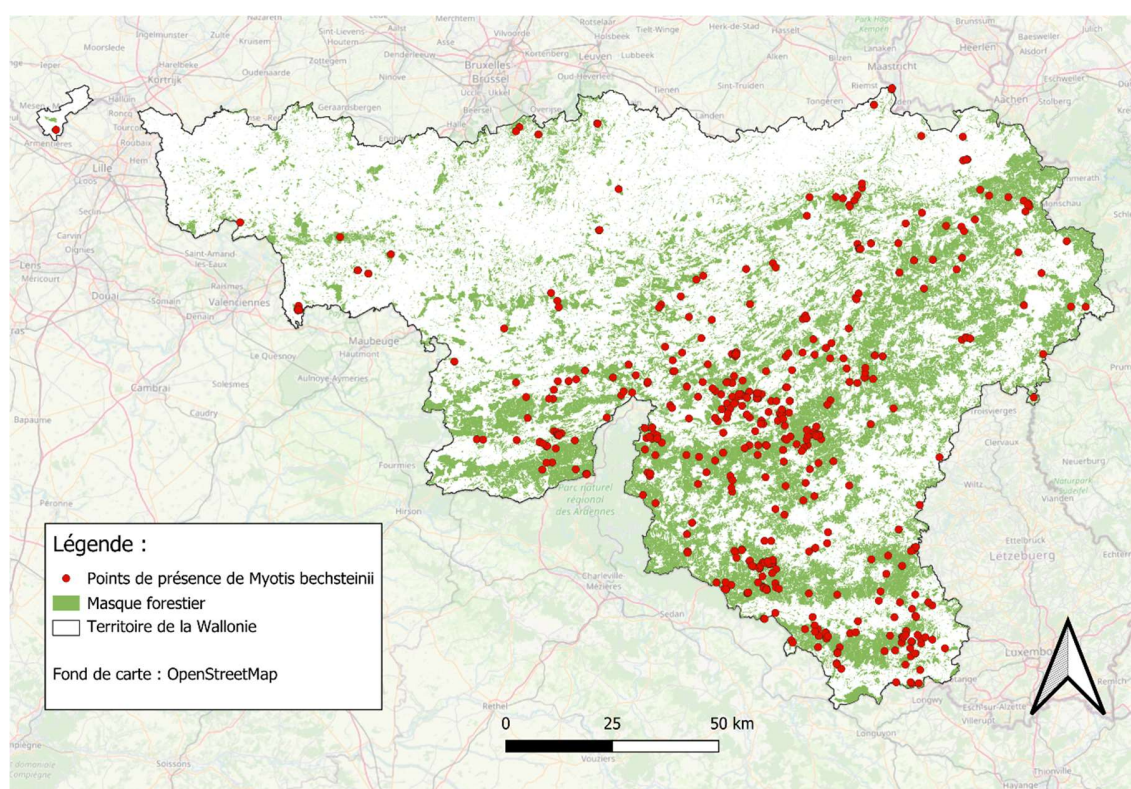


Figure 5 : Distribution des points de présence de *Myotis bechsteinii* superposée au masque forestier, après les étapes de filtrage spatial et temporel. Fond de carte : OSM.

4.1.2. Variables environnementales

Les variables environnementales sont des couches de données représentant autant que possible les caractéristiques du paysage wallon dans le contexte de l'écologie du murin de Bechstein. Ces couches peuvent être partagées en deux catégories, les variables climatiques et les variables non-climatiques. Ces couches proviennent toutes de différentes bases de données en libre accès sur internet.

Les couches climatiques ont été exportées depuis la plateforme de données en libre-accès Zenodo (European Organization For Nuclear Research & OpenAIRE, 2013).

Les couches non-climatiques sont issues de différentes bases de données, telles que OpenStreetMap (OSM) (OpenStreetMap contributors, 2025) et LifeWatch Belgium (Deneudt *et al.*, 2025).

Une partie importante des couches utilisées proviennent directement de la base de données LifeWatch Écotopes (LWE), datant de 2022. Les écotopes représentent les plus petites unités écologiquement distinctes au sein d'un système de cartographie et de classification du paysage. De ce fait, une partie des cartes utilisées lors de la modélisation ont pour résolution spatiale la dimension même des polygones d'écotopes ; ces derniers ayant été délimités à une échelle de 2 mètres de résolution pour une taille moyenne de 2 ha (Radoux *et al.*, 2019).

Seulement des variables quantitatives ont été incorporées aux modèles afin de simplifier l'interprétation des résultats, et ainsi traiter l'analyse de variables catégorielles dans les analyses statistiques complémentaires.

Dans cette partie, les couches utilisées lors de la modélisation sont simplement présentées.

La méthodologie de création de chaque couche (extraction, transformation, prétraitement) est présentée en annexe C.

4.1.2.1. Variables climatiques

Les couches climatiques utilisées dans cette étude proviennent du projet européen TrIAS (*Tracking Invasive Alien Species*), qui vise à améliorer la modélisation et la gestion des espèces exotiques envahissantes. Ces 13 couches climatiques, produites à l'échelle européenne par De Troch *et al.* (2020), sont issues des simulations climatiques EURO-CORDEX et ont été interpolées à une résolution de 1 km, puis corrigées à l'aide des données de référence CHELSA. Elles sont spécifiquement conçues pour les SDM, car elles intègrent des variables bioclimatiques pertinentes (température, précipitations, rayonnement, etc.) moyennées sur des périodes climatiques historiques (1971-2005) et futures (2041-2070). La liste complète des variables climatiques d'entrée est disponible en **annexe D**. Cette base de données a été choisie car elle présente une résolution déjà très fine pour des variables climatiques (1000 mètres) et parce que les variables historiques (1971-2005) ont également été choisies pour composer la base de données LWE.

Les prédictions climatiques futures ont été développées selon différents scénarios de réchauffement climatique global (ex : RCP 2.6, RCP 4.5 et RCP 8.5). Les scénarios sont nommés d'après le résultat du forçage radiatif obtenu pour l'année 2100 : plus la valeur du forçage radiatif est élevée, plus le système terre-atmosphère gagne en énergie et se réchauffe. Dans ce travail, seul le scénario de réchauffement RCP 4.5 (correspondant à un forçage de +4,5 W/m²) a été sélectionné afin de modéliser la distribution du murin de Bechstein dans les conditions climatiques futures. Le scénario RCP 4.5 représente une trajectoire intermédiaire de réchauffement global (Calvin *et al.*, 2023) sur base des émissions actuelles de gaz à effet de serre d'origine anthropique.

4.1.2.2. Variables non-climatiques

Les variables non-climatiques ont été extraites de différentes bases de données, autant que possible à haute résolution, afin de tenir compte au maximum de la complexité du paysage écologique wallon.

Dans cette section sont présentées uniquement les variables sélectionnées pour la modélisation (cf. section 4.3. Sélection des variables).

La liste complète des variables non-climatiques, reprenant également celles non conservées, est reprise en annexe E.

Les différents types de données utilisées sont présentées ci-dessous.

Variables de caractérisation de la végétation naturelle potentielle :

- **Végétation naturelle potentielle (VNP).** Une classification de la VNP a été développée à l'échelle de la Wallonie par Bourdouxhe *et al.* (2023). Les 13 types de VNP ont été définis à partir de biotopes réels appartenant à une même série de succession végétale, selon la typologie EUNIS adaptée à la Wallonie. La valeur des pixels est comprise entre 0 (végétation très peu probable) à 1000 (végétation naturelle très probable). La liste des habitats de végétation potentielle est reprise en annexe E.

Variables télémétriques

- **Modèle numérique de hauteur de la canopée (MNHC).** Il représente la hauteur en mètres de la canopée dans les zones forestières.
- **La valeur NDVI médiane sur la période 2020-2024** (*Normalized Difference Vegetation Index* (Rouse et al., 1974)). Jaberg & Guisan (2001) ont montré que cette variable est très influente pour les espèces mobiles, en particulier les chauves-souris.

Variables topographiques

- **Index de Position Topographique (TPI)** dans un rayon de 500 m. Il s'agit de la position relative moyenne de l'écotope dans un rayon défini (en mètres). Cette valeur est négative lorsque l'écotope se trouve dans une vallée et positive lorsqu'il se trouve sur une crête.
- **Pente** pour chaque polygone LWE. Cette couche représente le pourcentage moyen de la pente de l'écotope (en %).
- **Ensoleillement** au centre de chaque polygone LWE. Cette couche quantifie l'énergie potentielle de la lumière incidente en W/m² pour le premier jour du printemps, mesurée au centre du polygone. Les ombres topographiques sont prises en compte.

Variable d'occupation du sol

Proportions contextuelles de l'occupation du sol

Les informations contextuelles sont basées sur les données de couverture terrestre utilisées dans la classification LCCS (présentation section 4.6.) de la base de données LWE. La moyenne de la proportion de chaque couverture terrestre dans un rayon donné (mentionné dans le nom de la couche) est calculée pour chaque polygone LWE. Cette proportion est exprimée de 0 à 1000 (Radoux *et al.*, 2022). Les couches conservées sont les suivantes :

- **Proportion de forêts feuillues**, à 250 m.
- **Proportion de forêts résineuses**, à 1000 m.
- **Proportion de bâtiments**, à 1000 m.

Distance euclidienne à des attributs du paysage

Sauf mention contraire, ces couches de distances euclidiennes ont été produites en utilisant la base de données OSM.

- **Distance euclidienne aux plans d'eau et cours d'eau.**
- **Distance euclidienne aux bâtiments.**
- **Distance euclidienne aux carrières.**
- **Distance euclidienne aux forêts.** Sur base du masque forestier wallon de 2018.
- **Distance euclidienne aux voies ferrées.** Extraites depuis la base de données LWE.
- **Distance euclidienne aux cavités souterraines et grottes.** Provient de la combinaison des sites de cavités recensées sur OSM, et de l'ensemble des Cavités Souterraines d'Intérêt Scientifique (Service public de Wallonie (SPW), 2025).

Lumière artificielle

- **Lumière Anthropique durant la nuit (ALAN),** sans unité, extraite depuis la base de données LWE.

L'ensemble des couches cartographiques ont été reprojetées dans une projection commune (EPSG : 31370) et rééchantillonnées aux deux résolutions cibles, 50 et 1000 mètres. Les étapes de prétraitement des couches sont développées en annexe C.

4.2. Points de pseudo-absence

15 000 points de pseudo-absence ont été générés aléatoirement dans la zone d'étude (emprise de la Wallonie) en utilisant la fonction `spatsample` du package `terra` (Hijmans, 2020). Ces points de pseudo-absence permettent d'ajouter au modèle une information aléatoire d'absence de l'espèce, en représentant l'ensemble du spectre des variables prédictives environnementales. De nombreuses études utilisent un nombre de 10 000 points de fond (nombre de points de fond par défaut du logiciel MaxEnt (Bandara *et al.*, 2022; Wright, Bellamy, *et al.*, 2021). Néanmoins, différentes études récentes tendent à intégrer davantage de points de fond lorsque la modélisation est réalisée sur une zone d'étude importante ou bien lorsque la résolution de modélisation est fine. De ce fait, le nombre de points a donc été défini à 15 000, en s'appuyant sur les nombres de points définis pour des modélisations semblables sur des superficies similaires (Bald *et al.*, 2024).

4.3. Sélection des variables

La sélection des variables environnementales constitue une étape déterminante dans la construction de modèles de distribution d'espèces. Une mauvaise sélection, notamment l'inclusion de variables redondantes ou peu informatives, peut entraîner un surajustement du modèle et en compromettre la capacité prédictive (Guisan *et al.*, 2017; Merow *et al.*, 2013). Afin d'éviter ces dérives, il est recommandé de privilégier des modèles parcimonieux, c'est-à-dire aussi simples que possible tout en conservant une performance acceptable (Guisan *et al.*, 2017). MaxEnt applique une pénalisation automatique (via le paramètre *rm*) afin de trouver un compromis entre l'ajustement du modèle et sa complexité (Guisan *et al.*, 2017). Cette pénalisation atténue le surajustement, mais ne l'élimine pas, surtout si les variables sont nombreuses et redondantes. Elle ne remplace donc pas une sélection de variables bien pensée.

La multicolinéarité entre les variables prédictives représente un obstacle majeur à la robustesse des modèles. Pour y remédier, plusieurs approches méthodologiques permettent de quantifier et de réduire cette redondance. Parmi les plus couramment utilisées figure l'analyse des coefficients de corrélation de Pearson (r), et le calcul du facteur d'inflation de la variance (VIF) (Guisan *et al.*, 2017). Ces deux méthodes sont complémentaires et permettent de guider efficacement l'élimination des variables problématiques avant la modélisation. Le choix des variables à conserver sera réalisé automatiquement sur base de seuils issus de la littérature ; en effet, de meilleurs résultats sont obtenus lorsque les variables sont sélectionnées automatiquement plutôt que manuellement (Meyer *et al.*, 2019).

4.3.1. Analyse de la corrélation par le test de Pearson

Le test de corrélation de Pearson permet d'identifier les relations linéaires entre paires de variables. Conformément aux recommandations de Dormann *et al.* (2013), un seuil de corrélation de $|r| > 0,7$ a été appliqué pour identifier les variables fortement corrélées, sauf pour les variables climatiques, pour lesquelles un seuil de corrélation de $|r| > 0,8$ a été appliqué pour préserver davantage de variables climatiques dans le modèle, et ainsi réaliser une projection future plus pertinente [cf. partie 5.5.]. Pour chaque paire de variables dépassant ce seuil, la variable présentant la corrélation la plus faible avec la distribution des points de présence a été éliminée, comme proposé par Guisan *et al.* (2017), afin d'optimiser la rétention d'informations écologiques pertinentes. Les couches raster ont été agrégées dans un objet de type "stack" et une matrice de corrélation de Pearson a été calculée à l'aide de la fonction `cor()` du package système stats sur R, permettant d'appréhender les relations entre l'ensemble des facteurs environnementaux.

4.3.2. Analyse de la multicolinéarité par le facteur d'inflation de la variance (VIF)

Pour détecter et traiter la multicolinéarité entre les variables environnementales, le facteur d'inflation de la variance (VIF) (Montgomery & Peck, 1982) a été calculé pour chaque variable prédictive. Le VIF quantifie l'augmentation de la variance d'un coefficient de régression due à la corrélation avec les autres variables prédictives, selon la formule :

$$VIF = \frac{1}{1 - R^2}$$

Où R^2 correspond au coefficient de détermination de la régression de la variable considérée sur toutes les autres variables. Un processus itératif a été appliqué à l'aide de la fonction `vifstep()` du package `usdm` (Naimi *et al.*, 2014) avec un seuil de 5, valeur couramment utilisée en modélisation écologique (Guisan *et al.*, 2017). Cette procédure supprime séquentiellement la variable présentant le VIF le plus élevé, recalcule les VIF des variables restantes, et répète le processus jusqu'à ce que toutes les variables présentent un VIF inférieur au seuil défini. Cette approche itérative est préférable à une suppression simultanée car elle tient compte des interdépendances entre variables et optimise le nombre de variables conservées tout en éliminant efficacement la multicolinéarité. Une valeur de 1 correspond à une variable sans corrélation avec les autres variables considérées, alors qu'une valeur supérieure à 1 correspond à un certain degré de corrélation avec les autres variables.

Cette méthode est appliquée en combinaison avec le test de corrélation de Pearson car ces deux tests combinés permettent de faire une sélection plus restrictive entre toutes les variables considérées. En effet, la corrélation de Pearson et le VIF mesurent des choses différentes : la corrélation de Pearson

mesure la relation linéaire entre 2 variables alors que le VIF est une mesure de la colinéarité multivariée (une variable expliquée par plusieurs autres).

Ces deux étapes de sélection des variables ont ainsi abouti à la conservation de **32 variables dans le modèle R50m** (28 non climatiques et 4 climatiques, visible dans la figure 6), et **29 variables pour le modèle R1000m** (27 non climatiques et 2 climatiques), les étapes de sélection, ainsi que les listes des variables restantes dans les deux modèles, classées par catégorie, sont détaillées dans l'annexe F.

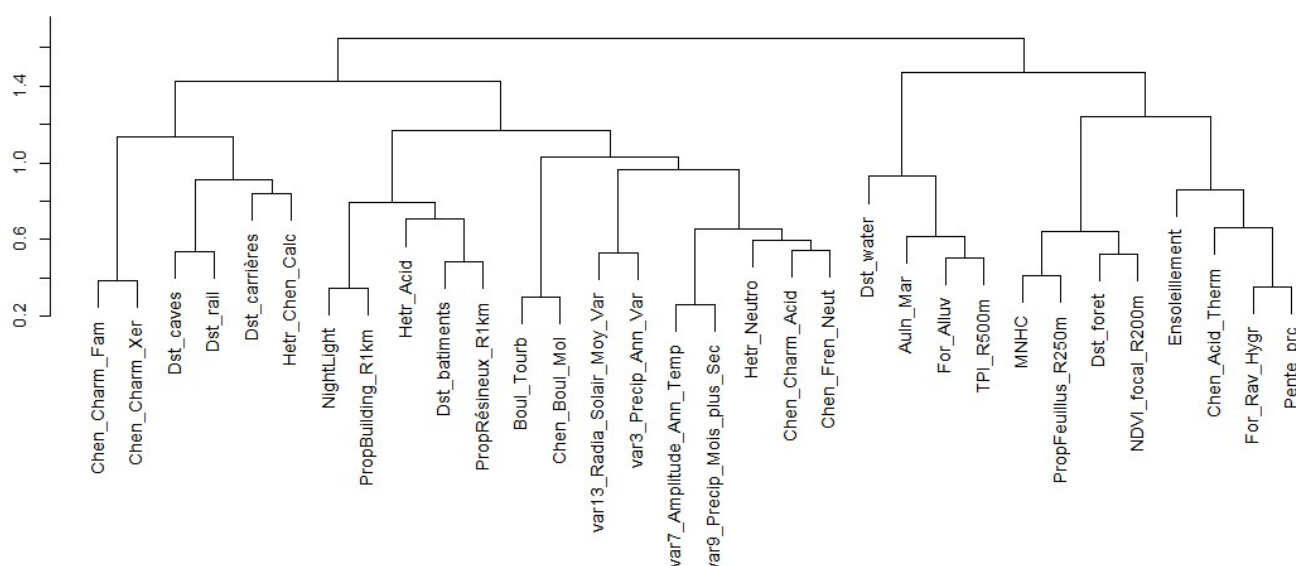


Figure 6 : Dendrogramme des variables après sélection, illustrant les liens de corrélation entre les différentes variables du modèle R50m. L'axe vertical représente la distance de corrélation entre 2 variables, comprise entre 0 et 2 (intervalle $[-1;1]$ normalisé. Dendrogramme créé avec la fonction `hclust()` du package `stats`.

4.4. Modélisation MaxEnt

La modélisation de la distribution de l'habitat potentiel du murin de Bechstein a été réalisée à l'aide de l'algorithme MaxEnt (Maximum Entropy) (Phillips *et al.*, 2006). MaxEnt est initialement un logiciel développé en Java, a été intégré dans l'environnement R (R Core Team, 2024) via plusieurs packages, notamment `dismo` (Hijmans *et al.*, 2010), `ENMeval` (Kass *et al.*, 2014) et `maxnet` (Steven Phillips, 2016), permettant une plus grande flexibilité dans le paramétrage des modèles, la sélection des variables, la validation croisée et la projection spatiale et temporelle. Elle permet de fournir une carte de probabilité de présence de l'habitat de l'espèce en Wallonie comprise entre 0 et 1 (0 : habitat très peu probable, à 1 : habitat très probable), ainsi que les courbes de réponse de toutes les variables utilisées pour la modélisation. À partir de cette carte de prédiction, des couches binaires de l'habitat du murin de Bechstein peuvent être déduites.

4.4.1. Validation croisée spatiale

La validation croisée consiste à partitionner les données de présence et de pseudo-absence en groupes. Avec ce partitionnement, un modèle est alors construit avec tous les groupes sauf un qui sert à évaluer le modèle créé. Le processus est ensuite répété jusqu'à ce que tous les groupes aient été laissés de côté une fois. Dans le cas présent, une validation croisée à quatre sous-ensembles a été appliquée via la méthode *hierarchical checkerboard* (damier hiérarchisé), accessible via la fonction

ENMevaluate(). Cela signifie donc que, à tour de rôle, trois groupes servent à l'entraînement et un groupe sert à la validation. Cette méthode de partitionnement a été choisie afin d'obtenir des divisions spatialement indépendantes dans ce jeu de données possédant une distribution non standardisée (figure 7). En effet, cette méthode partitionne ensemble les données de présence et de fond les plus proches, ce qui limite grandement le *spatial sorting bias* contrairement à des méthodes de partitionnement plus classiques comme *randomkfold*, qui a tendance à surestimer la qualité de modèles réalisés lorsque les points de présence ont une distribution non standardisée (Roberts *et al.*, 2017).

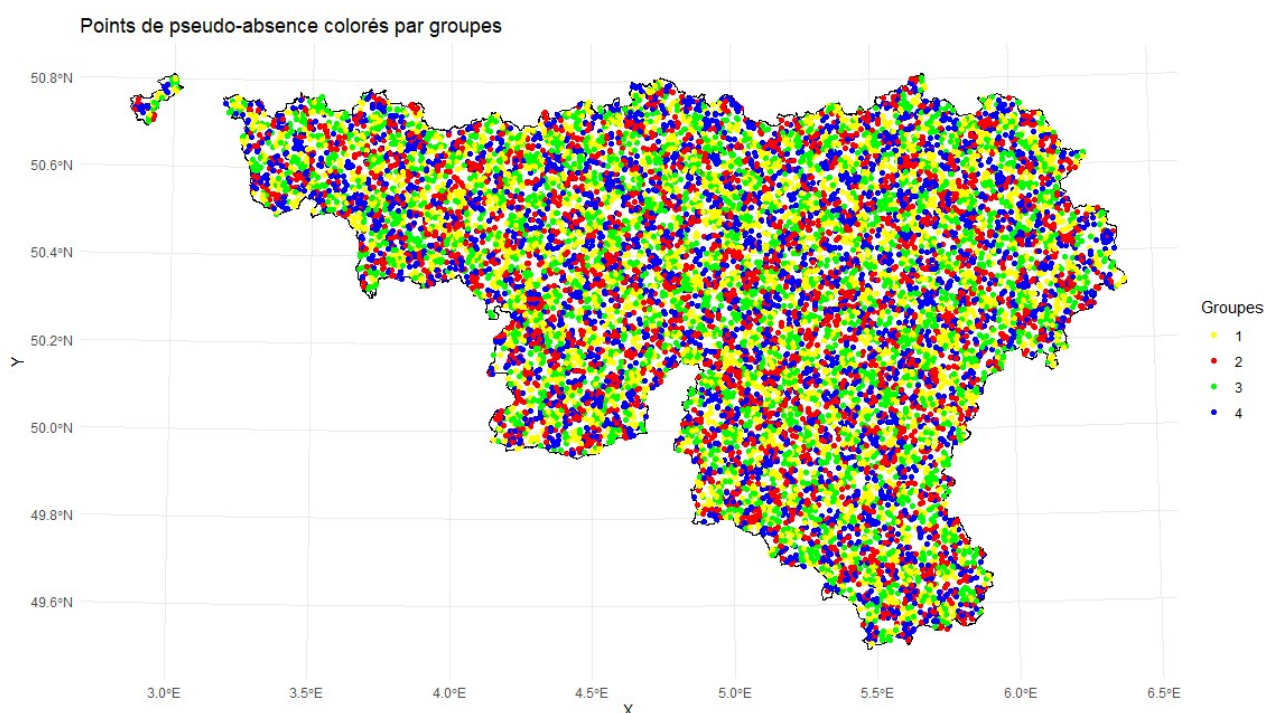


Figure 7 : Projection des points de fonds selon la classification croisée spatiale en 4 groupes de type damier hiérarchisé.

4.4.2. Calibration et tuning du modèle

Afin d'optimiser les performances du modèle MaxEnt, une phase de calibration a été réalisée en testant différentes combinaisons de complexité du modèle. Pour cela, une grille de paramètres a été définie à l'aide de la fonction ENMevaluate. Les paramètres sont les suivants :

Fonctions de caractéristiques (features ou *fc*) : Ce paramètre sert à définir la forme de la relation environnement-occurrence. Cette dernière peut prendre différentes formes :

- **Linéaire (L)** : Une relation linéaire simple entre la variable environnementale et le modèle.
- **Quadratique (Q)** : Permet une relation non linéaire, formant une courbe de réponse concave ou convexe.
- **Hinge (H)** : Fonction linéaire par morceaux permettant des changements de pente abrupts.
- **Produit (P)** : Modélise les interactions entre paires de variables.
- **Seuil (T)** : Fonction binaire qui active une réponse au-delà d'une valeur seuil spécifique.

Les fonctions de caractéristiques (*fc*) testés dans l'étude sont : L ; LQ ; LQH ; LQHP ; LQHPT

Multiplicateur de régularisation (β ou rm) : Ce paramètre contrôle la complexité du modèle en appliquant une pénalité aux coefficients des *features*. Plus la valeur est élevée, plus le modèle est contraint (moins complexe), réduisant ainsi le risque de surajustement. Ce paramètre influence directement l'équilibre entre ajustement aux données d'entraînement et capacité de généralisation.

Les valeurs du multiplicateur de régularisation (rm) testés dans l'étude sont : allant de 0,5 à 4, par pas de 0,5.

L'augmentation de la complexité des *features* permet en théorie une meilleure modélisation des courbes de réponse, mais au prix d'un risque plus élevé de surajustement. En pratique, elle accroît fortement le nombre de modèles à générer, allongeant considérablement les temps de calculs pour des gains de performances parfois négligeables.

Cette approche teste 40 combinaisons de modèles (8×5) sur les points de présence et les points de pseudo-absence, afin d'identifier celle offrant la meilleure performance prédictive tout en limitant le surapprentissage. Le choix des paramètres fc et rm repose sur des recommandations issues de la littérature sur la calibration des modèles MaxEnt (Merow *et al.*, 2013; Muscarella *et al.*, 2014). Avec les 4 groupes issus de la validation croisée spatiale, 160 modèles ($8 \times 5 \times 4$) ont été générés. Chaque combinaison de paramètres est modélisée jusqu'au plafonnement des performances (500 itérations maximum, valeur par défaut). Un générateur aléatoire a été initialisé avec `set.seed(1234)` pour garantir la reproductibilité des résultats.

Dans cette étude, les combinaisons de paramètres ayant présenté les meilleures performances sont :

- **fc = LQHP et rm = 3 pour le modèle R50m.**
- **fc = L et rm = 4 pour le modèle R1000m.**

Le modèle R50m se distingue par une structure plus complexe (LQHP), intégrant plusieurs types de fonctions de transformation, tandis que le modèle R1000m atteint ses meilleures performances avec des fonctions uniquement linéaires (L).

4.4.3. Sélection du modèle optimal

Pour chaque résolution spatiale (R50m et R1000m), MaxEnt choisit automatiquement le meilleur modèle parmi les 160 créés sur base de plusieurs métriques calculées par ENMevaluate : l'AUC moyen de validation croisée (`auc.val.avg`), la différence entre AUC d'entraînement et de validation (`auc.diff.avg`), la valeur de la variation de Critère d'Information d'Akaike corrigé (AIC_C), et le taux d'omission (`or.mtp.avg` et `or.10p.avg`). La sélection automatisée privilégie les modèles présentant le meilleur compromis entre performance prédictive (AUC élevé) et parcimonie (faible AIC_C), tout en maintenant un écart minimal entre AUC d'entraînement et de validation pour éviter le surajustement.

Les deux modèles R50m et R1000m créés ont ensuite été comparés grâce à plusieurs indicateurs utilisés dans l'étude de Bald *et al.* (2024). Ces indicateurs et leurs écart-types (σ) entre les différentes itérations sont calculés automatiquement par MaxEnt. Un test t de Student permet de tester la significativité statistique de la différence entre les performances des deux modèles. Le modèle le plus performant sera ensuite utilisé pour toutes les analyses suivantes. Les indicateurs de performance utilisés sont les suivants :

Area Under the ROC Curve (auc.train) : sur les données d'entraînement. Mesure la capacité discriminante du modèle. Intervalle : [0 ; 1]

AUC moyenne sur les données de validation croisée (auc.val.avg) : Évalue la performance prédictive réelle du modèle. Intervalle : [0 ; 1]

Différence moyenne entre AUC d'entraînement et AUC de validation (auc.diff.avg) : Indicateur de surajustement du modèle. Intervalle : \mathbb{R} , généralement [-1 ; +1]

Cette valeur est calculée via la formule :

$$\text{AUCdiff} = \text{auc.train} - \text{auc.test} = \text{Surajustement}$$

Avec auc.train, la valeur AUC sur les données d'entraînement,
et auc.test, la valeur AUC sur les données de contrôle.

Continuous Boyce Index moyen de validation (cbi.val.avg) : Mesure la corrélation entre les prédictions et la distribution observée. Intervalle : [-1 ; +1]

Taux d'omission moyen au 10^{ème} percentile (or.10p.avg) : Proportion de présences observées omises par le modèle au seuil du 10^{ème} percentile. Intervalle : [0 ; 1]

Taux d'omission moyen au Minimum Training Presence (or.mtp.avg) : Proportion de présences d'entraînement omises au seuil le plus restrictif. Intervalle : [0 ; 1]

Critère d'Information d'Akaike corrigé (AIC_C) : Mesure l'équilibre entre ajustement et complexité du modèle. Intervalle : \mathbb{Z}^+

Nombre de coefficients/paramètres du modèle (N_{COEF}) : Indique la complexité du modèle. Intervalle : \mathbb{Z}^+

Les paramètres optimaux (*fc* et *rm*), correspondant au meilleur modèle, ont été extraits et utilisés pour calibrer la prédiction finale à l'échelle de la Wallonie via la fonction `maxent()` du package `dismo` (Hijmans *et al.*, 2010).

4.4.4. Etude des courbes de réponse à chaque variable

Sur base de la prédiction tout juste produite, MaxEnt fournit différents outils permettant d'étudier l'impact de chaque variable sur la distribution de l'espèce. Dans le cas présent, trois d'entre eux seront analysés : les courbes de réponse des variables, la contribution en pourcentage et l'importance par permutation.

Les courbes de réponse générées par MaxEnt illustrent la relation entre une variable environnementale et la probabilité de présence prédite de l'espèce, toutes les autres variables étant maintenues constantes à leur valeur moyenne. Chaque courbe montre comment la prédiction du modèle varie en fonction des valeurs d'une seule variable, ce qui permet de visualiser le type de réponse (linéaire, seuil, unimodale, etc.). Elles aident à interpréter la tolérance écologique d'une espèce vis-à-vis d'un facteur donné. Toutefois, ces courbes ne reflètent pas toujours les interactions entre variables, surtout si certaines sont corrélées. Elles doivent donc être interprétées avec prudence et en complément d'autres analyses.

MaxEnt fournit également deux mesures complémentaires pour évaluer l'importance des variables environnementales dans un modèle de distribution d'espèce : la **contribution en pourcentage** et l'**importance par permutation**. La contribution indique la part du gain du modèle attribuée à chaque variable au cours de l'entraînement, selon l'ordre d'ajout des variables. En revanche, l'importance par

permutation mesure la baisse de performance (souvent l'AUC) lorsque les valeurs d'une variable sont aléatoirement permutées, reflétant son influence réelle sur la prédiction finale.

Une variable peut avoir une faible contribution mais une forte importance en permutation si elle est corrélée à une autre ajoutée plus tôt. L'interprétation conjointe de ces deux valeurs permet d'identifier les variables à la fois réellement informatives et effectivement utilisées par le modèle, en tenant compte des effets de redondance entre prédictors.

4.5. Création de la couche binaire de l'habitat potentiel

Une couche binaire est une carte de présence-absence dérivée d'un modèle de probabilité de présence, dans laquelle chaque pixel est codé 1 (présent) ou 0 (absent) selon qu'il dépasse ou non une valeur seuil donnée. Ainsi, pour un seuil choisi, tous les pixels dont la probabilité prédite est supérieure ou égale à ce seuil sont considérés comme favorables (1), et ceux dont la probabilité est inférieure sont considérés comme défavorables (0).

Dans cette étude, des couches binaires ont été générées à partir de la carte de probabilité issue du modèle pour cinq seuils fixes : **0,10, 0,25, 0,50, 0,75 et 0,90**. Ces seuils sont spécifiquement utilisés pour analyser les statistiques de recouvrement entre l'habitat potentiel de l'espèce et les classes d'occupation du sol en fonction de ces différents déciles et quartiles.

Parallèlement, un seuil optimal J de **Youden** a été calculé à partir de la courbe ROC (*receiver operating characteristic*) (Liu et al., 2016). Ce seuil, également appelé TSS (*true skill statistic*), est adapté aux données de présence uniquement (avec pseudo-absences) et insensible au ratio présence/pseudo-absence, ce qui en fait un choix pertinent dans le cas présent. Sa formule est :

$$J = \text{sensibilité} + \text{spécificité} - 1 = \frac{\text{vrai positif}}{\text{vrai positif} + \text{faux négatif}} + \frac{\text{vrai négatif}}{\text{vrai négatif} + \text{faux positif}} - 1$$

La couche binaire correspondant à ce seuil (Figure 8) présente le minimum combiné de faux positifs et de faux négatifs.

Dans le cadre de ce travail, le seuil J de Youden n'est pas utilisé pour l'analyse des classes d'occupation du sol, mais uniquement pour la projection future, afin d'assurer une comparaison directe et interprétable avec la projection historique sur la base d'un seuil optimal commun.

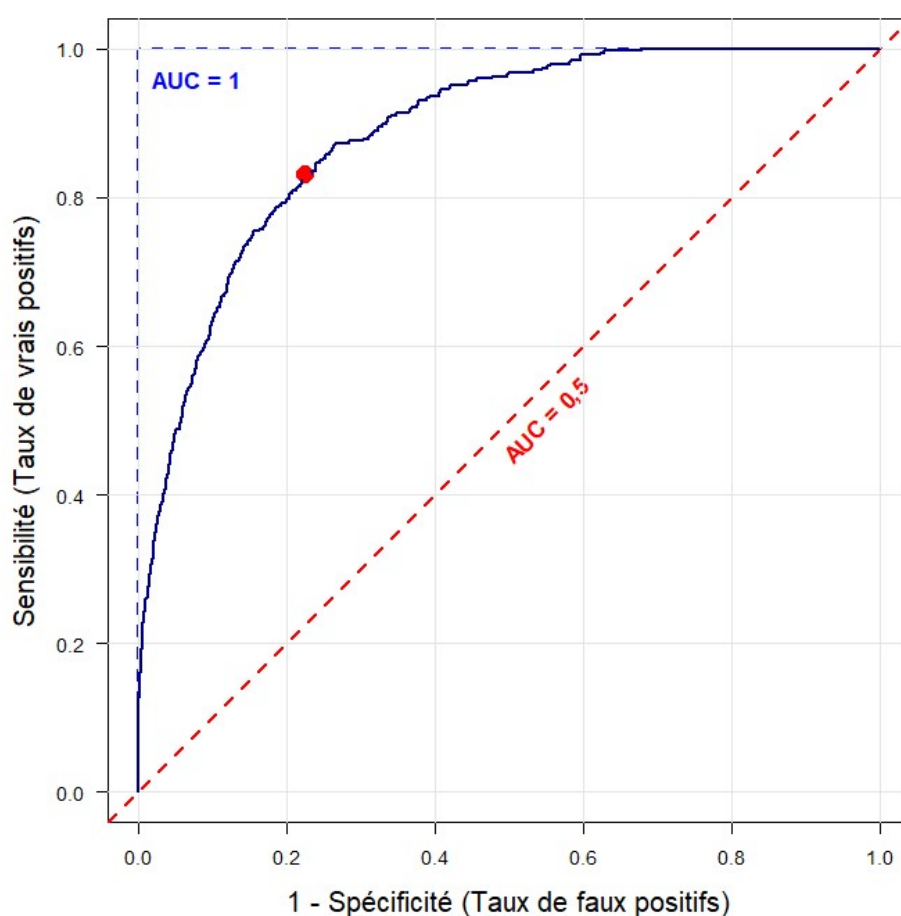


Figure 8 : Seuil J de Youden illustré sur la courbe ROC. Cette courbe illustre également le concept d'AUC qui est l'aire sous la courbe ROC, une valeur d'AUC=0,5 représente une classification aléatoire alors qu'une valeur d'AUC=1 représente une classification parfaite.

4.6. Statistiques de classes d'occupation du sol

Ces statistiques ont été menées entre les cinq couches binaires créées aux seuils (0,10, 0,25, 0,50, 0,75 et 0,90) et la cartographie des classes *Land cover classification system* (LCCS), extraite depuis la base de données LWE. Cette analyse est pertinente et non redondante avec l'analyse des courbes car elle intègre de nombreuses classes d'occupation du sol non étudiées dans le modèle. L'analyse de cette variable catégorielle permet donc de d'analyser toutes les classes d'occupation du sol à différents seuils.

Les catégories d'occupation du sol utilisent la nomenclature **LCCS**, basée sur la légende ESA CCI (*European Space Agency Climate Change Initiative*). Cette classification, reprenant 20 classes d'occupation du sol, repose sur des seuils fixes déterminés à partir de paysages globaux. Une adaptation régionale a été opérée par subdivision de la classe prairie LCCS en deux catégories distinctes : prairies monospécifiques et prairies diversifiées. Une classe urbaine supplémentaire a également été intégrée pour tenir compte du paysage wallon, en créant une couche faiblement artificialisée (>25 % de surface artificielle) en plus de la classe fortement artificialisée (>50 % de surface artificielle) (Radoux *et al.*, 2019). La liste des classes d'occupation du sol sont disponibles via la figure 16 / annexe J.

Cette classification de l'occupation du sol a été préférée à d'autres classifications disponibles dans la base de données LWE car elle est la classification la plus complète (20 classes) et qu'elle reprend un plus grand nombre de classes liées aux milieux ouverts et forestiers, par rapport aux autres classifications « *Land cover Kmean* » et « *Land cover majority* ».

Les statistiques de classes d'occupation ont été conduites en réalisant une analyse de superposition entre les couches binaires alors créées et la carte des classes d'occupation du sol LCCS, via la fonction « statistiques zonales de la couche raster » du logiciel de géomatique QGIS.

Ensuite, des analyses statistiques des **résidus standardisés** ont été menées entre ces statistiques zonales de classes d'occupation du sol des cinq couches binaires afin d'étudier l'évolution de la sélection des différentes classes d'occupation du sol en fonction de la probabilité de présence.

Les résidus standardisés sont une analyse statistique, ici calculés pour **chacune des variables à chacun des seuils**, qui consiste à appliquer cette formule :

$$\text{Résidu standardisé} = \frac{O - E}{\sqrt{E}}$$

Avec : O = valeur observée

E = valeur attendue

La figure 9 permet d'illustrer cette analyse :

Dans cet exemple de 25 pixels dont 10 de présence.

La classe d'occupation du sol « Forêt » occupe 7 pixels dont 4 en présence de l'espèce.

Le calcul alors réalisé nous donne :

Surface totale = 25 pixels

Surface de présence = 10 pixels

O = surface forêt en présence = 4

E = surface présence * $\frac{\text{surface forêt totale}}{\text{surface totale}}$

$$E = 10 * \frac{7}{25} = 2,8$$

ce qui donne :

$$\text{Résidu standardisé} = \frac{4 - 2,8}{\sqrt{2,8}} \approx 0,717$$

On observe donc une sélection de la classe d'occupation « Forêt », mais non significative (<1,96).

La valeur ainsi obtenue permet d'analyser si l'occupation d'une classe est due au hasard ou si un évitement ou une sélection significative existe.

4.7. Etude des variables forestières

Des analyses statistiques de corrélation et des régressions linéaires ont été réalisées sur les valeurs de probabilité de présence. La variable à expliquer étant alors la couche de prédiction de l'habitat potentiel de *Myotis bechsteinii*, alors que les variables explicatives sont les couches forestières utilisées.

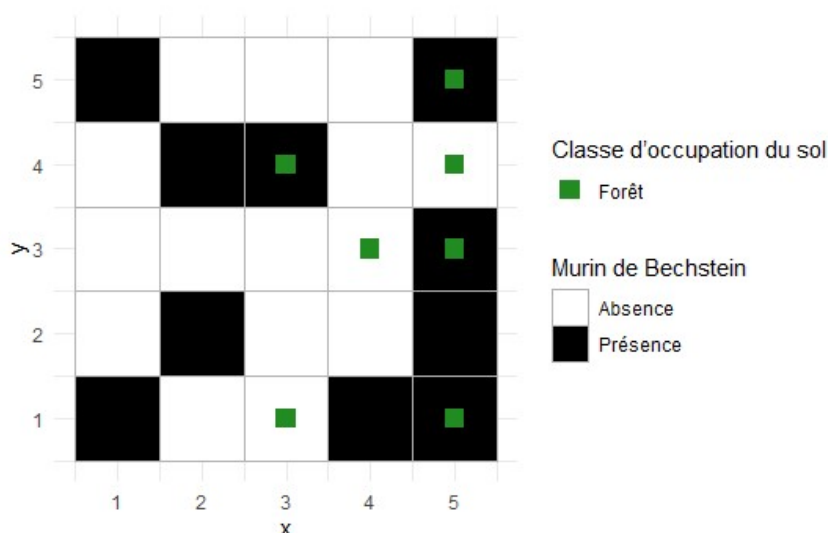


Figure 9 : Schéma illustratif de l'analyse statistique des résidus standardisés

Pour chacun des tests, la première étape a été de reprojeter ces différentes couches dans l'EPSG 31370, et de rééchantillonner les différentes couches forestières à la résolution de la carte de prédiction (50 mètres) afin d'avoir une superposition parfaite des pixels des différentes cartes. La couche vectorielle de classification de l'ancienneté des forêts wallonnes a été rastérisée à la résolution de la couche de prédiction, les autres couches étant déjà au format raster.

Ensuite, la carte de prédiction a été découpée selon l'emprise de ces différentes couches via la fonction `crop()` du package `terra` sur R. Finalement, les informations de chaque superposition de pixels ont été associées et extraites vers un nouveau jeu de données via la fonction `values()` du package `terra`.

Le nombre de lignes de ce jeu de données étant égal au nombre de pixels de prédiction présent en forêt (environ 2 100 000 pixels), un échantillonnage aléatoire de 100 000 lignes a été réalisé afin de limiter la taille du jeu de données et ainsi simplifier l'analyse statistique.

Les différentes couches forestières considérées dans ces tests sont décrites ci-dessous.

4.7.1. Catégorisation de l'ancienneté des forêts de Wallonie.

Cette catégorisation de l'ancienneté des forêts a été créée par (Kervyn *et al.*, 2014) en comparant les forêts anciennes à l'emprise du masque forestier de 2012. Cette dernière s'est basée sur le suivi temporel des forêts via la superposition de neuf cartes anciennes géoréférencées, la plus ancienne étant la carte de Ferraris (1771-1774).

Les forêts sont catégorisées selon les classes suivantes :

Tableau 1 : Classification de l'ancienneté des forêts de Wallonie, réalisée par (Kervyn et al., 2014).

Code	Ancienneté	Contexte forestier	Superficie (km ²)	Proportion (%)
0	Surface perdue	Déboisé	3,89	0,07
1	Forêt ancienne	Forêt ancienne subnaturelle	1854,72	33,90
2	Forêt ancienne	Transformation résineuse de forêt ancienne	1097,31	20,06
3	Forêt ancienne	Transformation résineuse temporaire de forêt ancienne	10,23	0,19
4	Boisement récent	Boisement feuillu	1137,82	20,80
5	Boisement récent	Boisement résineux	1367,01	24,99

Les contextes forestiers d'ancienneté « Déboisé » et « Transformation résineuse temporaire de forêt ancienne » (Tableau 1, lignes grisées) ont été exclus de l'analyse statistique car ces deux classes ne représentent respectivement que 3,89 km² (0,07% de la surface forestière) et 10,23 km² (0,19 % de la surface forestière).

L'analyse statistique a débuté par un test de normalité de Shapiro-Wilk appliqué globalement et par classe forestière sur des échantillons de 5000 observations, révélant une distribution non-normale des données ($p < 0,001$ pour toutes les classes). Face à cette violation des conditions d'application des tests paramétriques, une approche non-paramétrique a été adoptée. Un test de Kruskal-Wallis a été conduit pour évaluer les différences de probabilité de présence du murin de Bechstein entre les quatre contextes forestiers restants, suivi d'un test post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni pour les comparaisons multiples. Parallèlement, une analyse comparative spécialisée entre les catégories "forêt ancienne" et "boisement récent" a été menée via un test de Kruskal-Wallis. Cette méthodologie permet d'identifier les habitats forestiers les plus favorables à l'espèce tout en contrôlant l'erreur de type I dans les comparaisons multiples.

4.7.2. Proportions des neuf essences majoritaires dans les forêts wallonnes.

Ces couches, produites par Bolyn *et al.* (2022), ont été extraites depuis la plateforme Forestimator (Lisein *et al.*, 2025). Ce jeu de données se présente sous la forme d'une collection de neuf couches cartographiques au format TIFF et à une résolution de 2,5 mètres. La cartographie des essences forestières a été réalisée à partir d'imagerie satellitaire Sentinel-2. Un rééchantillonnage a été réalisé par moyenne pour atteindre la résolution de la prédiction de 50 mètres.

Pour chaque essence, une carte renseigne le pourcentage de surface terrière occupée par l'essence (valeur variant de 0 à 100%). Les essences sont les suivantes : **chênes indigènes** (*Quercus robur/petraea*), **hêtre** (*Fagus sylvatica*), **bouleaux** (*Betula spp.*), **douglas** (*Pseudotsuga menziesii*), **épicéa** (*Picea abies*), **mélèzes** (*Larix spp.*), **peupliers** (*Populus spp.*), **pins** (*Pinus spp.*) et **autres essences**. La somme des pourcentages de ces 9 groupes fait donc 100 % (Lisein *et al.*, 2025). Cette classification a été développée par (Bolyn *et al.*, 2022).

Des variables de diversité forestière ont été créées, incluant un ratio interspécifique (chênes/hêtres), l'indice de diversité de Shannon (H'), le nombre d'essences présentes et l'indice de dominance de Berger-Parker, calculé pour les feuillus (D_F) et les résineux (D_{Co}) séparément.

Ces variables ont été créées, pour chaque pixel, de la manière suivante :

- **Ratio chênes/hêtres ($R_{C/H}$) :**
$$R_{C/H} = \frac{val_C}{val_H}$$

Où val_C : valeur du chêne

val_H : valeur du hêtre.

- **Indice de diversité de Shannon (H') :**
$$H' = - \sum_{i=1}^S (P_i \times \log_2(P_i))$$

Où i : une espèce du milieu d'étude

S : richesse spécifique

P_i : Proportion d'une espèce i

- **Indice de dominance de Berger-Parker** (feuillus (D_F), résineux (D_{Co})) :
$$D = \frac{P_{max}}{N}$$

Où P_{max} est la proportion de l'essence majoritaire.

N le nombre d'essence présente ($val > 0$)

- **Nombre d'essences** : Nombre d'essence ayant une valeur différente de 0.

La normalité de la distribution de probabilité a été testée par le test de Shapiro-Wilk, avec test de transformations (logarithmique, racine carrée, arc-sinus). Cette condition n'étant pas vérifiée, les relations entre variables explicatives et probabilité de présence ont été quantifiées par des corrélations de Spearman (ρ) avec correction de Bonferroni pour les tests multiples, permettant de quantifier

l'influence respective de la composition spécifique et de la diversité forestière sur l'habitat de l'espèce. *M. bechsteinii* est une espèce associée aux forêts anciennes feuillues plutôt thermophile, alors que la distribution des essences forestière est corrélée à l'altitude en Wallonie avec les peuplements résineux dominants largement les forêts d'altitude (Rondeux *et al.*, 2005). L'altitude a été utilisée comme covariable explicative, afin de neutraliser son effet.

4.8. Projection climatique future

Les projections de l'habitat potentiel du murin de Bechstein dans le contexte du changement climatique ont été réalisées selon une approche de transfert de modèle (Elith & Leathwick, 2009). Les variables environnementales ont été préalablement séparées en deux catégories : les variables climatiques, susceptibles d'évoluer temporellement, et les variables non-climatiques (topographiques, édaphiques, d'occupation du sol, paysagères), considérées comme invariantes à l'échelle temporelle cible (car pas de projections futures disponibles). Comme expliqué au point 4.1, les variables climatiques ont été soumises à un filtrage par corrélation de Pearson avec un seuil plus permissif ($|r| > 0,8$) que les variables non-climatiques ($(|r| > 0,7)$) afin de préserver d'avantage l'information climatique nécessaire à la détection des changements futurs. Le modèle MaxEnt calibré sur les données climatiques historiques (1970-2005) a ensuite été projeté sur les données climatiques futures (2041-2070) en utilisant la fonction `predict()` du package raster (Hijmans, 2010). Cette approche permet de quantifier les modifications spatiales de l'habitat potentiel en réponse aux changements des variables climatiques projetés, tout en maintenant la cohérence écologique du modèle prédictif. Après la création d'une couche au seuil de prédiction de Youden *J*, une analyse des changements de surface a été réalisée, via le calcul des variations absolues et relatives (gain, perte, stabilité).

5. Résultats

Afin d'évaluer la pertinence des modèles de distribution d'habitat potentiel du murin de Bechstein en Wallonie, une comparaison méthodique a été réalisée entre deux modèles MaxEnt calibrés à des résolutions spatiales distinctes (50 m et 1000 m). Cette étape a permis d'identifier le modèle le plus performant sur la base de plusieurs métriques de validation, et de sélectionner celui-ci pour l'ensemble des analyses approfondies. À partir de ce modèle optimisé, six couches binaires ont été générées selon différents seuils de probabilité de présence, dont l'un basé sur l'indice de Youden, afin d'explorer les gradients d'habitat favorable. Ces couches ont ensuite servi de support à une analyse des associations entre la probabilité de présence et les classes d'occupation du sol, via le calcul des résidus standardisés. Une étude complémentaire a été menée sur les essences forestières majoritaires et les classes d'ancienneté des peuplements, en mobilisant des tests non paramétriques tels que le test de Kruskal-Wallis et le test post-hoc de Dunn. Enfin, une projection climatique a été réalisée selon le scénario RCP 4.5 pour la période 2041-2070, permettant d'analyser la dynamique spatiale entre la distribution actuelle et future de l'espèce. L'ensemble de ces analyses vise à caractériser finement les préférences écologiques de *M. bechsteinii* et à identifier les facteurs spatiaux et forestiers influençant sa distribution, dans une perspective de conservation et de gestion durable des habitats.

5.1. Modélisation MaxEnt

La modélisation de la distribution de l'habitat potentiel de l'espèce a permis de produire deux couches de prédiction de la distribution de *Myotis bechsteinii* en Wallonie (les modèles R50m, figure 10 et R1000m, figure 11).

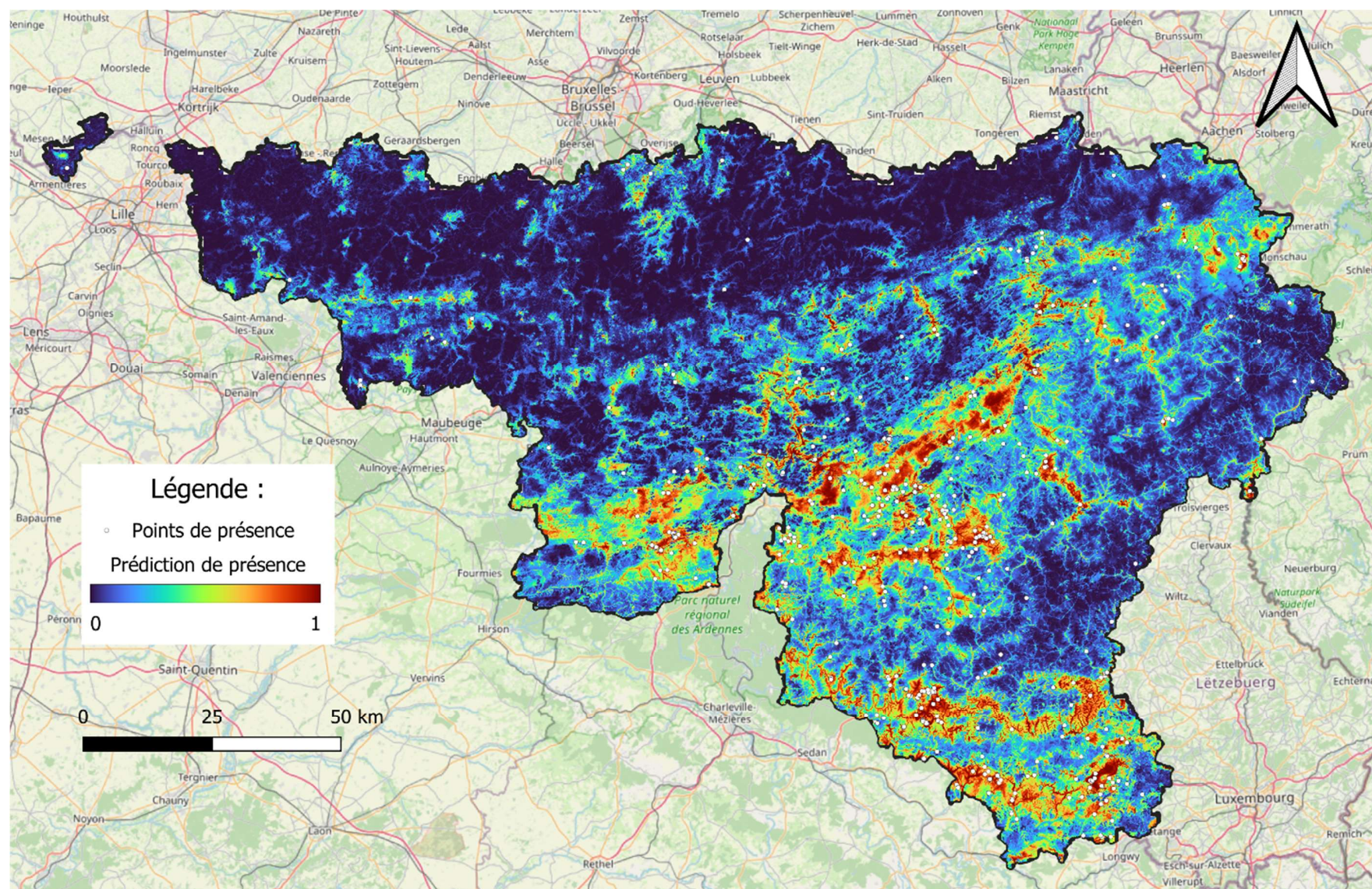


Figure 10 : Carte de la distribution de l'habitat estival du murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*) en Wallonie, modélisé à une résolution spatiale de 50 mètres (modèle R50m), les points blancs représentent les points de présence utilisés dans la modélisation.

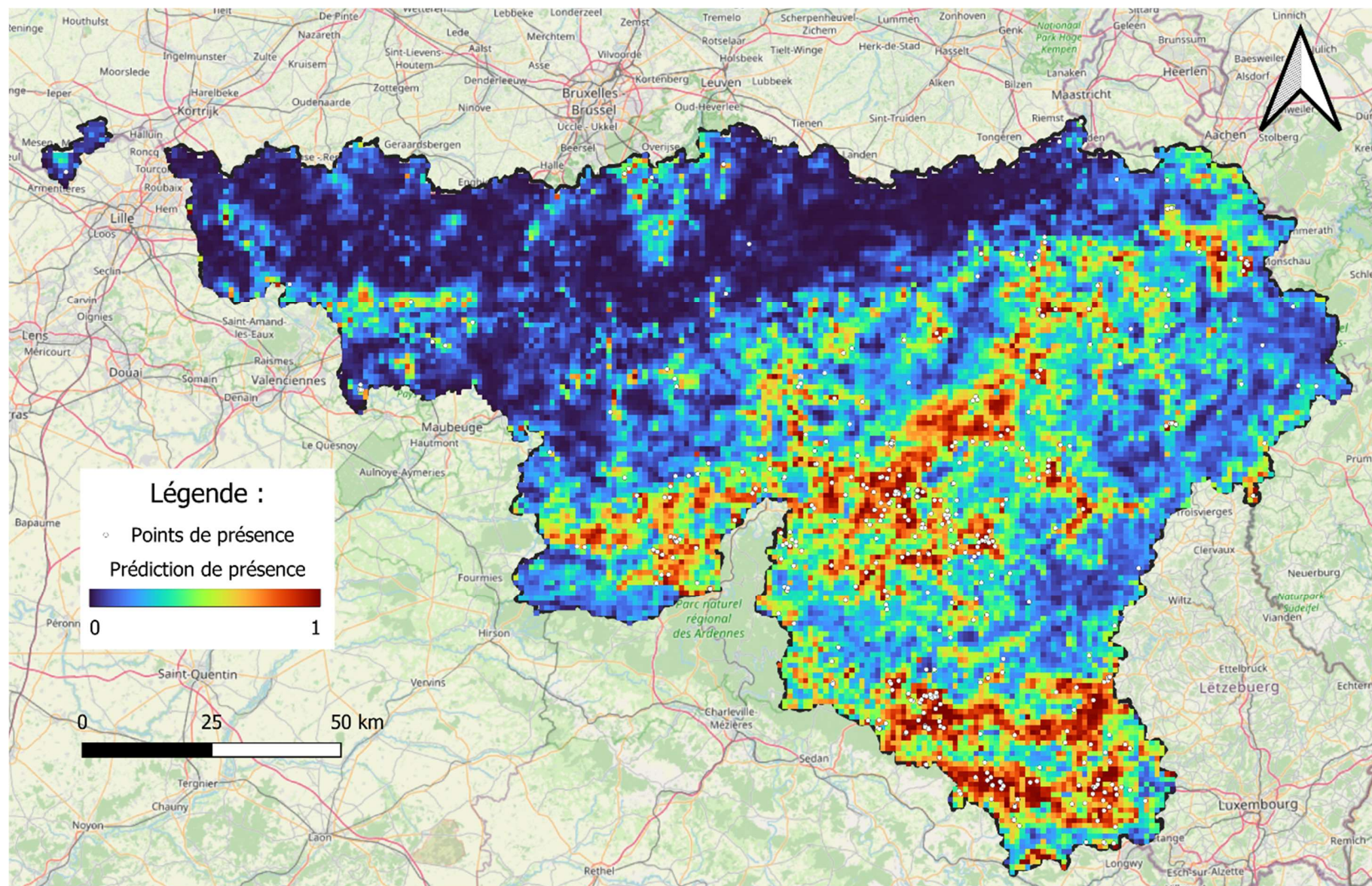


Figure 11 : Carte de la distribution de l'habitat estival du murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*) en Wallonie, modélisé à une résolution spatiale de 1000 mètres (modèle R1000m), les points blancs représentent les points de présence utilisés dans la modélisation.

Les deux modèles présentent des distributions relativement semblables, même si le modèle R1000m, plus grossier, semble surestimer la surface favorable. L'analyse des cartes de distribution ainsi produites est réalisée dans la partie 5.2.

5.1.1. Sélection du modèle optimal

Une comparaison des métriques de performance permet d'évaluer les performances absolues et relatives de chaque modèle, comme présenté dans le tableau 2 ci-dessous.

Tableau 2 : Valeurs moyennes (et écarts-types (σ) pour les itérations réalisées pour un même modèle) des différents indicateurs de performance pour les modèles R50m et R1000m. Les différences relatives entre les indicateurs des deux modèles sont également reprises, ainsi que le meilleur modèle pour chaque indicateur et les résultats des tests t de Student (T-statistic et p-valeur). Les symboles permettent l'interprétation de la p-valeur, (ns) : non significatif (blanc), () significatif (orange), (**) : hautement significatif, (***) : très hautement significatif (rouge).*

Indicateur	Modèle R50m	Modèle R1000m	Diff. Relative %	Meilleur modèle	T-statistic et p-valeur
auc.train	0,89 $\sigma = 0,03$	0,82 $\sigma = 0,03$	8,14	R50m	7,40 0 (***)
auc.val.avg	0,85 $\sigma = 0,01$	0,75 $\sigma = 0,01$	12,26	R50m	27,27 0 (***)
auc.diff.avg	0,05 $\sigma = 0,02$	0,08 $\sigma = 0,04$	-40,63	R1000m	-3,02 0,0144 (*)
cbi.val.avg	0,90 $\sigma = 0,02$	0,77 $\sigma = 0,04$	16,95	R50m	10,74 0 (***)
or.10p.avg	0,19 $\sigma = 0,08$	0,19 $\sigma = 0,10$	-2,43	R1000m	-0,16 0,873 (ns)
or.mtp.avg	0,02 $\sigma = 0,02$	0,05 $\sigma = 0,07$	-62,47	R1000m	-1,78 0,11 (ns)
AIC_c	10027,47 $\sigma = 1130,2$	5261,79 $\sigma = 1272,9$	90,57	R50m	12,48 0 (***)
N_{COEF}	111,30 $\sigma = 80,7$	97,45 $\sigma = 82,5$	14,21	R1000m	0,54 0,60 (ns)

Sur base du tableau 2, le modèle R50m présente de meilleures performances pour les indicateurs auc.train, auc.val.avg, cbi.val.avg et AIC_c de manière très hautement significative ($p < 0.001$). Ces résultats démontrent une capacité discriminante supérieure (AUC d'entraînement et de validation plus élevées de 8% et 12% respectivement), une meilleure corrélation avec la distribution observée (CBI supérieur de 17%) et un meilleur équilibre ajustement-complexité malgré un AIC_c plus élevé.

Le modèle R1000m est plus performant pour l'indicateur auc.diff.avg de manière significative ($p < 0.05$), indiquant un moindre surajustement avec une différence de 40% par rapport au modèle R50m. Le modèle R1000m présente également de meilleurs résultats pour les indicateurs or.10p.avg, or.mtp.avg

et N_{COEF} , mais de manière non significative ($p > 0.05$), suggérant des taux d'omission légèrement inférieurs et une complexité moindre sans différence statistiquement démontrée (Tableau 2).

Le modèle R50m sera donc utilisé pour mener toutes les étapes d'analyse suivantes.

5.1.2. Etude des courbes de réponse à chaque variable

Via MaxEnt, la modélisation R50m a permis de produire des courbes de réponse des différentes variables en fonction de la probabilité de présence de l'habitat de *Myotis bechsteinii* (Figure 12). Afin d'organiser la description et simplifier l'illustration des courbes de réponse et figures, les variables ont été classées par catégorie. Cette catégorisation est présentée dans l'annexe F (Tableau A3).

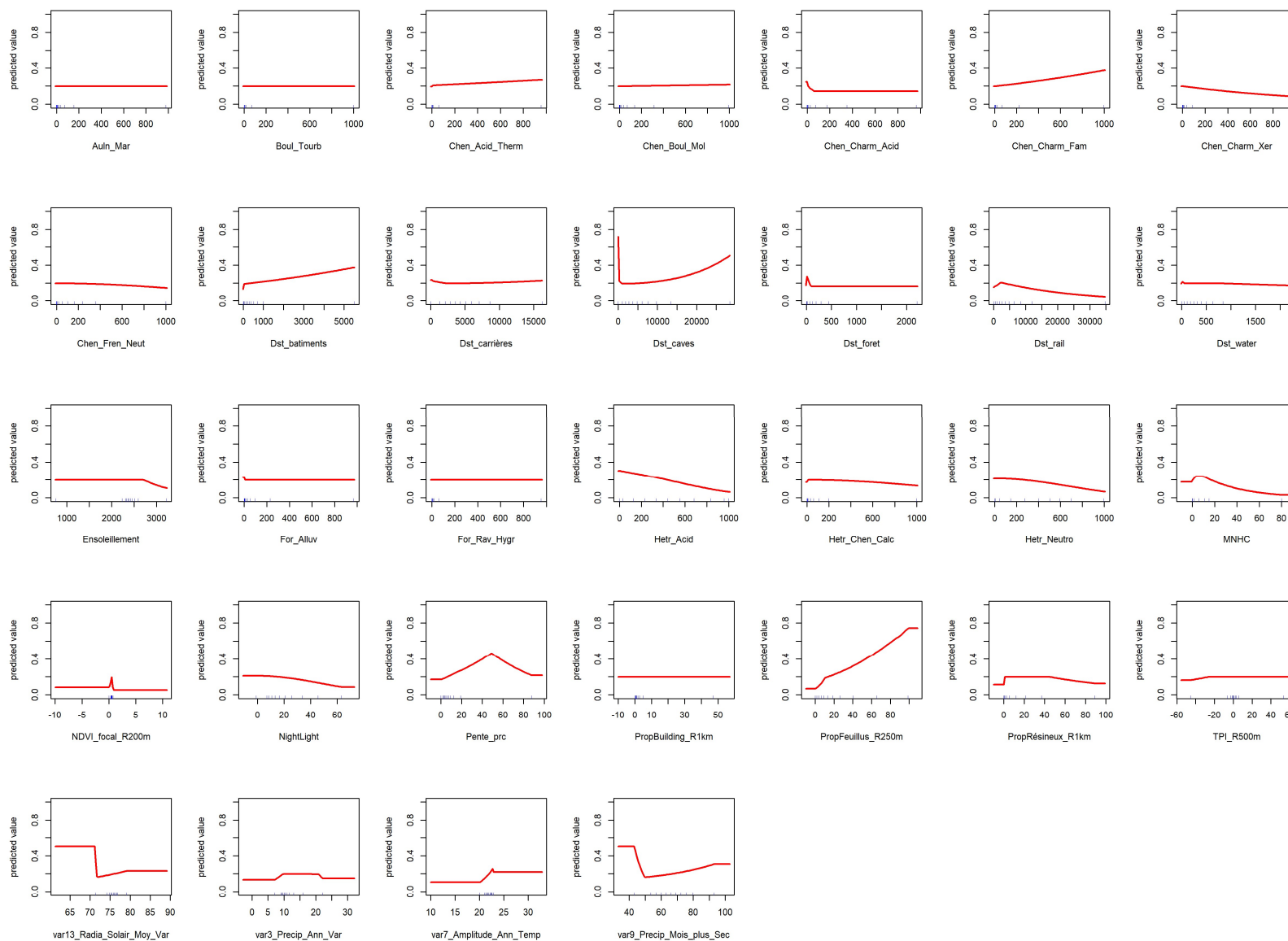


Figure 12 : courbes de réponse des 32 variables utilisées pour la réalisation du modèle. L'axe horizontal représente le gradient de valeur de la variable considérée, alors que l'axe vertical représente la valeur prédite de probabilité de présence (predicted value).

Les courbes de réponses, réparties par catégories de variables, sont visibles dans l'annexe G.

Les histogrammes de pourcentage de contribution (Figure 13) et d'importance par permutation (Figure 14) sont présentés ci-dessous.

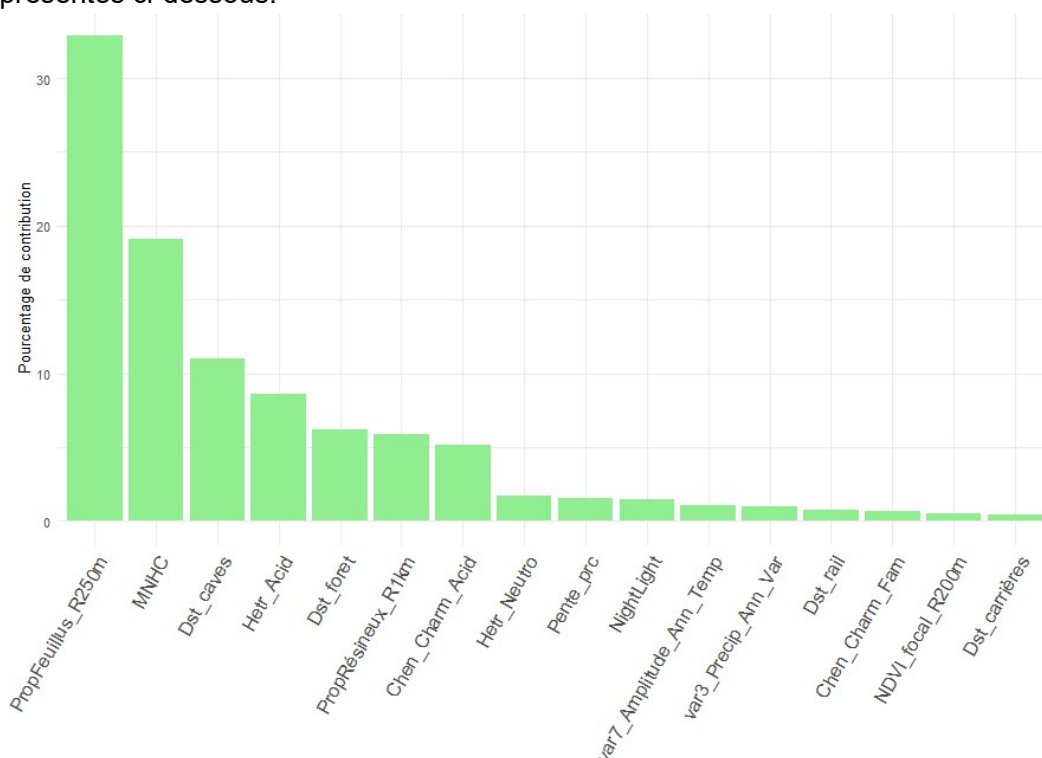


Figure 13 : Histogramme des pourcentages de contribution des variables dans le modèle R50m, dans l'ordre décroissant. Seules les variables ayant une contribution ou une importance par permutation d'au moins 1% sont présentées ici.

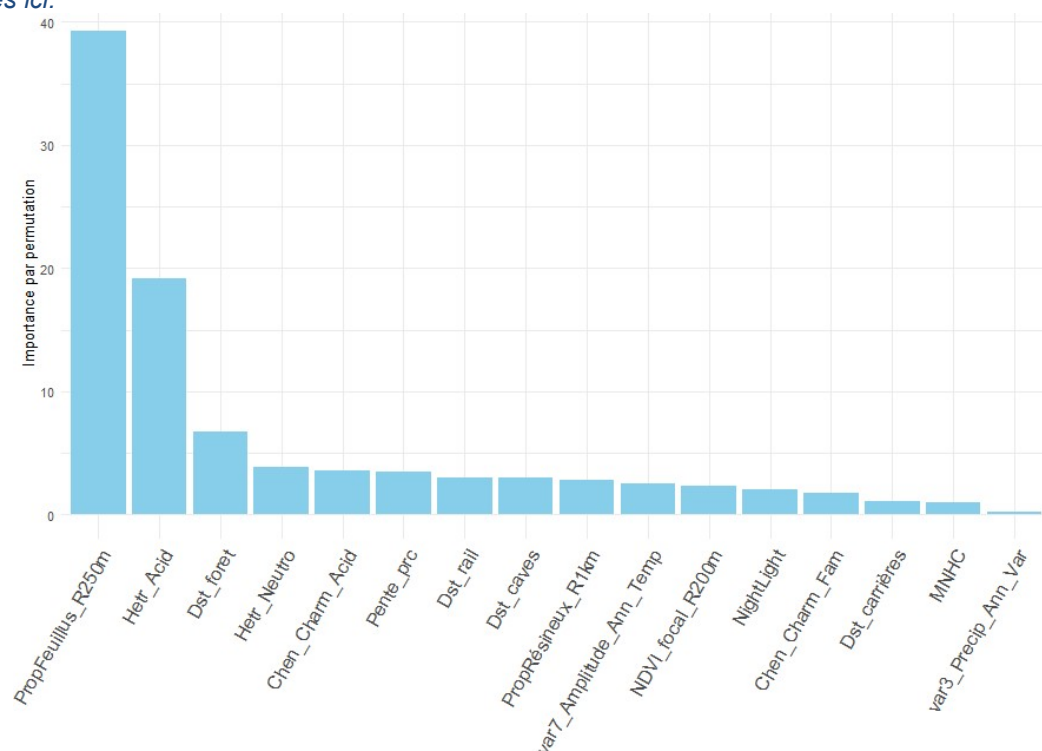


Figure 14 : Histogramme de l'importance par permutation des variables conservées dans le modèle R50m, dans l'ordre décroissant d'importance. Seules les variables ayant une importance par permutation ou une contribution d'au moins 1% sont présentées ici.

On peut ainsi interpréter le rôle des différentes variables, d'une part dans la distribution de la probabilité grâce aux courbes de réponse (Figure 12), et d'autre part dans les performances du modèle grâce aux histogrammes de pourcentage de contribution (Figure 13) et d'importance par permutation (Figure 14). L'interprétation des différentes variables, contribuant à au moins 1% du modèle, est donnée ci-dessous. Ces valeurs, ainsi que la tendance de la courbe de réponse, sont reprises dans l'annexe H, tableau A5.

Les variables d'occupation du sol dominent largement le modèle prédictif. **PropFeuillus_R250m** (proportion de feuillus dans un rayon de 250 m) constitue de loin le prédicteur le plus important avec 32,9% de contribution, 39,3% d'importance par permutation et sa courbe de réponse présentant une tendance positivement liée avec la probabilité de présence. **PropRésineux_R1km** (proportion de résineux dans un rayon de 1 km) présente des valeurs modérées (5,9% de contribution, 2,8% d'importance par permutation) avec une courbe de réponse légèrement concave et associé à des valeurs de probabilité très basses, indiquant un évitement des milieux présentant une forte proportion de résineux.

Le **MNHC** (Modèle Numérique de Hauteur de Canopée) représente le second prédicteur majeur par contribution (19,1%) mais présente une importance par permutation très faible (1,0%), suggérant une redondance avec d'autres variables structurelles. Sa courbe de réponse présente une forme concave, indiquant que les arbres les plus hauts (i.e. les résineux) sont moins favorables que d'autres plus bas. **NDVI_focal_R200m** (NDVI moyen dans un rayon de 200 m) contribue faiblement (0,5% de contribution, 2,4% d'importance) avec une courbe concave, favorisant les valeurs intermédiaires. **Pente_prc** (pourcentage de pente) présente des valeurs équilibrées (1,6% de contribution, 3,4% d'importance) avec une courbe en forte croissance jusqu'à 50% de pente puis une forte décroissance.

Parmi les formations de végétation naturelle potentielle, **Hetr_Acid** (hêtraie acidophile) se distingue avec 8,6% de contribution et 19,2% d'importance par permutation, révélant son caractère indispensable au modèle prédictif, présentant une corrélation clairement négative avec la probabilité de présence. **Chen_Charm_Acid** (chênaie-charmaie acidophile) contribue significativement (5,2%) avec une importance par permutation modérée (3,5%), présentant une courbe décroissante. **Hetr_Neutro** (hêtraie neutrophile) montre des valeurs modérées (1,7% de contribution, 3,9% d'importance) avec une courbe décroissante. **Chen_Charm_Fam** (chênaie-charmaie Famenienne) présente une contribution faible (0,7%) mais avec une courbe ayant la pente la plus positive des végétations naturelles potentielles.

Concernant les variables de distances euclidiennes, **Dst_caves** (distance aux cavités naturelles) contribue significativement au modèle (11,0% de contribution, 3,0% d'importance par permutation) avec une courbe de réponse chutant brusquement à faible distance, puis étant légèrement croissante, indiquant que les cavités sont des sites de présence active à proximité directe, mais que la distance aux cavités n'a que peu d'influence sur la distribution de l'espèce. **Dst_Forest** (distance aux forêts) présente une contribution notable (6,2%) avec une importance par permutation élevée (6,8%), indiquant un rôle critique de discrimination fine, avec une courbe quasiment stable.

Les variables climatiques influencent modérément le modèle : **var7_Amplitude_Ann_Temp** (amplitude thermique annuelle) contribue avec 1,1% de contribution et 2,5% d'importance par permutation, avec une courbe clairement croissante montrant une présence pour les milieux présentant une amplitude

annuelle plus importante. **var3_Precip_Ann_Var** (variabilité des précipitations annuelles) présente une contribution de 1,0% avec une courbe concave.

Les variables de faible importance par permutation ($<0,3\%$, $<0,5\%$ et $<1\%$) ont été successivement exclues pour recalibrer des modèles réduits. La comparaison avec le modèle complet (AUC, gain régularisé) n'a révélé **aucune amélioration significative**, justifiant le maintien du modèle complet. Les détails de ce procédé sont développés dans l'annexe I.

5.2. Création de la couche binaire de l'habitat potentiel

Six couches binaires ont été générées à partir des prédictions continues de probabilité de présence. La première couche est déterminée à partir de l'indice de Youden (J). Le calcul de ce seuil a abouti à une valeur de $J = 0,329$. Les cinq autres couches correspondent à des seuils fixes de probabilité (P) ($\geq 0,10$; $\geq 0,25$; $\geq 0,50$; $\geq 0,75$; $\geq 0,90$), chaque seuil catégorisant en zone favorable tous les pixels ayant une valeur égale ou supérieur au seuil. Ces dernières peuvent être représentée cartographiquement ensemble en les superposant de la plus large ($P \geq 0,10$) à la plus fine ($P \geq 0,90$) (Figure 15).

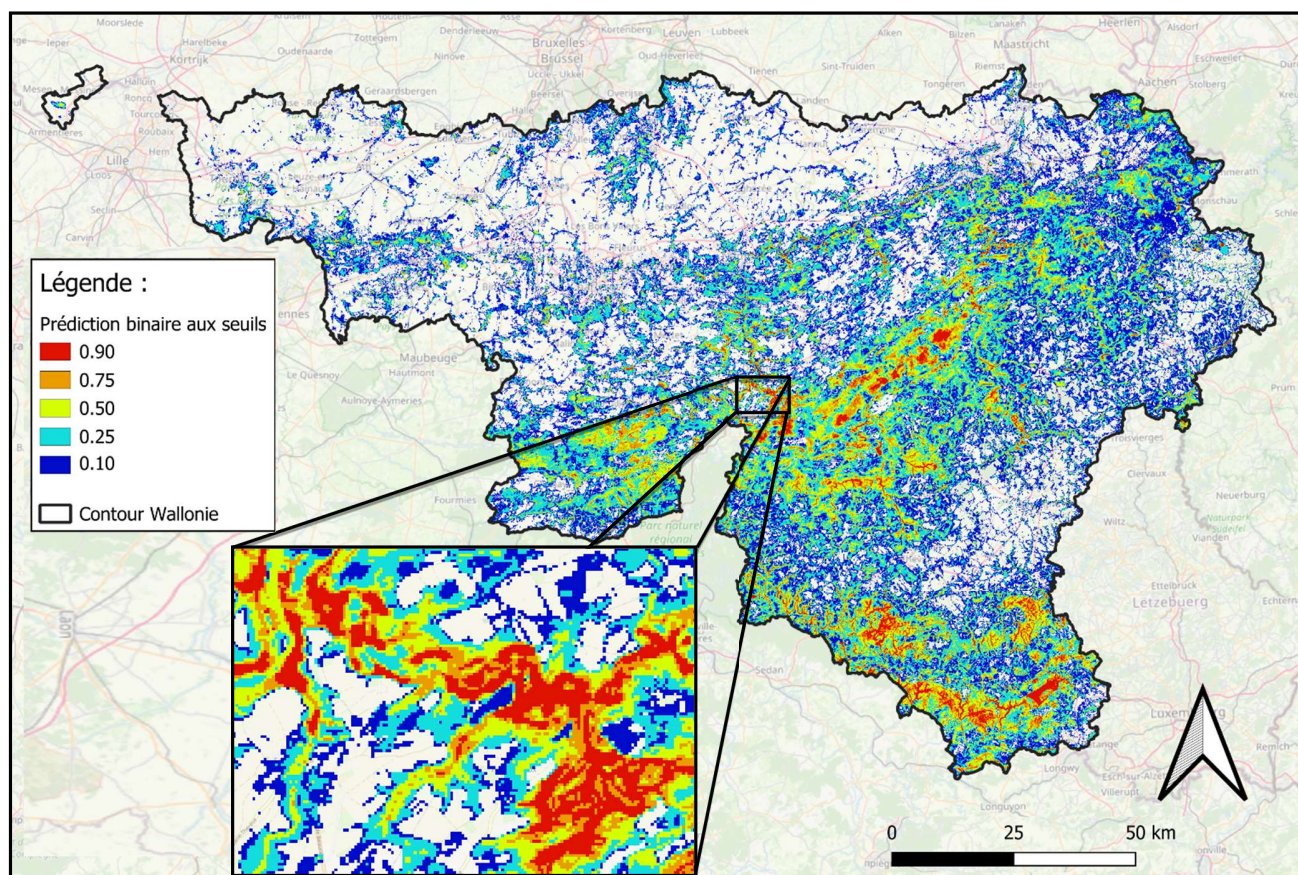


Figure 15 : Carte de superposition des cinq couches binaires, réalisées à cinq seuils de probabilité de présence de l'habitat potentiel (bleu foncé : seuil 0,10 ; bleu : seuil 0,25 ; jaune : seuil 0,50 ; orange : seuil 0,75 ; rouge : seuil 0,90). Les couches réalisées à un certain seuil intègrent tous les couches binaires aux seuils supérieurs.

Les différents seuils permettent de transformer la **variable quantitative** de la probabilité de présence d'habitat potentiel en une **variable qualitative ordinale**. La carte obtenue permet de visualiser la répartition spatiale de la probabilité de présence d'habitat potentiel pour le murin de Bechstein, selon

différents paliers de probabilité. Les seuils de 0,75 et 0,90 mettent en évidence les zones présentant les conditions les plus favorables selon le modèle. Plusieurs régions se distinguent par de vastes étendues d'habitats continus jugés favorables : les versants escarpés des vallées sauvages de la Lomme, de la Masblette, de la Lesse et de la Semois, ainsi qu'une grande partie des cours d'eau forestiers de la Lorraine belge et le camp militaire de Lagland apparaissent comme particulièrement propices à l'espèce.

D'autres massifs forestiers feuillus préservés, notamment dans la région bioclimatique Fagne-Famenne-Calestienne, présentent également un fort intérêt, à l'instar du camp militaire de Marche-en-Famenne, des massifs forestiers aux abords de la vallée de la Semois, ainsi que certains massifs au sud de Philippeville. Les versants boisés à l'est de la Wallonie semblent aussi favorables, bien que sur des superficies plus limitées.

À l'inverse, les grandes plaines au nord du sillon Sambre-et-Meuse présentent très peu de zones favorables, à l'exception de quelques massifs forestiers isolés, notamment dans le Condroz, le Brabant-Wallon et au Nord-Ouest de Mons. De même, la Haute-Ardenne apparaît globalement peu favorable, hormis quelques fonds de vallées encaissés.

5.3. Statistiques de classes d'occupation

L'analyse des résidus standardisés dans l'annexe J et la figure 16 permettent d'identifier les associations significatives entre les classes d'occupation du sol (classification LCCS) et la probabilité de présence de *Myotis bechsteinii* à différents seuils de probabilité (0,10 à 0,90). Les valeurs supérieures à $|1,96|$ et $|2,58|$ indiquent respectivement des associations statistiquement significatives ($p < 0,05$) et hautement significative ($p < 0,01$), révélant les sélections et évitements de l'espèce selon un gradient d'intensité d'utilisation de l'habitat.

Les habitats forestiers présentent une hiérarchisation claire des préférences (Annexe J, Figure 16). Les forêts de feuillus dominent largement avec des résidus progressant de 31,9 (seuil 0,10) à 108,8 (seuil 0,90). Cette augmentation exponentielle montre que ces formations constituent le cœur de l'habitat de l'espèce en étant sélectionnées de manière significative. Les forêts mixtes maintiennent des valeurs positives constamment élevées (+5,7 à +7,9), indiquant une sélection positive mais moins marquée. En revanche, les forêts de résineux présentent des résidus décroissants (+12,0 à -1,0), suggérant qu'elles sont présentes dans le paysage de *M. bechsteinii* mais ne constituent pas l'habitat préférentiel dans les zones de haute qualité. Les jeunes formations forestières, qu'elles soient de feuillus ou de résineux (<3m), montrent des associations faibles et variables, avec des résidus généralement non significatifs.

Les milieux ouverts herbacés révèlent un patron d'évitement systématique et important (Annexe J, Figure 16). La végétation herbacée périodique (*i.e.* champs cultivés labourés) présente les valeurs négatives les plus extrêmes (-36,9 à -47,2), tandis que les prairies productives monospécifiques évoluent d'une association neutre (-0,223) à une forte aversion (-41,6) aux seuils élevés. Cette évolution suggère une exclusion progressive de ces milieux dans les zones cœur de distribution de l'espèce.

Les surfaces artificialisées, qu'elles soient densément (>50%) ou faiblement (<25%) artificialisées, maintiennent des résidus négatifs significatifs et relativement stables (respectivement -6,6 à -12,1 et -4,4 à -13,9), indiquant un évitement fort de ces classes d'occupation du sol. Les réseaux de transport présentent également des valeurs négatives modérées (-3,2 à -4,0), suggérant un évitement constant mais moins marqué,

Les formations mixtes et les milieux de transition révèlent des associations plus nuancées. Les prairies et formations arbustives diversifiées maintiennent des résidus positifs significatifs et stables (+7,5 à +10,2), indiquant une utilisation modérée mais constante de ces milieux semi-ouverts. Les mélanges de couverture herbacée et arborée présentent des évolutions contrastées selon la dominance : ceux à majorité d'herbacées évoluent vers des valeurs négatives (-2,8 à -5,3), tandis que ceux à majorité d'arbres restent légèrement positifs (Annexe J). Les mélanges de végétation et sols nus (*i.e.* mises à blanc) montrent une progression positive notable (+1,3 à +8,5), possiblement associés aux lisières forestières ou aux petites mises à blanc isolées et zones de régénération dans des massifs forestiers.

Certains habitats spécifiques présentent des associations particulières. Les surfaces en eau évoluent positivement (+0,8 à +10,2), indiquant une association croissante avec les zones humides dans les habitats de haute qualité. Les formations arbustives et herbacées inondées montrent une évolution inverse (+3,6 à -3,2), suggérant une utilisation opportuniste mais non préférentielle. Les sols nus présentent des résidus proches de zéro, indiquant une absence d'association claire avec l'espèce.

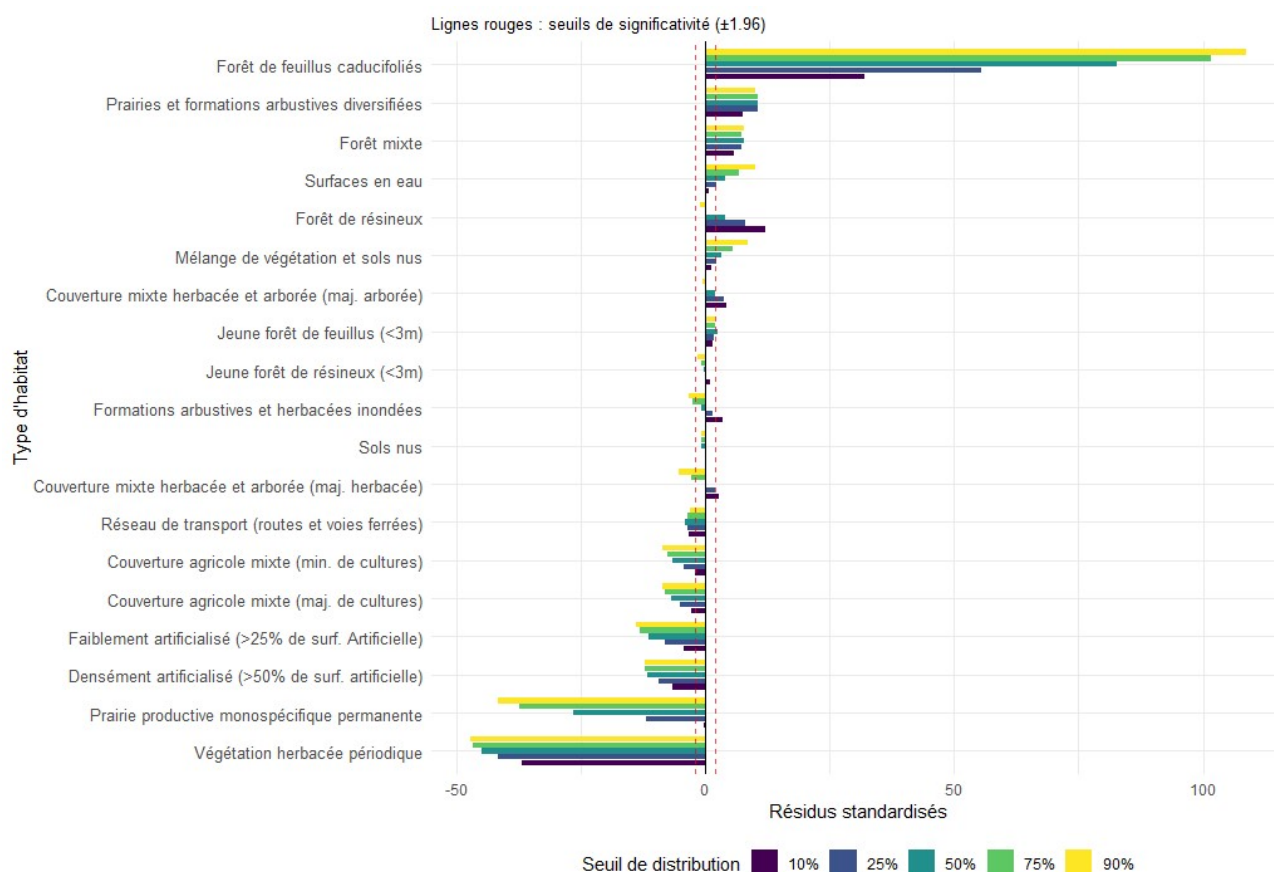


Figure 16 : Histogrammes des résidus standardisés des différentes classes d'occupation du sol, selon les seuils de probabilité de présence. Les barres d'histogrammes sont combinées par classes, aux cinq seuils de probabilité de présence de l'habitat potentiel de *M. bechsteinii*, ayant abouti à la création de 5 couches binaires de présence/absence et illustrés par cinq couleurs différentes sur un gradient allant de bleu foncé (seuil 0,10) à jaune (seuil 0,90). Les classes d'occupation du sol proviennent de la classification LCCS. Les lignes verticales rouges représentent les seuils de significativité ($\pm 1,96$).

5.4. Etude des variables forestières

5.4.1. La catégorisation de l'ancienneté des forêts de Wallonie

Les analyses statistiques révèlent une hiérarchisation claire des probabilités moyennes de présence selon les contextes forestiers (Annexe K, tableau A8 et A9). Le test de Kruskal-Wallis conduit sur les contextes forestiers révèle des différences hautement significatives entre les groupes (Annexe K, tableau A10). L'analyse post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni confirme que l'ensemble des comparaisons deux à deux sont statistiquement significatives (Annexe K, tableau A11).

La forêt ancienne subnaturelle présente la probabilité moyenne la plus élevée ($0,462 \pm 0,253$), suivie du boisement feuillu ($0,415 \pm 0,265$), du boisement résineux ($0,268 \pm 0,236$) et de la transformation résineuse de forêt ancienne ($0,260 \pm 0,232$). Les contrastes les plus marqués opposent les forêts anciennes subnaturelles aux transformations résineuses de forêts anciennes (Figure 17), témoignant de l'impact négatif des conversions en résineux sur la qualité de l'habitat pour cette espèce.

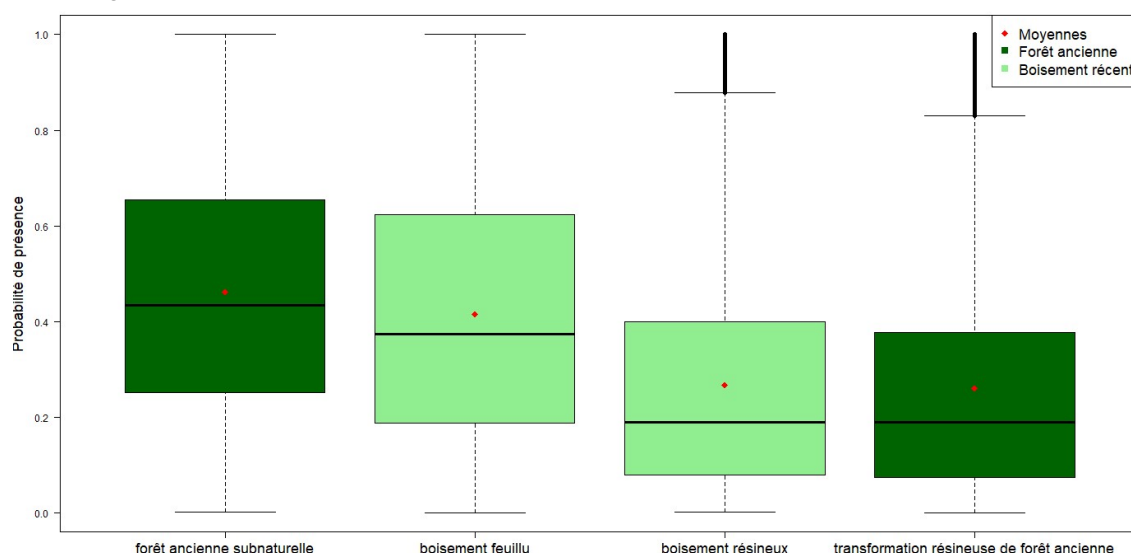


Figure 17 : Boîtes à moustache de la distribution de la probabilité présence de l'habitat de *M. bechsteinii*, selon les contextes forestiers. La couleur vert foncé indique les contextes forestiers de la catégorie forêts anciennes, la couleur vert clair indique les contextes forestiers de la catégorie boisements récents. La barre noire centrale indique la médiane et le point rouge représente la moyenne des valeurs.

Le test de Kruskal-Wallis entre les catégories forêts anciennes et boisements récents démontre une différence significative (Annexe K tableau A12 et Figure 18). Les forêts anciennes présentent une probabilité moyenne supérieure ($0,387 \pm 0,264$), comparée aux boisements récents ($0,335 \pm 0,260$), même si cela doit être mitigé par le fait que les deux catégories sont composées elles-mêmes de combinaisons de peuplement feuillus et résineux.

Parmi les boisements récents, les boisements récents feuillus ($0,415$) surpassent nettement les boisements récents résineux ($0,268$), évoquant une sélection préférentielle pour les essences feuillues même dans les formations récentes.

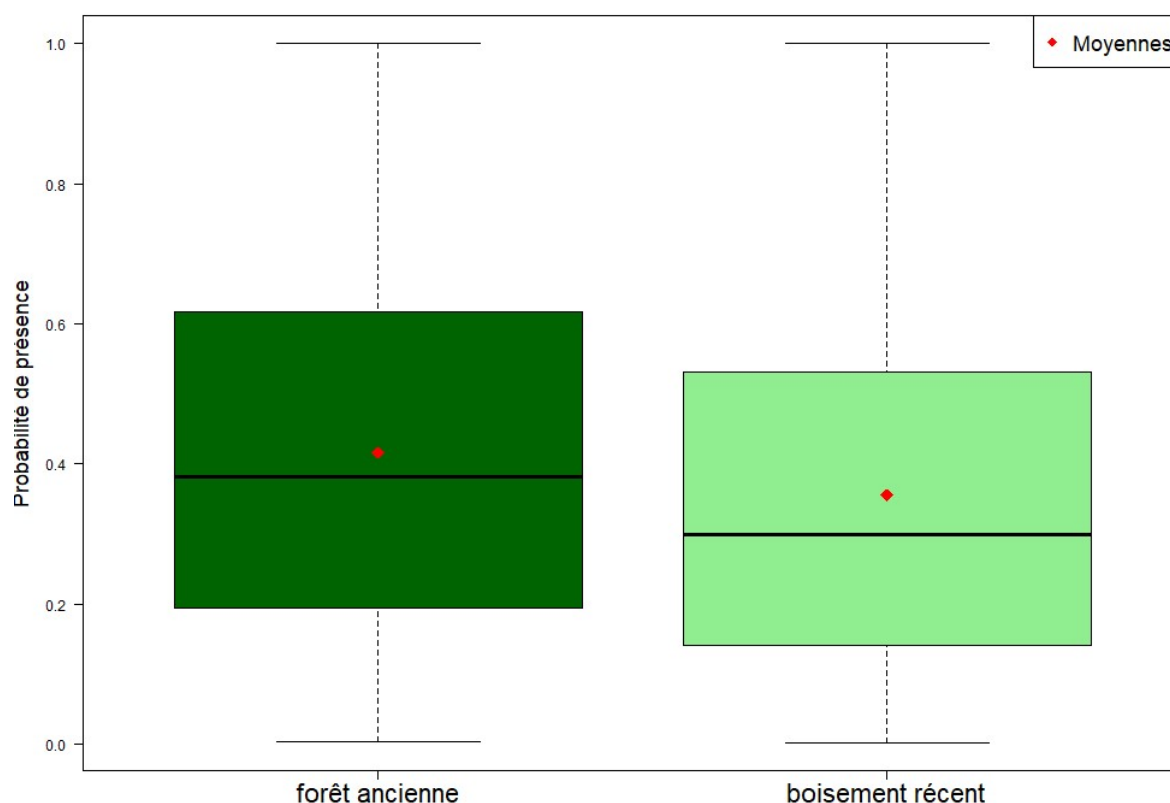


Figure 18 : Boîtes à moustache de la distribution de la probabilité de présence de l'habitat de *M. bechsteinii*, selon les deux catégories d'ancienneté, forêt ancienne et boisement récent. La barre noire centrale indique la médiane et le point rouge représente la moyenne des valeurs.

5.4.2. Proportions des neuf essences majoritaires dans les forêts wallonnes.

L'analyse des corrélations partielles (ρ') utilisant l'altitude comme covariable révèle l'influence réelle des essences forestières sur la probabilité de présence (Annexe K, tableau A13). Cette approche statistique calcule la corrélation entre chaque essence et la probabilité de présence en maintenant constante la valeur d'altitude, permettant ainsi d'isoler l'effet spécifique de la composition forestière indépendamment des préférences altitudinales de l'essence forestière étudiée.

Les essences feuillues dominent le classement des corrélations partielles positives (Figure 19). Les chênes présentent la corrélation partielle la plus élevée ($\rho' = 0,371$, $p < 0,001$), confirmant leur rôle prépondérant dans l'habitat favorable de l'espèce. Leur corrélation brute était toutefois surestimée de 0,053 unités en raison de leur distribution préférentielle en basse altitude, où l'espèce étudiée est également plus présente. Les hêtres montrent un patron inverse remarquable avec une corrélation partielle ($\rho' = 0,273$, $p < 0,001$) supérieure à leur corrélation brute, révélant que leur association avec l'espèce était initialement sous-estimée de 0,051 unités du fait de leur présence également en altitude moyenne. Les autres essences feuillues présentent des corrélations partielles plus modérées : bouleaux ($\rho' = 0,037$, $p < 0,001$) et pins ($\rho' = 0,027$, $p < 0,001$).

L'analyse des corrélations entre altitude et composition spécifique confirme une zonation altitudinale claire (Annexe K, tableau A14). L'épicéa, le douglas et le hêtre présentent la corrélation positive la plus

forte avec l'altitude ($p = 0,612$, $p = 0,266$, $p = 0,174$, $p < 0,001$). À l'opposé, les essences de basse altitude montrent des corrélations négatives significatives : "autres essences", les chênes, les peupliers ($p = -0,530$, $p = -0,434$, $p = -0,353$, $p < 0,001$).

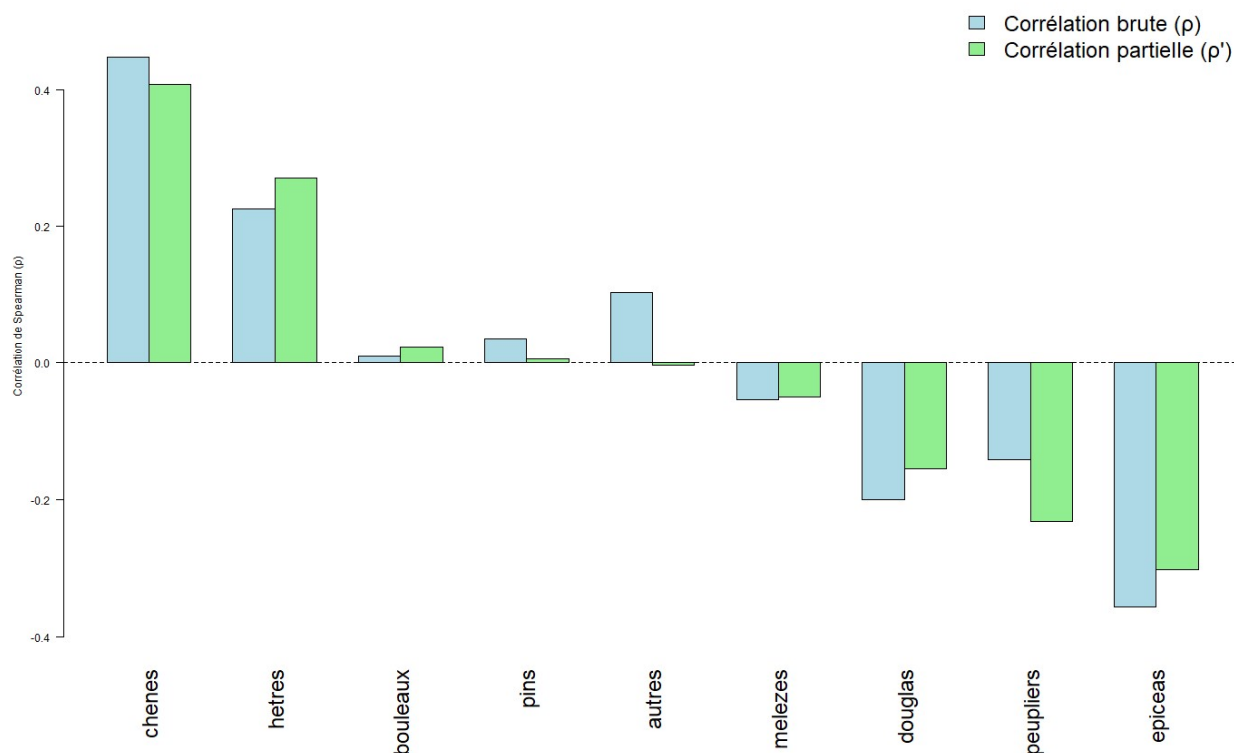


Figure 19 : Histogramme des valeurs de corrélations brutes (bleu) et partielles (vert, incluant l'effet de l'altitude) des neuf essences, avec la probabilité de présence de *Myotis bechsteinii*. Les valeurs sont organisées dans l'ordre décroissant de corrélation partielle.

Les indices de composition forestière présentent des associations significatives avec la probabilité de présence (Tableau 3). Le ratio chênes/hêtres domine cette catégorie avec une corrélation positive de 0,359 ($p < 0,001$), indiquant une préférence pour les peuplements où les chênes sont plus abondants que les hêtres. La dominance des feuillus présente également une corrélation positive notable ($p = 0,181$, $p < 0,001$), en revanche, la dominance des conifères présente une corrélation négative ($p = -0,155$, $p < 0,001$). Cela indique une affinité de l'espèce pour les formations à essence dominante (i.e. monospécifique) pour les feuillus, mais pas pour les résineux (Tableau 3).

Tableau 3 : Corrélations entre indices de composition forestière et probabilité de présence, classés dans l'ordre décroissant.

Indice	Corrélation (ρ)	Significativité
Ratio chênes/hêtres $R_{C/H}$	0,359	***
Dominance feuillus D_F	0,181	***
Diversité Shannon H'	0,154	***
Nombre d'essences N	0,095	***
Dominance conifères D_{Co}	-0,155	***

L'indice de diversité de Shannon montre une corrélation positive modérée ($\rho = 0,154$, $p < 0,001$), suggérant une préférence légère pour les peuplements diversifiés. Le nombre d'essences présentes suit la même tendance ($\rho = 0,095$, $p < 0,001$), bien qu'avec une intensité plus faible.

5.5. Projection climatique future

La distribution future de l'espèce a été projetée sur base du scénario de réchauffement climatique RCP 4.5 et en utilisant le seuil J de Youden défini précédemment (Figure 8). La projection future révèle une expansion notable de la superficie de la distribution de l'espèce, passant de 2229,7 km² dans les conditions actuelles à 2440,9 km² dans le futur, soit une augmentation de 211,2 km² ou 9,47% de la superficie (Tableau 4). Derrière cette augmentation nette de la superficie d'habitat se cache une forte continuité territoriale de la dynamique spatiale : 2070,4 km² de l'aire actuelle demeurent favorables dans les projections futures, tandis qu'159,3 km² d'habitat sont perdus en bordure d'aire principalement en Lorraine et 370,5 km² d'habitat sont gagnés en bordure d'aire principalement en en Ardenne, dans le Condroz et dans la plaine limoneuse au nord du sillon Sambre-et-Meuse (Figure 20).

Carte binaire de la projection future de *Myotis bechsteinii* en Wallonie, sur base des prévisions climatiques futures 2041-2070, selon le scénario RCP 4.5. Les zones stables de la distribution de l'espèce sont illustrées en vert, les zones de gain de surface sont illustrées en bleu et les zones de perte de surface sont illustrées en rouge.

Tableau 4 : Statistiques de l'évolution surfacique binaire de la distribution de l'habitat potentiel de Myotis bechsteinii en Wallonie, au seuil J de Youden, entre la distribution actuelle et la projection future sur base des prévisions climatiques futures 2041-2070, selon le scénario RCP 4.5.

Indicateur	Surface (km ²)	Proportion (%)
Surface actuelle	2229,70	100
Surface future	2440,91	109,47
Surface stable	2070,40	92,86
Surface perdue	159,31	7,14
Surface gagnée	370,51	16,62
Changement net	211,20	9,47

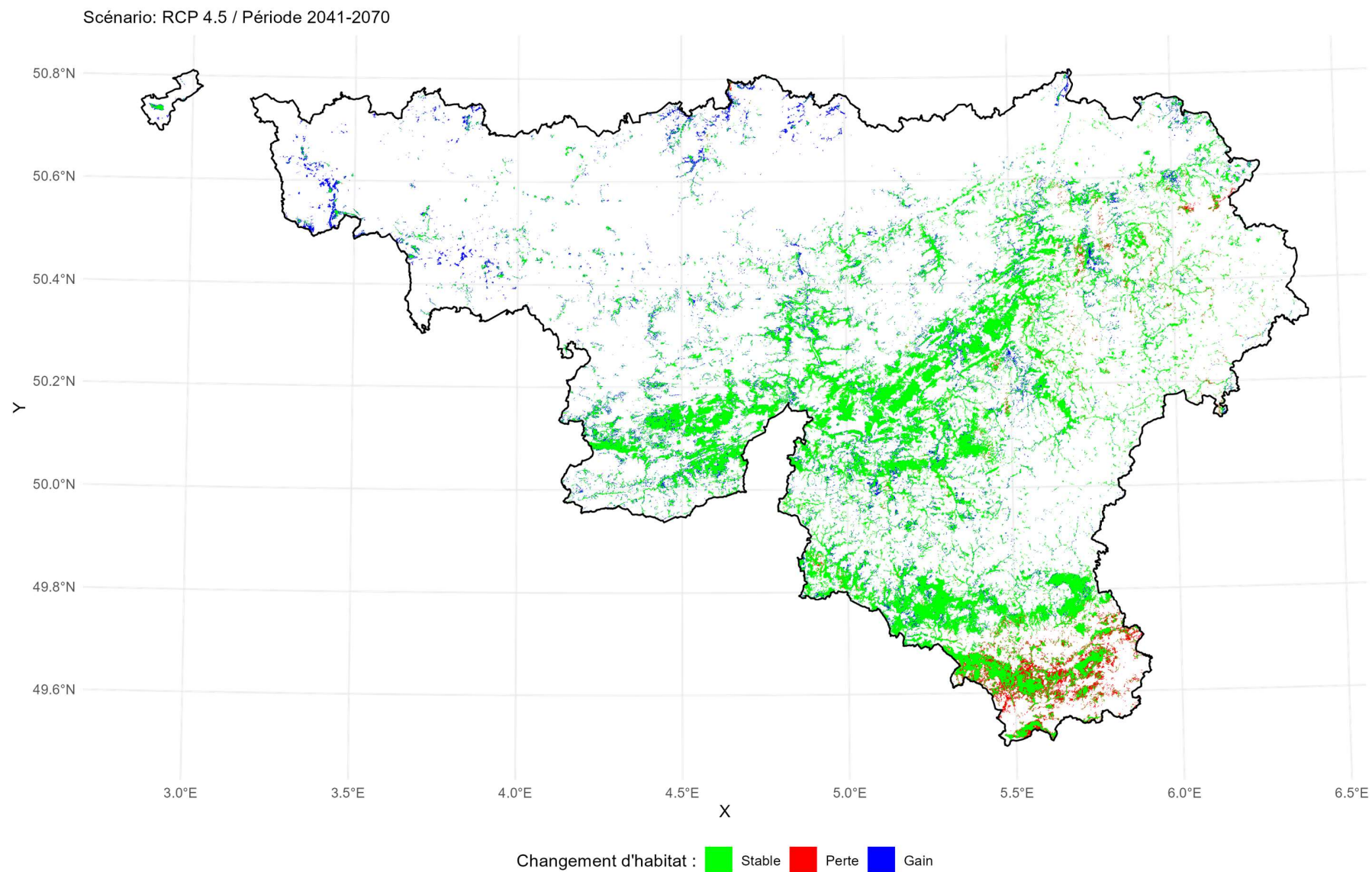


Figure 20 : carte binaire de la projection future de *Myotis bechsteinii* en Wallonie, sur base des prévisions climatiques futures 2041-2070, selon le scénario RCP 4.5. Les zones stables de la distribution de l'espèce sont illustrées en vert, les zones de gain de surface sont illustrées en bleu et les zones de perte de surface sont illustrées en rouge.

6. Discussion

6.1. Modèles et performances

Les résultats de cette étude confirment l'importance cruciale de la résolution spatiale dans la modélisation de distribution d'espèces pour des espèces forestières spécialistes comme *Myotis bechsteinii*. En effet, le modèle R50m présente des performances significativement supérieures au modèle R1000m pour la plupart des métriques d'évaluation (AUC validation : 0,85 vs 0,75 ; CBI : 0,90 vs 0,77), confirmant l'hypothèse selon laquelle une résolution fine est nécessaire pour capturer les hétérogénéités d'habitat déterminantes pour cette espèce.

Cette supériorité du modèle haute résolution s'explique par la capacité accrue de ce dernier à discriminer les variables fines, par exemple le modèle numérique de la canopée ou la composition des peuplements, alors que R1000m s'applique globalement à l'échelle du massif. En résumé, le modèle R1000m permet de mettre en évidence les zones régionales favorables, alors que le modèle R50m définit les sites favorables à une échelle plus fine.

Paradoxalement, le modèle R1000m montre une différence AUC train/validation plus faible et un AIC plus faible, suggérant un moindre surajustement et une complexité moins importante (utilisation fonctions de caractéristiques L pour le modèle R1000m vs LQHPT pour le modèle R50m). Cette observation illustre le compromis classique entre précision locale et généralisation en modélisation écologique (Guisan *et al.*, 2017). Cependant, dans le contexte de la conservation d'une espèce menacée, la précision spatiale offerte par le modèle R50m compense largement ce surajustement, d'autant plus que les différences de taux d'omission restent non significatives entre les deux modèles.

Le choix méthodologique du partitionnement par damier hiérarchisé s'avère particulièrement pertinent compte tenu de l'autocorrélation spatiale marquée des données de présence de *M. bechsteinii*. Cette autocorrélation reflète les biais d'échantillonnage inhérents aux observations opportunistes et aux prospections ciblées dans des sites déjà connus (Bolyn *et al.*, 2022; Radosavljevic & Anderson, 2014; Roberts *et al.*, 2017).

Le modèle pourrait être amélioré en supprimant les variables peu contributive jusqu'à plafonnement des performances via les méthodes forward variable selection ou backward variable elimination, recommandé par Meyer *et al.* (2018). Néanmoins, ces méthodes n'ont pas été appliquées par manque de temps et de capacité de calcul.

Finalement, le modèle R50m montre une performance plutôt correcte avec un AUC de 0,85, comparé à l'AUC de 0,87 Bald *et al.* (2024), ayant modélisé la distribution de l'espèce en Rhénanie-Palatinat (Allemagne).

6.2. Le murin de Bechstein et son environnement

Les grandes zones identifiées comme particulièrement favorables par le modèle sont globalement les versants escarpés des vallées et massifs de Fagne-Famenne-Calestienne, les forêts et vallées de feuillues de Lorraine belge ainsi que les forêts feuillues de la Semois. Les massifs forestiers les plus

importants identifiés par ce modèle devraient bénéficier d'un statut de protection renforcé ; ces zones représentant vraisemblablement les noyaux de la population wallonne.

L'analyse des contributions et importances par permutation révèle une hiérarchie nette des facteurs environnementaux influençant la distribution de *M. bechsteinii*. La variable PropFeuillus_R250m domine largement (32,9 % de contribution, 39,3 % d'importance), confirmant le statut de spécialiste des forêts feuillues de l'espèce, en accord avec d'autres observations européennes (Dietz & Pir, 2009; Kaňuch et al., 2008; Napal et al., 2009).

L'importance de l'ancienneté des forêts feuillues subnaturelles est confirmée également par l'analyse statistique des classes d'ancienneté forestière. Ces résultats renforcent le statut d'espèce indicatrice de naturalité forestière de *M. bechsteinii* et soulignent la nécessité de préserver les forêts matures dans les stratégies de conservation, comme le souligne également Singer et al. (2021). Néanmoins, la catégorisation des forêts anciennes repose ici sur la simple superposition de cartes historiques et actuelles, sans prise en compte de la gestion sylvicole. Or, ce facteur joue un rôle déterminant dans la conservation du caractère de maturité des peuplements et pourrait expliquer les écarts-types importants relevés dans l'analyse. L'espèce dépend en effet des caractéristiques développées au cours des successions forestières : diversité des essences et d'âges, hétérogénéité structurale, abondance de bois mort (favorisant l'entomofaune) et présence de cavités (gîtes), éléments souvent déficients dans les boisements récents ou exploités intensivement. Dans ce cas, l'étude pourrait être largement complétée par l'incorporation de variable télémétriques quantifiant la structure forestière.

En revanche, les forêts résineuses, y compris lorsqu'elles proviennent de transformations d'anciens massifs feuillus, présentent les probabilités de présence les plus faibles. Les analyses de résidus (de +12,0 à -1,0) indiquent une utilisation marginale des résineux, probablement liée au paysage wallon où feuillus et résineux coexistent, mais sans constituer un habitat favorable. La corrélation négative avec la dominance des conifères ($\rho = -0,155$) indique que les peuplements résineux monospécifiques sont moins favorables que ceux diversifiés. Cette observation renforce l'hypothèse d'une inadaptation fondamentale de l'espèce aux peuplements non-feuillus (résineux), liée à leurs caractéristiques structurales (densité, architecture de canopée, peu de sous-étage arbustif) et à leur pauvreté arthropodienne relative.

L'analyse des corrélations partielles, après contrôle de l'effet de l'altitude, met en évidence une hiérarchie claire des préférences spécifiques. Les chênes indigènes présentent la corrélation la plus élevée ($\rho' = 0,371$), confirmant leur rôle central, déjà rapporté par Dietz & Pir (2009); Kerth & König (1999); Singer et al. (2021). Cette affinité s'explique par leur longévité, leur richesse arthropodienne et leur capacité à développer des cavités favorables aux gîtes. Le hêtre montre également une corrélation positive importante ($\rho' = 0,273$ après contrôle altitudinal, contre $\rho = 0,222$), son importance étant toutefois inférieure à celle des chênes. Cette réévaluation indique que son association avec l'espèce était initialement sous-estimée du fait de leur occurrence en altitude moyenne et haute, où l'espèce est globalement moins présente en Wallonie. Cette observation ne doit pas écarter le hêtre de l'habitat optimal de l'espèce. Des résultats obtenus en Allemagne montre que *M. bechsteinii* est associé aux hêtraies anciennes à des altitudes moyennes (Singer et al., 2021), où le chêne se fait plus rare.

Le ratio chênes/hêtres ($\rho = 0,359$) confirme une préférence pour les peuplements mixtes dominés par les chênes plutôt que par le hêtre en Wallonie. Cela rejoint les observations de Dietz & Pir (2009); Singer

et al. (2021), qui rapportent que la majorité des gîtes se trouvent dans de vieux chênes, suivis des hêtres.

Ces résultats peuvent être modérés par l'analyse de l'indice de diversité de Shannon ($p = 0,154$) et de la dominance feuillue ($p = 0,154$), dont les corrélations indiquent une préférence pour les hêtres. Cette nuance est apportée par Dietz & Pir (2009) qui indique que les habitats de chasse sont constitués de forêts feuillues riches en chênes (souvent >40 % des peuplements), combinés à des hêtres et charmes, avec une structure verticale diversifiée.

Enfin, la corrélation positive, bien que modérée, suggère que la diversité spécifique contribue à la qualité de l'habitat, mais que ce sont surtout certaines combinaisons d'essences, en particulier à dominance de chêne, qui déterminent les conditions les plus favorables.

La contribution significative mais moindre du MNHC (19,1% de contribution) et son importance par permutation très faible (1,0%) révèlent une redondance avec d'autres variables structurales, probablement la proportion de résineux qui atteignent généralement des hauteurs supérieures aux feuillus dans les peuplements wallons et qui expliquerait donc cette courbe de réponse concave. L'ajout d'autres variables structurales forestières, comme des variables issues du LiDAR, permettrait assurément d'améliorer la qualité du modèle, comme le démontre Bald et al. (2024).

L'analyse des végétations naturelles potentielles met en évidence des préférences écologiques contrastées chez *M. bechsteinii*. La corrélation négative avec les hêtraies acidophiles (Hetr_Acid, 8,6 % de contribution ; 19,2 % d'importance) rejoint les résultats de Dietz & Pir (2009) qui avaient déjà signalé l'effet défavorable de l'habitat *Luzulo-Fagetum*. Cette tendance peut s'expliquer par la localisation de ces habitats en Ardenne, zone d'altitude moyenne à élevée au climat moins favorable à cette espèce thermophile, et par leur conversion fréquente en plantations résineuses, elles-mêmes peu propices à l'espèce.

Les hêtraies neutrophiles (*Melico-Fagetum*), qui devraient théoriquement constituer un habitat optimal en basse altitude, présentent ici une réponse légèrement négative, en contradiction avec les observations luxembourgeoises de Dietz & Pir (2009). Cette divergence pourrait résulter de leur forte régression au nord du sillon Sambre-et-Meuse, où elles ont été remplacées par des zones agricoles (classe d'occupation la plus défavorable) biaisant ainsi l'analyse.

À l'inverse, la chênaie-charmaie famennienne (*Chen_Charm_Fam*), bien que représentant une faible contribution (0,7 %), est positivement associée à l'espèce. Ces forêts calcicoles de basse altitude, typiques de la Fagne-Famenne-Calestienne, offrent un climat plus chaud, des sols riches limitant l'agriculture intensive et la sylviculture, et conservent ainsi une mosaïque forestière diversifiée et favorable à *M. bechsteinii*.

Étonnamment, les zones herbacées diversifiées et embroussaillées représentent la deuxième classe la plus importante. Cela indique donc que l'espèce apprécie également les zones semi-ouvertes, probablement pour la chasse, à proximité des forêts feuillues. Cette observation qui contredit le caractère strictement forestier décrit par Singer et al. (2021), va dans le sens des récents suivis réalisés à Vielsalm ayant permis la découverte de gîtes dans des zones relativement ouvertes (Janssen and Verkem, 2024). L'évolution positive remarquable des surfaces en eau (résidus de +0,8 à +10,2) révèle une association croissante avec les milieux humides dans les habitats de haute qualité. Néanmoins, cette tendance est contrebalancée par la réponse neutre de la variable distance aux cours d'eau et par

les résultats mitigés des résidus de la classe formations arbustives et herbacées inondées. Cette préférence s'explique probablement par la richesse en entomofaune des écosystèmes humides forestiers.

L'aversion marquée et croissante pour les milieux agricoles intensifs (résidus de la classe végétation herbacée périodique : -36,9 à -47,2), pour les zones artificialisées (résidus : -6,61 à -12,13) souligne l'inadaptation de l'espèce aux paysages agricoles modernes et aux zones urbaines. Le même patron est constaté dans de moindres mesures pour les prairies productives monospécifiques (résidus : -0,2 à -41,6).

Cette sensibilité s'explique par plusieurs facteurs convergents : appauvrissement de l'entomofaune, utilisation intensive de pesticides, et fragmentation des habitats forestiers par la matrice agricole et urbaine. Cela affirme donc que l'espèce est sensible aux activités humaines, d'autant plus que la classe de zones herbacées diversifiée est positive, illustrant l'impact négatif de l'intensification des prairies. Néanmoins, Dietz *et al.* (2020) et Napal *et al.* (2013) ont montré que l'espèce peut survivre dans des zones profondément anthropisées, en restant attachées à des reliquats de forêts anciennes, lorsque de grands arbres à cavités sont encore présents. Cette survie de population peut être attribuée à la forte philopatrie des femelles, à une certaine plasticité dans la sélection de sites de chasse et à un espace vital assez réduit, allant de 7 à 37,9 ha et jamais à plus d'un kilomètre de distance de la colonie, pour un individu durant la période printanière et estivale d'après Dawo *et al.* (2013) ; Dietz *et al.* (2020) ; Kerth, Wagner, *et al.* (2001).

L'évitement modéré du réseau de transport (résidus : -3,2 à -4,0) peut être lié à la diversité des types de routes, et principalement les pistes forestières présentes dans la majorité des forêts wallonnes. Cela doit former un biais, qui pourrait être contrebalancé en créant une pondération des différents types de route ou en excluant simplement les pistes d'exploitation.

La contribution et la courbe de réponse de Dst_caves indique une influence diminuant rapidement avec la distance. Cela suggère que les sites d'hibernation ne constituent pas un facteur limitant à l'échelle régionale. Cette observation est cohérente avec l'importante capacité de déplacement de l'espèce vers ses sites d'hibernation et de *swarming*, pouvant atteindre plusieurs dizaines de kilomètres (Dekeukeleire *et al.*, 2016; Janssen and Verkem, 2024).

Les variables climatiques présentent des contributions modérées mais révélatrices des préférences thermiques de l'espèce. La corrélation positive avec var7_Amplitude_Ann_Temp (amplitude thermique annuelle) suggère une adaptation aux régions ayant la plus grande amplitude thermique de Wallonie. Cette préférence pour une amplitude thermique élevée peut s'expliquer par la distribution plus continentale qu'atlantique de l'espèce à l'échelle wallonne autant qu'à l'échelle continentale (European Environment Agency, 2018), où l'amplitude thermique est particulièrement marquée, en combinaison avec l'altitude progressant.

6.3. Projection future

Les projections climatiques selon le scénario RCP 4.5 pour la période 2041-2070 révèlent un bilan globalement favorable pour *M. bechsteinii* en Wallonie. Néanmoins, cette analyse étant définie au seuil *J* de Youden, maximisant les métriques sensibilité et spécificité, il convient de ne considérer que les tendances et l'évolution relative des surfaces. En effet, les couches binaires issues du seuil de Youden

ne peuvent pas être utilisées comme carte de distribution sans considération d'autres indicateurs et paramètres écologiques (prévalence et détectabilité de l'espèce, caractérisation de la matrice de confusion (Hellegers *et al.*, 2025; Jiménez-Valverde, 2014)), non considérés dans ce travail.

L'expansion nette de l'aire de distribution potentielle de 9,47% projetée contraste avec les projections généralement défavorables établies pour de nombreuses espèces tempérées européennes face au changement climatique (IPBES, 2019). La stabilité importante de l'aire actuelle (92,86% de superficie maintenue) suggère que les conditions climatiques favorables à l'espèce resteront largement préservées dans ses zones de distribution actuelles. Cette stabilité s'explique probablement par la position biogéographique de la Wallonie, située dans la partie nord de l'aire de distribution européenne de l'espèce, où le réchauffement climatique pourrait améliorer les conditions thermiques sans atteindre des seuils critiques défavorables. De plus, les pertes marginales observées en Lorraine peuvent être négligées car ces conditions futures de l'extrême sud du pays, encore inconnues en Belgique, existent déjà dans d'autres territoires européens où l'espèce est présente. Ces pertes de surface peuvent donc être considérées comme un effet de bord. Cependant, il est crucial de considérer que ces projections futures ne représentent qu'un climat futur moyen, dans lequel les événements extrêmes (sécheresses, précipitations intenses, canicules) ne sont pas considérés alors que leur fréquence, amplitude et intensité risque d'augmenter, ce qui pourrait aussi impacter les dynamiques des populations (taux de survie, succès reproductif).

Les gains territoriaux importants (211,2 km²) se concentrent principalement dans les régions actuellement marginales pour l'espèce, suggérant une expansion vers les zones d'altitude actuellement trop fraîches et en zone atlantique. Il convient cependant de considérer ces projections avec prudence, compte tenu de leurs limites méthodologiques. La projection se base uniquement sur l'évolution des variables climatiques présentes dans le modèle dont l'importance et la contribution sont très faibles (moins de 5% en tout). Il faudra également prendre en compte les modifications potentielles de la végétation, de la politique de gestion forestière, ou de l'évolution de l'occupation du sol. Ces facteurs non-climatiques pourraient modifier substantiellement la distribution future de l'espèce.

Le choix du scénario RCP 4.5 représente une certaine projection future climatique intermédiaire et le choix d'une période relativement proche permet ainsi de limiter la variabilité de projections qui seraient trop lointaines. Mais cette projection future ne considère aucunement l'évolution spatiale et temporelle de toutes les variables non climatiques, qui seront assurément les variables les plus discriminantes de la distribution future et de l'état des populations avenir de *M. bechsteinii*.

Différentes politiques récentes font la promotion des forêts plus naturelles avec un IBP élevé, du bois mort et des arbres objectifs dans des peuplements diversifiés. De plus, le recul de l'épicéa dans des zones de basse altitude pourrait redonner de la place au boisement feuillu. Néanmoins, les résineux conserveront probablement une importance économique en Wallonie dans le futur, et d'autres essences résineuses exotiques (cèdres, mélèze, pins), plus résistantes à la sécheresse, seront probablement progressivement plantées en substitution à l'épicéa.

Par ailleurs, les forêts feuillues ne seront pas épargnées par ces dépérissements, à l'instar du dépérissement du hêtre en zone atlantique, ou des chênes en Famenne dans les contextes les plus superficiels, qui représente une partie des zones les plus favorables actuellement. Même si ces vagues de dépérissement chez les hêtres et les chênes pourraient favoriser l'apparition de microhabitats en nombre, ces pertes d'arbres matures auront également pour effet d'accélérer le cycle sylvigénétique et donc contribueront *in fine* à une perte d'arbres matures et vivants, qui sont les principaux pourvoyeurs de microhabitats. De plus, Les événements extrêmes qui mèneront à ces dépérissements auront

sûrement un effet non négligeable sur la stabilité et la disponibilité de la ressource alimentaire, ce qui sera probablement préjudiciable pour les populations wallonnes de *M. bechsteinii*.

6.4. Perspectives

Les biais d'échantillonnage identifiés dans les données de présence soulignent la nécessité de développer un protocole standardisé de surveillance des chiroptères en Wallonie. L'augmentation des détections observée ces dernières années reflète probablement autant l'intensification des prospections que l'expansion réelle des populations, rendant difficile l'évaluation précise des tendances démographiques. La mise en place d'un réseau de points d'écoute fixes selon une maille régulière, à l'image du protocole SOCWal pour l'avifaune ou de Vigie-Chiro en France, permettrait de quantifier objectivement l'évolution spatiale et temporelle des populations. Dans cette optique, le projet **DASA** (*Digital Animal Sound Archive project*) pourrait constituer une initiative nationale structurante, en fournissant une infrastructure technologique adaptée à la collecte et à l'archivage standardisé des données acoustiques.

Le seuil J de Youden, utilisé pour la projection de la distribution future selon les scénarios climatiques, mérite une attention particulière. Bien qu'il optimise le compromis entre sensibilité et spécificité, cet indice est connu pour surestimer régulièrement les aires de distribution d'espèce à faible prévalence (Jiménez-Valverde, 2014). Il conviendrait donc de ne pas utiliser cette couche binaire comme carte de prédiction unique, mais plutôt de la comparer aux autres seuils créés dans cette étude, ou d'en créer de nouveaux sur base de la littérature scientifique. L'utilisation des seuils ainsi créés pourrait servir à contrôler la qualité de la distribution du réseau Natura2000 sur le territoire wallon, et ainsi constater si les noyaux de présence de l'espèce se situent en zone protégée.

L'évitement marqué des milieux agricoles intensifs suggère que la conservation de l'espèce nécessite également des mesures agro-environnementales dans les zones de transition forêt-agriculture. La promotion de prairies extensives diversifiées, l'implantation de haies et de bosquets, ainsi que la réduction de l'usage des pesticides dans un rayon de plusieurs kilomètres autour des habitats forestiers favorables pourraient améliorer la perméabilité de la matrice paysagère. De même, comme le proposent Dietz & Krannich (2019) et Singer *et al.* (2021), différentes recommandations de gestion forestière pourraient être mises en œuvre, en commençant par une application plus stricte des normes du Code forestier concernant les quotas d'arbres d'intérêt biologique et de bois mort, mais aussi en conservant un nombre suffisant d'arbres de gros diamètre par hectare dans les zones de présence de l'espèce.

Cette étude ouvre plusieurs pistes d'amélioration méthodologique pour les futures recherches sur la modélisation de distribution des chiroptères forestiers. L'extension de l'emprise géographique à l'échelle de l'Europe du Nord-Ouest permettrait de réduire les effets de bord et d'améliorer la robustesse des prédictions, sous réserve d'une harmonisation des bases de données entre pays ou de l'intégration de projets internationaux tels que LifeWatch ou TrIAS. L'ajout de variables de gestion forestière (âge des peuplements, NHA, VHA) ou d'indices de structure issus de données LiDAR amélioreraient considérablement la précision des modèles en caractérisant directement les pratiques anthropiques influençant la qualité des habitats.

Comme l'indiquent Bald *et al.* (2024), l'intégration de variables structurelles forestières issues de données de télédétection à l'échelle régionale (notamment LiDAR) pourrait affiner la compréhension de l'écologie forestière de l'espèce et dépasser la classification binaire d'ancienneté des forêts. Ces

variables permettraient également de qualifier les pratiques sylvicoles actuelles, très hétérogènes sur le territoire wallon. La gestion forestière constitue un facteur déterminant du maintien du caractère de naturalité des peuplements, et chaque cantonnement dispose d'un pouvoir de gestion important. Cette absence de prise en compte explique probablement les écarts-types élevés observés dans les différentes catégories d'ancienneté des forêts.

Le développement d'approches multi-espèces basées sur les SSDM (*Stacked Species Distribution Models*) ou sur les JSDM (*Joint Species Distribution Models*), permettrait d'optimiser les stratégies de conservation des chiroptères forestiers.

Les SSDM consistent à empiler les prédictions issues de modèles mono-espèce pour reconstituer la composition d'une communauté. Cependant ils n'intègrent pas explicitement les interactions biotiques entre espèces. À l'inverse, les JSDM offrent une alternative prometteuse en modélisant simultanément les distributions de plusieurs espèces tout en intégrant les corrélations résiduelles entre elles (Pollock et al., 2014). Ces corrélations permettent de distinguer les co-occurrences dues à des réponses environnementales communes de celles potentiellement liées à des interactions écologiques (compétition, facilitation, etc.) (Zurell et al., 2020). L'application de telles techniques à des espèces aux exigences écologiques complémentaires, comme *Myotis bechsteinii*, *M. brandtii/alcaethoe* et *Plecotus auritus*, permettrait de mieux cibler les mesures de gestion dans les habitats partagés.

Les JSDM, en particulier, pourraient permettre une modélisation conjointe incluant les chiroptères cavernicoles forestiers et les espèces de pics, dont la diversité est positivement liée à la présence de *M. bechsteinii* (Dietz & Pir, 2009; Singer et al., 2021). Une telle approche permettrait d'identifier des mécanismes de facilitation ou de codépendance, difficilement détectables avec des SSDM classiques.

7. Conclusion

Cette étude s'inscrit dans un contexte de protection d'un chiroptère protégé et mal connue, le murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*), espèce indicatrice des forêts feuillues anciennes. Face aux pressions anthropiques et aux incertitudes liées au changement climatique, la modélisation de son habitat potentiel constitue un outil stratégique pour étudier la distribution et l'écologie des population de cette espèce, et ainsi orienter les politiques de conservation.

À partir de 347 points de présence filtrés et de nombreuses variables environnementales, la modélisation MaxEnt a permis de produire des cartes prédictives de distribution à deux échelles spatiales (50 m et 1000 m). Le modèle R50m, plus précis, s'est révélé significativement plus performant, confirmant l'intérêt d'une approche fine pour les espèces forestières spécialistes.

Les résultats mettent en évidence une hiérarchisation claire des préférences écologiques : l'espèce est fortement associée aux forêts feuillues anciennes, dominées par les chênes indigènes et le hêtre, avec une préférence pour les peuplements diversifiés et structurés. Les variables forestières dominent largement le modèle, en particulier la proportion de feuillus dans un rayon de 250 m. À l'inverse, les milieux agricoles intensifs, les zones artificialisées et les peuplements résineux sont évités.

La projection climatique future (scénario RCP 4.5) suggère une stabilité globale de la distribution et une expansion vers de nouvelles zones favorables, offrant une opportunité pour renforcer les mesures de conservation. Toutefois, cette projection doit être interprétée avec prudence, car elle ne prend pas en compte l'évolution des variables non climatiques, ni les effets des événements extrêmes.

Enfin, cette étude ouvre des perspectives méthodologiques et opérationnelles : intégration de variables structurales issues du LiDAR, développement de protocoles de suivi standardisés, et exploration de modèles multi-espèces (SSDM, JSDM) pour mieux comprendre les interactions écologiques et optimiser la gestion des habitats dont ces espèces dépendent.

Cette étude s'inscrit dans un contexte de préservation de la biodiversité forestière en Wallonie, en ciblant le murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*), espèce indicatrice des forêts feuillues anciennes. Face aux pressions anthropiques et aux incertitudes liées au changement climatique, la modélisation de son habitat potentiel constitue un outil stratégique pour orienter les politiques de conservation.

À partir de 347 points de présence filtrés et de 32 variables environnementales à haute résolution, la modélisation MaxEnt a permis de produire des cartes prédictives de distribution à deux échelles spatiales (50 m et 1000 m). Le modèle R50m, plus précis, s'est révélé significativement plus performant, confirmant l'intérêt d'une approche fine pour les espèces forestières spécialistes.

Contribution personnelle

Contribution de l'étudiant :

L'étudiant a réalisé le nettoyage, le traitement et l'harmonisation des données de présence du murin de Bechstein en Wallonie, à partir de la base de données des observations fournie par Quentin Smits.

L'étudiant a réalisé la recherche bibliographique sur l'espèce étudiée et sur la modélisation, ainsi que la création du protocole. L'étudiant s'est formé à la modélisation de la distribution d'espèces (SDM).

L'étudiant a réalisé la recherche des couches cartographiques et leur création via les logiciels QGIS et R, ainsi que depuis la plateforme Google Earth Engine.

L'étudiant a codé les modèles entièrement sur le logiciel R. Des corrections et optimisations de parties du code ont été réalisées en utilisant les plateformes d'intelligence artificielle Claude 4.0 (Anthropic) et Copilot (Microsoft 365). L'étudiant a également réalisé les analyses statistiques, la rédaction et la communication des résultats.

Contribution d'Axel Bourdouxhe :

Axel Bourdouxhe a transmis à l'étudiant des données cartographiques brutes du projet LifeWatch Écotopes. Axel Bourdouxhe a également aidé l'étudiant à définir la méthodologie à suivre dans la modélisation du SDM, et a réalisé une relecture et commenté le travail de rédaction.

Contribution de Quentin Smits :

Quentin Smits a transmis la base de données des observations de chiroptères de Wallonie à l'étudiant, ainsi que de la documentation concernant l'écologie de l'espèce et la modélisation de SDM. Quentin Smits a aidé l'étudiant à la définition du sujet de la méthodologie.

Contribution d'Alexia Favaro :

Alexia Favaro a réalisé une relecture et commenté le travail de rédaction.

Contribution de Marc Dufrêne :

Marc Dufrêne a réalisé une relecture et commenté le travail de rédaction.

8. Bibliographie

- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin : An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541-545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Alderweireld, M., Burnay, F., Pitchugin, M., & Lecomte, H. (2015). *Inventaire forestier wallon : Résultats 1994-2012*. SPW, DG03, DNF, Direction des Ressources forestières.
- Azam, C., Le Viol, I., Julien, J.-F., Bas, Y., & Kerbiriou, C. (2016). Disentangling the relative effect of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale monitoring program. *Landscape Ecology*, 31(10), 2471-2483. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0417-3>
- Bald, L., Gottwald, J., Hillen, J., Adorf, F., & Zeuss, D. (2024). The devil is in the detail : Environmental variables frequently used for habitat suitability modeling lack information for forest-dwelling bats in Germany. *Ecology and Evolution*, 14(6), e11571. <https://doi.org/10.1002/ece3.11571>
- Bandara, A. P. M. J., Madurapperuma, B. D., Edirisinghe, G., Gabadage, D., Botejue, M., & Surasinghe, T. D. (2022). Bioclimatic Envelopes for Two Bat Species from a Tropical Island : Insights on Current and Future Distribution from Ecological Niche Modeling. *Diversity*, 14(7), 506. <https://doi.org/10.3390/d14070506>
- Barataud, M. (2006). Utilisation de l'habitat et des ressources trophiques par le Murin de Bechstein *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 (analyse bibliographique). *L'Envol des Chiros*, 9, 7-14.
- Barataud, M., & Tupinier, Y. (2020). *Écologie acoustique des chiroptères d'Europe : Identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse* (4e éd). Biotope éditions Muséum national d'histoire naturelle.
- Bellamy, C., & Altringham, J. (2015). Predicting Species Distributions Using Record Centre Data : Multi-Scale Modelling of Habitat Suitability for Bat Roosts. *PLOS ONE*, 10(6), e0128440. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128440>

- Bellamy, C., Scott, C., & Altringham, J. (2013). Multiscale, presence-only habitat suitability models : Fine-resolution maps for eight bat species. *Journal of Applied Ecology*, 50(4), 892-901. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12117>
- Berthinussen, A., & Altringham, J. (2012). The effect of a major road on bat activity and diversity. *Journal of Applied Ecology*, 49(1), 82-89. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02068.x>
- BISE. (2025). *Murin de Bechstein (Myotis bechsteinii)*—Natura 2000 species code 1323. Biodiversity Information Systeme for Europe. <https://biodiversity.europa.eu/species/1473>
- Bolyn, C., Lejeune, P., Michez, A., & Latte, N. (2022). Mapping tree species proportions from satellite imagery using spectral–spatial deep learning. *Remote Sensing of Environment*, 280, 113205. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2022.113205>
- Bourdouxhe, A., Wibail, L., Claessens, H., & Dufrêne, M. (2023). Modeling potential natural vegetation : A new light on an old concept to guide nature conservation in fragmented and degraded landscapes. *Ecological Modelling*, 481, 110382. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110382>
- Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P. W., Trisos, C., Romero, J., Aldunce, P., Barrett, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S., Denton, F., Diongue-Niang, A., Dodman, D., Garschagen, M., Geden, O., Hayward, B., Jones, C., ... Péan, C. (2023). *IPCC, 2023 : Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland*. Intergovernmental Panel on Climate Change. <https://doi.org/10.59327/ipcc/ar6-9789291691647>
- Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R. P., Sechrest, W., Orme, C. D. L., & Purvis, A. (2005). Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species. *Science*, 309(5738), 1239-1241. <https://doi.org/10.1126/science.1116030>
- Dawo, B., Kalko, E. K. V., & Dietz, M. (2013). Spatial Organization Reflects the Social Organization in Bechstein's Bats. *Annales Zoologici Fennici*, 50(6), 356. <https://doi.org/10.5735/086.050.0601>

- De Troch, R., Termonia, P., & Van Schaeybroeck, B. (2020). *High-resolution future climate data for species distribution models in Europe* [Jeu de données]. Zenodo.
<http://hdl.handle.net/1854/LU-8708779>
- Dekeukeleire, D., Janssen, R., Haarsma, A.-J., Bosch, T., & Schaik, J. V. (2016). Swarming Behaviour, Catchment Area and Seasonal Movement Patterns of the Bechstein's Bats : Implications for Conservation. *Acta Chiropterologica*, 18(2), 349.
<https://doi.org/10.3161/15081109ACC2016.18.2.004>
- DEMNA (SPW). (2018). *Rapport d'état de conservation 2013-2018—Murin de Bechstein (Myotis bechsteinii)—Natura 2000 species code 1323*. European Environment Agency.
<https://eunis.eea.europa.eu/species/1473>
- DEMNA (SPW). (2025). *Base de données des observations de chiroptères en Wallonie (1954-2025)* [CSV].
- Deneudt, K., Vandepitte, L., Milotic, T., Tavernier, A., Radoux, J., & Van de Putte, A. (2025, juillet 23). *LifeWatch Belgium* [Scientific research]. <https://www.lifewatch.be>
- Dietz, M., Bögelsack, K., Krannich, A., & Simon, O. (2020). Woodland fragments in urban landscapes are important bat areas : An example of the endangered Bechstein's bat *Myotis bechsteinii*. *Urban Ecosystems*, 23(6), 1359-1370. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-01008-z>
- Dietz, M., Bögelsack, K., Krannich, A., Zoologische Gesellschaft Frankfurt, Deutsche Bundesstiftung Umwelt, Hessen, & Institut für Tierökologie und Naturbildung (Éds.). (2013). *Populationsökologie und Habitatansprüche der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii : = Population ecology and habitat requirements of Bechstein's bat Myotis bechsteinii: Beiträge der Fachtagung in der Trinkkuranlage Bad Nauheim 25.-26. Februar 2011*. Zarbock GmbH & Co.KG [Druckerei].
- Dietz, M., & Krannich, A. (2019). *Die Bechsteinfledermaus Myotis bechsteinii – Eine Leitart für den Waldnaturschutz*. In : *Handbuch für die Praxis*. Hrsg. Naturpark Rhein-Taunus.
- Dietz, M., & Pir, J. B. (2009). Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg : Implications for forest management and conservation. *Folia Zoologica (Brno)*, 58(3), 327-340.

- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity : A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models : Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- European Environment Agency. (2018). *Conservation status 2013/2018—Species assessments at EU biogeographical level*. <https://eunis.eea.europa.eu/species/1473>
- European Organization For Nuclear Research & OpenAIRE. (2013). *Zenodo : Research. Shared*. CERN. <https://doi.org/10.25495/7GXX-RD71>
- Fleischer, T., Gampe, J., Scheuerlein, A., & Kerth, G. (2017). Rare catastrophic events drive population dynamics in a bat species with negligible senescence. *Scientific Reports*, 7(1), 7370. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06392-9>
- Froidevaux, J. S. P., Zellweger, F., Bollmann, K., Jones, G., & Obrist, M. K. (2016). From field surveys to LiDAR : Shining a light on how bats respond to forest structure. *Remote Sensing of Environment*, 175, 242-250. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.12.038>
- Getreuer, P. (2011). Linear Methods for Image Interpolation. *Image Processing On Line*, 1, 238-259. https://doi.org/10.5201/ipol.2011.g_lmii
- Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D., & Moore, R. (2017). Google Earth Engine : Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote Sensing of Environment*, 202, 18-27. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.06.031>

- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat Suitability and Distribution Models : With Applications in R* (1^{re} éd.). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I. T., Regan, T. J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T. G., Rhodes, J. R., Maggini, R., Setterfield, S. A., Elith, J., Schwartz, M. W., Wintle, B. A., Broennimann, O., Austin, M., ... Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16(12), 1424-1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- Hellegers, M., Van Hinsberg, A., Lenoir, J., Dengler, J., Huijbregts, M. A. J., & Schipper, A. M. (2025). Multiple Threshold-Selection Methods Are Needed to Binarise Species Distribution Model Predictions. *Diversity and Distributions*, 31(4), e70019. <https://doi.org/10.1111/ddi.70019>
- Henze, O. (1979). 20 und 21 jährige Bechstein Fledermäuse (*Myotis bechsteinii*) in Bayrischen Giebelkästen. *Myotis*, 17:44.
- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., & Albert, D. L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29(5), 773-785. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- Hijmans, R. J. (2010). *raster : Geographic Data Analysis and Modeling* [Jeu de données]. The R Foundation. <https://doi.org/10.32614/cran.package.raster>
- Hijmans, R. J. (2020). *terra : Spatial Data Analysis* [Jeu de données].
<https://doi.org/10.32614/CRAN.package.terra>
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2010). *dismo : Species Distribution Modeling* [Jeu de données]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.dismo>
- Hohti, P., Cefluch, M., Danko, Š., & Kaňuch, P. (2010). Constraints in the roost-site selection of the tree-dwelling Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 22(1). <https://doi.org/10.4404/hystrix-22.1-4519>
- IPBES, W. (2019). Intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services. *Summary for policy makers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem*

services of the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services. IPBES Secretariat, Bonn, Germany. https://files.ipbes.net/ipbes-web-prod-public-files/2021-05/ipbes_8_inf_18_collaboration_and_partnetships_en.pdf

Jaberg, C., & Guisan, A. (2001). Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment. *Journal of Applied Ecology*, 38(6), 1169-1181. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8901.2001.00668.x>

Janssen and Verkem. (2024). *Rayon d'attraction des sites de swarming du Murin de Bechstein à Vielsalm.*

Jetz, W., Sekercioglu, C. H., & Watson, J. E. M. (2008). Ecological Correlates and Conservation Implications of Overestimating Species Geographic Ranges. *Conservation Biology*, 22(1), 110-119. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00847.x>

Jiménez-Valverde, A. (2014). Threshold-dependence as a desirable attribute for discrimination assessment : Implications for the evaluation of species distribution models. *Biodiversity and Conservation*, 23(2), 369-385. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0606-1>

Jung, M. (2023). An integrated species distribution modelling framework for heterogeneous biodiversity data. *Ecological Informatics*, 76, 102127. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102127>

Kaňuch, P., Danko, Š., Celuch, M., Krištín, A., Pjenčák, P., Matis, Š., & Šmídt, J. (2008). Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammalian Biology*, 73(2), 147-155. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.12.001>

Kass, J. M., Muscarella, R., Galante, P. J., Bohl, C., Buitrago-Pinilla, G. E., Boria, R. A., Soley-Guardia, M., & Anderson, R. P. (2014). *ENMeval : Automated Tuning and Evaluations of Ecological Niche Models* [Jeu de données]. The R Foundation. <https://doi.org/10.32614/cran.package.enmeval>

Kerth, G., Kiefer, A., Trappmann, C., & Weishaar, M. (2003). High gene diversity at swarming sites suggest hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. *Conservation Genetics*, 4(4), 491-499. <https://doi.org/10.1023/A:1024771713152>

- Kerth, G., Klaus Weissmann, & Barbara König. (2001). Day Roost Selection in Female Bechstein's Bats (*Myotis bechsteinii*): A Field Experiment to Determine the Influence of Roost Temperature. *Oecologia*, 126(1), 1-9. JSTOR.
- Kerth, G., & König, B. (1999). Fission, Fusion and Nonrandom Associations in Female Bechstein's Bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, 136(9), 1187-1202. JSTOR.
- Kerth, G., & Melber, M. (2009). Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biological Conservation*, 142(2), 270-279.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.022>
- Kerth, G., & Morf, L. (2004). Behavioural and Genetic Data Suggest that Bechstein's Bats Predominantly Mate Outside the Breeding Habitat. *Ethology*, 110(12), 987-999.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01040.x>
- Kerth, G., & Van Schaik, J. (2020). Bechstein's Bat *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817). In D. Russo, *Handbook of the Mammals of Europe* (p. 1-22). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-65038-8_58-1
- Kerth, G., Wagner, M., & König, B. (2001). Roosting together, foraging apart : Information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(3), 283-291. <https://doi.org/10.1007/s002650100352>
- Kervyn, T., Jacquemin, F., Branquart, E., Delahaye, L., Dufrêne, M., & Claessens, H. (2014). *Les forêts anciennes en Wallonie. 2ème partie : Cartographie*.
- Kervyn, T., Lamotte, S., Nyssen, P., & Verschuren, J. (2009). Major decline of bat abundance and diversity during the last 50 years in southern Belgium. *Belg. J. Zool.*
https://www.academia.edu/30848688/Major_decline_of_bat_abundance_and_diversity_during_the_last_50_years_in_southern_Belgium
- Kesavan, H. K. (2008). Jaynes' Maximum Entropy Principle : MaxEnt. In C. A. Floudas & P. M. Pardalos (Éds.), *Encyclopedia of Optimization* (p. 1779-1782). Springer US.
https://doi.org/10.1007/978-0-387-74759-0_312

- Laforge, A., Pauwels, J., Faure, B., Bas, Y., Kerbiriou, C., Fonderflick, J., & Besnard, A. (2019). Reducing light pollution improves connectivity for bats in urban landscapes. *Landscape Ecology*, 34(4), 793-809. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00803-0>
- Latte, N., Perin, J., Lejeune, P., & Claessens, H. (2022). Le point sur l'équilibre feuillus/résineux et son évolution en forêt wallonne. *Forêt.Nature*, n°165, 30-39.
- Leitão, P. J., & Santos, M. J. (2019). Improving Models of Species Ecological Niches : A Remote Sensing Overview. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00009>
- Lejeune, P., Michez, A., Perrin, J., Gilles, A., Latte, N., Ligot, G., Lisein, J., & Claessens, H. (2022). L'épicéa wallon : État des ressources en 2021. *Silva Belgica*, 2.
- Linton, D. M., & Macdonald, D. W. (2018). Spring weather conditions influence breeding phenology and reproductive success in sympatric bat populations. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1080-1090. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12832>
- Lisein, J., Claessens, H., Quevauvillers, S., & Thissen, T. (2025, juillet 23). *Forestimator*. <https://forestimator.gembloux.ulg.ac.be/>
- Liu, C., Newell, G., & White, M. (2016). On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecology and Evolution*, 6(1), 337-348. <https://doi.org/10.1002/ece3.1878>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions : What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Meyer, H., Reudenbach, C., Hengl, T., Katurji, M., & Nauss, T. (2018). Improving performance of spatio-temporal machine learning models using forward feature selection and target-oriented validation. *Environmental Modelling & Software*, 101, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2017.12.001>
- Meyer, H., Reudenbach, C., Wöllauer, S., & Nauss, T. (2019). Importance of spatial predictor variable selection in machine learning applications – Moving from data reproduction to spatial

prediction. *Ecological Modelling*, 411, 108815.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108815>

Michez, A., Huylenbroeck, L., Bolyn, C., Latte, N., Bauwens, S., & Lejeune, P. (2020). Can regional aerial images from orthophoto surveys produce high quality photogrammetric Canopy Height Model? A single tree approach in Western Europe. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 92, 102190. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2020.102190>

Montgomery, D. C., & Peck, E. A. (1982). Introduction to Linear Regression Analysis. *New York, Wiley*.

Mundinger, C., Fleischer, T., Scheuerlein, A., & Kerth, G. (2022). Global warming leads to larger bats with a faster life history pace in the long-lived Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Communications Biology*, 5(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03611-6>

Mundinger, C., Scheuerlein, A., & Kerth, G. (2021). Long-term study shows that increasing body size in response to warmer summers is associated with a higher mortality risk in a long-lived bat species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1952), 20210508. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0508>

Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval : An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198-1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>

Naimi, B., Hamm, N. A. S., Groen, T. A., Skidmore, A. K., & Toxopeus, A. G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, 37(2), 191-203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>

Napal, M., Garin, I., Goiti, U., Salsamendi, E., & Aihartza, J. (2009). Selection of Maternity Roosts by *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) in the Southwestern Iberian Peninsula. *Acta Chiropterologica*, 11(2), 425-433. <https://doi.org/10.3161/150811009X485648>

Napal, M., Garin, I., Goiti, U., Salsamendi, E., & Aihartza, J. (2013). Past deforestation of Mediterranean Europe explains the present distribution of the strict forest dweller *Myotis*

- bechsteinii. *Forest Ecology and Management*, 293, 161-170.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.038>
- Napal, M., Garin, I., Goiti, U., Salsamendi, U., & Aihartza, J. (2010). Habitat Selection by *Myotis bechsteinii* in the Southwestern Iberian Peninsula. *Annales Zoologici Fennici*, 47, 239-250.
<https://doi.org/10.5735/086.047.0402>
- Oeser, J., Heurich, M., Kramer-Schadt, S., Mattisson, J., Krofel, M., Krojerová-Prokešová, J., Zimmermann, F., Anders, O., Andrén, H., Bagrade, G., Belotti, E., Breitenmoser-Würsten, C., Bufka, L., Černe, R., Drouet-Hoguet, N., Duľa, M., Fuxjäger, C., Gomerčić, T., Jędrzejewski, W., ... Kuemmerle, T. (2023). Integrating animal tracking datasets at a continental scale for mapping Eurasian lynx habitat. *Diversity and Distributions*, 29(12), 1546-1560.
<https://doi.org/10.1111/ddi.13784>
- OpenStreetMap contributors. (2025). *OpenStreetMap Belgium* (OpenStreetMap Foundation) [Jeu de données]. [openstreetmap.org](https://www.openstreetmap.org)
- Paunović, M. (2016). IUCN Red List of Threatened Species : *Myotis bechsteinii*. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org/en>
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2006). *Maxent software for modeling species niches and distributions* (Version Version 3.4.1) [Logiciel].
- Pollock, L. J., Tingley, R., Morris, W. K., Golding, N., O'Hara, R. B., Parris, K. M., Vesk, P. A., & McCarthy, M. A. (2014). Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution*, 5(5), 397-406. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12180>
- QGIS Development Team. (2025). *QGIS Geographic Information System* (Version 3.40.7-Bratislava) [Logiciel]. QGIS Association. <https://www.qgis.org>
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Logiciel]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

- Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions : Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629-643.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Radoux, J., Bourdouxhe, A., Coos, W., Dufrêne, M., & Defourny, P. (2019). Improving Ecotope Segmentation by Combining Topographic and Spectral Data. *Remote Sensing*, 11(3), 354.
<https://doi.org/10.3390/rs11030354>
- Radoux, J., Bourdouxhe, A., Coppée, T., De Vroey, M., Dufrêne, M., & Defourny, P. (2022). A Consistent Land Cover Map Time Series at 2 m Spatial Resolution—The LifeWatch 2006-2015-2018-2019 Dataset for Wallonia. *Data*, 8(1), 13. <https://doi.org/10.3390/data8010013>
- Reusch, C., Gampe, J., Scheuerlein, A., Meier, F., Grosche, L., & Kerth, G. (2019). Differences in seasonal survival suggest species-specific reactions to climate change in two sympatric bat species. *Ecology and Evolution*, 9(14), 7957-7965. <https://doi.org/10.1002/ece3.5292>
- Roberts, D. R., Bahn, V., Ciuti, S., Boyce, M. S., Elith, J., Guillerá-Arroita, G., Hauenstein, S., Lahoz-Monfort, J. J., Schröder, B., Thuiller, W., Warton, D. I., Wintle, B. A., Hartig, F., & Dormann, C. F. (2017). Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography*, 40(8), 913-929. <https://doi.org/10.1111/ecog.02881>
- Rondeux, J., Hebert, J., Bourland, N., Puissant, T., Burnay, F., & Lecomte, H. (2005). *Production ligneuse de la forêt wallonne, l'apport de l'inventaire permanent régional*.
- Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., & Deering, D. W. (1974, janvier 1). *Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS*. <https://ntrs.nasa.gov/citations/19740022614>
- Russo, D. (Éd.). (2023). *Chiroptera*. Springer International Publishing AG.
- Russo, D., Cistrone, L., Jones, G., & Jones, L. (2005). Spatial and temporal patterns of roost use by tree-dwelling barbastelle bats *Barbastella barbastellus*. *Ecography*, 28.
<https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04343.x>
- Scherrer, D., & Guisan, A. (2019). Ecological indicator values reveal missing predictors of species distributions. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39133-1>

- Service Public de Wallonie. (2025, juillet 23). *WalOnMap, le Géoportail de la Wallonie*.
<https://geoportail.wallonie.be/walonmap>
- Service public de Wallonie (SPW). (2025). *Atlas du karst wallon—Série* [Jeu de données].
<https://geodata.wallonie.be/id/a5577b78-a388-48e7-86f9-c3138d562270>
- Singer, D., Hondong, H., & Dietz, M. (2021). Habitat use of Bechstein's Bat (*Myotis bechsteinii*) and woodpeckers reveals the importance of old-growth features in European beech forests. *Forest Ecology and Management*, 498, 119547. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119547>
- Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2(0). <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- SPW - DGO3 - DEMNA & Natagora-Plecotus. (2018, janvier 9). *Évolution des populations de chauves-souris*. Service Public de Wallonie. <http://etat.environnement.wallonie.be/>
- Steven Phillips. (2016). *maxnet : Fitting « Maxent » Species Distribution Models with « glmnet »* [Jeu de données]. The R Foundation. <https://doi.org/10.32614/cran.package.maxnet>
- Takola, E., & Schielzeth, H. (2022). Hutchinson's ecological niche for individuals. *Biology & Philosophy*, 37(4). <https://doi.org/10.1007/s10539-022-09849-y>
- Tillon, L. (2015). *Utilisation des gîtes et des terrains de chasse par les chiroptères forestiers, propositions de gestion conservatoire* [Theses, Université Paul Sabatier - Toulouse III].
<https://theses.hal.science/tel-01772895>
- 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(5), 1564-1582. <https://doi.org/10.1111/brv.12967>
- Vaughan, N. (1997). The diets of British bats (Chiroptera). *Mammal Review*, 27(2), 77-94.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1997.tb00373.x>
- Wright, P. G. R., Bellamy, C., Hamilton, P. B., Schofield, H., Finch, D., & Mathews, F. (2021). Characterising the relationship between suitable habitat and gene flow for *Myotis bechsteinii* and *Eptesicus serotinus* in Britain. *Landscape Ecology*, 36(12), 3419-3428.
<https://doi.org/10.1007/s10980-021-01317-4>

- Wright, P. G. R., Schofield, H., & Mathews, F. (2021). Can effective population size estimates be used to monitor population trends of woodland bats? A case study of *Myotis bechsteinii*. *Ecology and Evolution*, 11(5), 2015-2023. <https://doi.org/10.1002/ece3.7143>
- Zurell, D., Zimmermann, N. E., Gross, H., Baltensweiler, A., Sattler, T., & Wüest, R. O. (2020). Testing species assemblage predictions from stacked and joint species distribution models. *Journal of Biogeography*, 47(1), 101-113. <https://doi.org/10.1111/jbi.13608>

Annexes

Annexe A : Zones bioclimatiques de Wallonie.

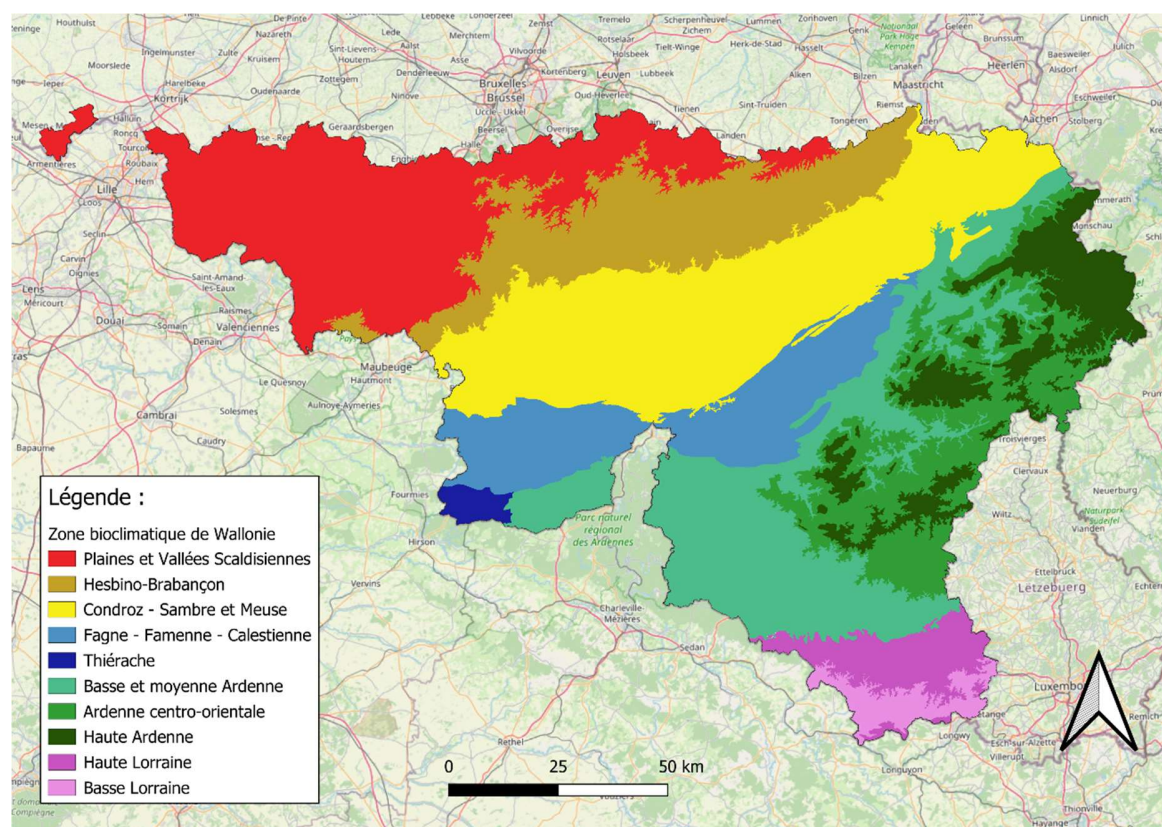


Figure A1 : Carte des zones bioclimatiques de Wallonie. Fond de carte : OSM.

Annexe B : Méthodologie / Filtrage temporel et spatial des données de présence.

Pour ce qui est du filtre temporel, étant donné que l'espèce hiberne d'octobre à la mi-avril environ (Kerth & Van Schaik, 2020), seules les données recensées entre le 15 avril et le 1^{er} octobre ont été gardées afin de modéliser l'habitat du murin de Bechstein en période d'activité. Afin d'augmenter la taille du jeu de données, tout en gardant une certaine qualité dans la distribution des points en période d'activité, les observations associées aux projets "Chasse été" ou "acoustique" dont la date était manquante ont également été conservés, alors que les observations issues des projets "Gîte hiver" et "Cavités" ont été exclues. Afin de contrôler la distribution temporelle de ces projets, des graphiques de répartition mensuelle de ces quatre catégories ont été produits. Finalement, les données antérieures à 2010 ont été supprimées [figures A2 et A3 : distributions mensuelles et annuelles des observations], afin de garder un nombre de données suffisant (Annexe A1), tout en gardant un jeu de données cohérent avec la structure spatiale du paysage wallon. Pour ce qui est du filtre spatial, Les observations sans coordonnées valides (X, Y non nuls) ou en dehors de l'emprise de la Wallonie ont été supprimées, puis

les doublons spatiaux ont été éliminés. Ce premier filtrage permet ainsi d'arriver à un jeu de données de **524 observations**.

La distribution modélisée correspondra donc à l'habitat printanier et estival de l'espèce, lorsque surviennent notamment les activités de nourrissage et l'élevage des jeunes, ce filtrage permet l'élimination de toutes les observations reliées aux activités de reproduction en cavité (*swarming*) et d'hibernation.

Etant donné que les données de présence ont été obtenues de manière non standardisée, leur distribution spatiale présente un biais d'échantillonnage, avec certaines zones rassemblant de grandes quantités de données tandis que d'autres sont relativement peu couvertes. Pour contrer ce biais, ces données géoréférencées ont été filtrées spatialement grâce au package spThin (Aiello-Lammens *et al.*, 2015). Ce package a permis d'espacer les points de présence de minimum 500 m (paramètres : 500 m de distance, 100 répétitions) pour limiter l'autocorrélation spatiale des points de présence tout en gardant un nombre suffisant de points pour la modélisation. Ce second filtrage réduit finalement le nombre de points de présence à **347**.

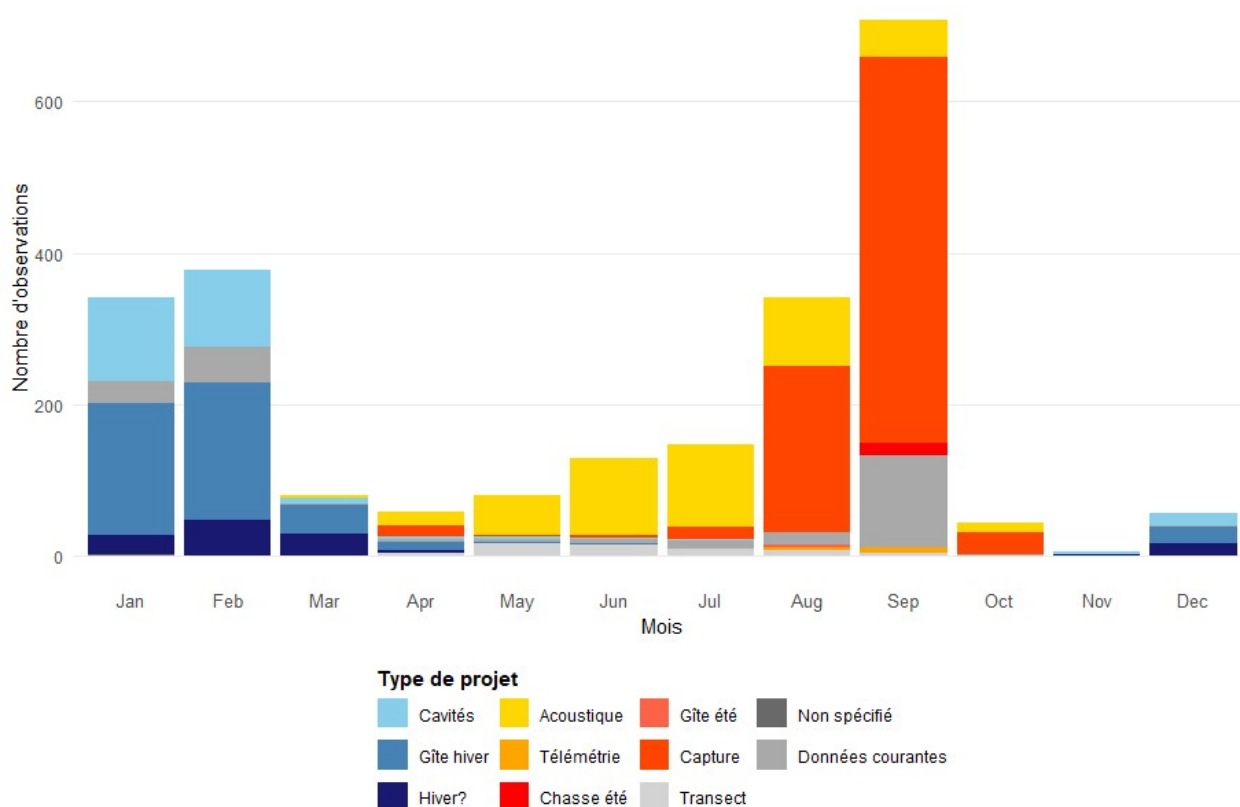


Figure A2 : Histogramme de la distribution temporelle mensuelle des observations du murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*) en Wallonie, empilés par type de projet. Les projets ont été colorés selon la logique suivante : projets hivernaux (Cavités, Gîte hiver, hiver?) : nuances de bleu clair à bleu foncé ; projets estivaux/actifs (Acoustique, Télémétrie, Chasse été, Gîte été, Capture) : nuances de jaune à rouge ; projets divers (Transect, Non spécifié, Données courantes) : nuances de gris.

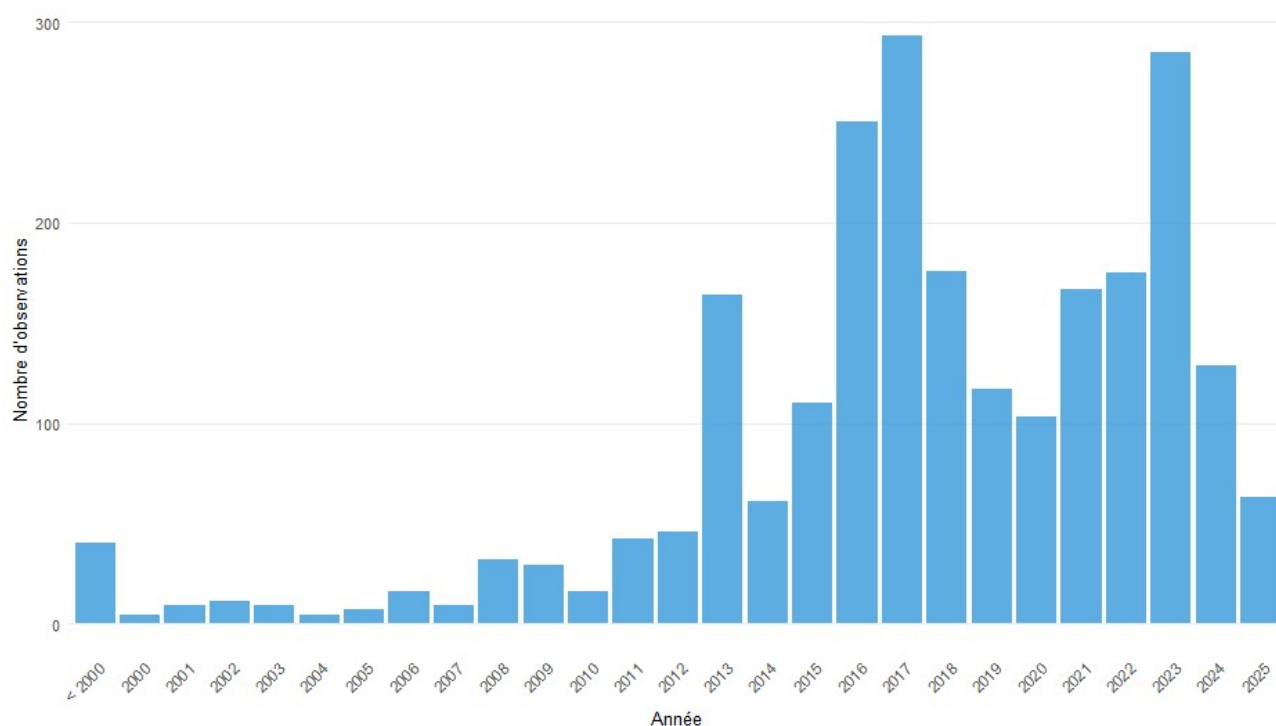


Figure A3 : Histogramme de la distribution temporelle des observations du murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*) en Wallonie. Les données datant d'avant l'année 2000 ont été rassemblées pour simplifier la lecture du graphique.

Annexe C : Méthodologie / Extraction, transformation, et prétraitement des couches.

Ces couches de données ont toutes été rastérisées au format TIFF aux résolutions des deux modèles (50 et 1000 mètres), lorsque c'était nécessaire, afin d'être utilisables par le logiciel MaxEnt.

Variables climatiques :

L'ensemble des couches climatiques étant disponibles dans des fichiers au format CSV, une projection dans un système de coordonnées adaptées a été réalisé afin de produire un fichier TIFF pour chacune des variables. Ensuite, les couches ont été reprojetées en Lambert 72 (EPSG :31370), découpées sur l'emprise de la Wallonie, puis rééchantillonnées à la résolution fine ciblée (50 mètres) à l'aide d'une interpolation bilinéaire. Cette méthode de rééchantillonnage a été choisie sur base de la comparaison de différentes méthodes présentée par Getreuer (2011). Elle permet de limiter les effets de bord entre deux pixels. Finalement, un lissage spatial par noyau gaussien a été appliqué à l'échelle 50 m pour réduire le bruit tout en conservant les gradients écologiques. Les rasters obtenus ont ensuite été utilisés comme variables explicatives dans les modélisations MaxEnt. La liste complète des variables climatiques est reprise en **annexe C**.

Variables non-climatiques :

Les variables non-climatiques ont été extraites de différentes bases de données, autant que possible à haute résolution, afin de tenir compte au maximum de la complexité du paysage écologique wallon.

La liste complète des variables non-climatiques est reprise en **annexe D**.

Sauf mention contraire, les caractéristiques techniques des couches sont les suivantes :

- Pour les couches exportées depuis la base de données LWE : ces données datent d'avril 2015, et ont été exportées au format TIFF à une résolution de 10 mètres.
- Pour les couches exportées depuis la base de données OSM, celle-ci datent d'avril 2025, et ont été exportées au format vectoriel SHP puis converties au format TIFF à une résolution de 2 mètres.
- Pour les couches forestières extraites depuis la plateforme Forestimator, elles ont été exportées à une résolution de 2,5 mètres au format TIF.

Les différents types de données utilisées sont présentées ci-dessous.

Variables de caractérisation de la végétation naturelle potentielle :

- **Végétation naturelle potentielle (VNP).** Une classification de la VNP, à haute résolution, développée à l'échelle de la Wallonie par Bourdouxhe *et al.* (2023). Les 13 types de VNP ont été définis à partir de biotopes réels appartenant à une même série de succession végétale, selon la typologie EUNIS adaptée à la Wallonie. Chaque VNP a été modélisée individuellement à l'aide d'un algorithme Random Forest. Les prédictions individuelles sont des fichiers TIFF, d'une résolution de 10 mètres, dont la valeur des pixels est comprise entre 0 (végétation très peu probable) à 1 (végétation naturelle très probable). La liste des habitats de végétation potentielle est reprise en **annexe E**.

Variables télémétriques

- **Modèle numérique de hauteur de la canopée (MNH).** Il représente la hauteur en mètres de la canopée dans les zones forestières à une résolution de 4 mètres. Ce fichier raster a été obtenu à partir du modèle numérique de hauteur (MNH) disponible depuis la plateforme Forestimator (Michez *et al.*, 2020). Ce MNH a été développé à partir des données acquises lors de la campagne de LiDAR aérien sur le territoire wallon en 2020. Le MNH a ensuite été transformé via superposition avec le masque forestier de 2021 en utilisant les logiciels QGIS (QGIS Development Team, 2025) et R. Toutes les données de hauteur se trouvant en dehors des forêts recevant la valeur 0.
- **Données NDVI** (Normalized Difference Vegetation Index, Rouse *et al.* (1974)). Il a été démontré dans l'étude de Jaberg & Guisan (2001) que cette variable est très influente pour les espèces mobiles, en particulier les chauves-souris. Ces données ont été extraites depuis l'interface Google Earth Engine (Gorelick *et al.*, 2017). Ainsi, des indices NDVI ont été calculés sur l'emprise de la Wallonie à partir des bandes B8 (infrarouge proche) et B4 (rouge) des images Sentinel-2 (produit S2_SR) acquises entre 2020 et 2024, selon la formule suivante :

$$NDVI = \frac{B8 - B4}{B8 + B4}$$

Ainsi, quatre couches ont été calculées et extraites, aux deux résolutions cibles :

- La valeur NDVI médiane sur la période 2020-2024.
- La valeur NDVI médiane locale, moyennée sur un rayon de 500 mètres autour de chaque pixel sur la période 2020-2024.
- La valeur NDVI minimale du percentile 10 sur la période 2020-2024.
- La valeur NDVI maximale du percentile 90 sur la période 2020-2024.

Variables topographiques

- **Modèle numérique de terrain (MNT).** Extraite depuis la plateforme Forestimator. Elle représente l'altitude du terrain, en mètres.
- **Index de Position Topographique (TPI).** Extraite du jeu de données LWE à 2 rayons, 500 m et 1000 m. Il s'agit de la position relative moyenne de l'écotope dans un rayon défini (en mètres). Cette valeur est négative lorsque l'écotope se trouve dans une vallée et positive lorsqu'il se trouve sur une crête.
- **Pente.** Extraite du jeu de données LWE pour chaque polygone. Cette couche représente le pourcentage moyen de la pente de l'écotope (en %).
- **Intensité du soleil.** Extraite du jeu de données LWE. Cette couche quantifie l'énergie potentielle de la lumière incidente en W/m^2 pour le premier jour du printemps, mesurée au centre du polygone. Les ombres topographiques sont prises en compte.

Les variables topographiques extraites du jeu de données LWE sont dérivées du jeu de données LiDAR 2013-2014 de la région wallonne (densité de 0,8 points/m²).

Variable d'occupation du sol

Proportions contextuelles de l'occupation du sol

Les informations contextuelles sont basées sur les données de couverture terrestre utilisées dans la classification LCCS de la base de données LWE. Trois voisinages circulaires sont utilisés : un rayon de 250 mètres, de 500 mètres et de 1000 mètres. La taille du rayon est mentionnée dans le nom du champ. La moyenne de la proportion de chaque couverture terrestre est calculée pour chaque écotope et recalculée entre 0 et 1 000 (Radoux *et al.*, 2022).

Les couches extraites sont les suivantes :

- **Proportion de forêts feuillues**, à 250 m, 500 m et 1000 m.
- **Proportion de forêts résineuses**, à 250 m, 500 m et 1000 m.
- **Proportion de zones humides et milieux aquatiques**, à 250 m, 500 m et 1000 m.
- **Proportion de bâtiments**, à 250 m, 500 m et 1000 m.
- **Proportion de champs et zones labourées**, à 1000 m.
- **Proportion de surface enherbées**, à 1000 m.

Distance euclidienne à des attributs du paysage

Sauf mention contraire, ces couches ont été créées en calculant pour chaque pixel la distance euclidienne aux objets vectoriels d'une catégorie, obtenu via la base de données OSM. Le calcul de distance a été réalisé via la fonction d'analyse raster Proximité (distance raster) sur QGIS.

- **Distance euclidienne aux forêts.** Cette couche a été créée en calculant la distance euclidienne aux forêts pour chaque pixel de la Wallonie sur base du masque forestier wallon. Le masque forestier, publié sur WalOnMap par le SPW en 2018, reprend l'ensemble des zones boisées.
- **Distance euclidienne aux plans d'eau et cours d'eau.**
- **Distance euclidienne aux bâtiments.**
- **Distance euclidienne aux carrières.**
- **Distance euclidienne aux cavités souterraines et grottes.** Cette couche provient de la combinaison de données de différentes origines : les sites de cavités recensées sur OSM, et l'ensemble des Cavités Souterraines d'Intérêt Scientifique (CSIS), extraites depuis l'atlas du karst wallon - Sites karstiques ponctuels (Service Public de Wallonie, 2025).
- Couches de distances euclidiennes, extraites depuis la base de données LWE.

- **Distance euclidienne aux routes.**
- **Distance euclidienne aux voies ferrées.**
- **Distance euclidienne à la mer.**

Lumière artificielle

- **Lumière Anthropique durant la nuit (ALAN)**, extraite depuis la base de données LWE.

Prétraitement des couches :

L'ensemble des couches cartographiques ont été, autant que possible, traitées et découpées en fonction d'une couche reprenant l'emprise de la Wallonie agrandie d'un tampon d'1 km, afin de limiter au maximum les effets de bord le long des frontières.

Toutes les données ont été harmonisées afin de présenter les mêmes caractéristiques pour l'étape de modélisation. L'harmonisation a consisté en la reprojection des couches dans le système de coordonnées de référence Lambert Belge 1972 (EPSG : 31370), car c'est une projection métrique déjà commune à une grande partie des couches utilisées. Ensuite l'ensemble des couches ont été rééchantillonnées, via la fonction `resample()` du package `terra`, aux deux résolutions cibles, 50 et 1000 mètres.

Les couches de végétation potentielle (Bourdouxhe *et al.*, 2023) ne contiennent pas de valeurs dans les zones urbanisées (valeurs NA). Le modèle MaxEnt ne modélisant pas de distribution dans les zones pour lesquelles des couches présentent des valeurs manquantes (NA), celles-ci ont été remplacées par une valeur définie à -99. Cela permet d'obtenir une modélisation de la distribution d'habitat du murin de Bechstein même dans les zones urbanisées. Les courbes de réponse du modèle seront interprétées en tenant compte de la valeur -99 ajoutée localement dans les couches de végétation potentielle.

Annexe D : Liste des variables climatiques utilisée dans le modèle.

Tableau A1 : Liste des variables climatiques utilisée dans le modèle. Toutes ses variables ont été créée par De Troch et al. (2020) pour le projet TriAS / CHELSA. Toutes ces couches ont été utilisées pour les deux modélisations aux périodes 1971-2005 (historique) et 2041-2070 (futur, scénario RCP 4.5).

Nom de la couche	Unité	Format d'origine	Résolution d'origine (m)
Température moyenne annuelle	°C	CSV	1000
Précipitations annuelles totales	mm.an ⁻¹	CSV	1000
Variation annuelle des précipitations	Coefficient de variation (-)	CSV	1000
Variation annuelle de la température	Ecart-type de la température (°C)	CSV	1000
Température maximale du mois le plus chaud	°C	CSV	1000
Température minimale du mois le plus froid	°C	CSV	1000
Amplitude thermique annuelle	°C	CSV	1000

Précipitations du mois le plus humide	mm	CSV	1000
Précipitations du mois le plus sec	mm	CSV	1000
Somme annuelle des degrés-jours (>5°C) sur 30 ans	Degrés-jours	CSV	1000
Évapotranspiration potentielle moyenne annuelle	mm.jour ⁻¹	CSV	1000
Rayonnement solaire moyen annuel	W.m ⁻²	CSV	1000
Variation annuelle du rayonnement solaire	Écart-type du rayonnement solaire (W/m ²)	CSV	1000

Annexe E : Liste des variables non-climatiques utilisée dans le modèle.

Tableau A2 : Liste des variables non-climatiques utilisée dans le modèle.

Nom de la couche	Unité	Format d'origine	Résolution d'origine (m)	Source de données	Type de variable	Année / période
Boulaies tourbeuses	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Aulnaies marécageuses	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Chênaies-boulaies à Molinie	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Forêts alluviales	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Chênaies-frênaies Neutrophiles Climaciques	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Chênaies-charmaies Famennienne	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Chênaies-charmaies Acidiclinales Climaciques	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Hêtraies Neutrophiles	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Forêts de ravin hygrosclaphiles	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Hêtraie acidiphile	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Hêtraies et chênaies calcicoles	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Chênaies acidiphiles thermophiles	–	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
Chênaies-charmaies xérophiles famenniennes	-	TIFF	10	LWE	Végé. nat. potentielle	2022
NDVI médian (2020-2024)	-	TIFF	10	Sentinel-2 (GEE)	Téléédé / Topo	2020-2024
NDVI local (500 m)	-	TIFF	10	Sentinel-2 (GEE)	Téléédé / Topo	2020-2024
NDVI min (P10) & max (P90)	-	TIFF	10	Sentinel-2 (GEE)	Téléédé / Topo	2020-2024

Modèle numérique de hauteur de la canopée	m	TIFF	4	Forestimator	Télédé / Topo	2020
Modèle numérique de terrain	m	TIFF	2,5	LWE (LiDAR)	Télédé / Topo	2013-2014
Modèle numérique hauteur de canopée	m	TIFF	2,5	Forestimator	Télédé / Topo	2020
TPI (500/1000 m)	-	TIFF	10	LWE	Télédé / Topo	2013-2014
Pente moyenne	%	TIFF	10	LWE	Télédé / Topo	2013-2014
Intensité du soleil (21 mars)	W/m ²	TIFF	10	LWE	Télédé / Topo	2013-2014
Prop. contextuelles (250/500/1000 m)	‰	TIFF	10	LWE	Occupation du sol	2017
Distances aux objets (forêts, routes...)	m	TIFF (SHP)	2	OSM / LWE / Forestimator	Distance euclid.	2015-2025
Lumière nocturne (ALAN)	-	TIFF	10	LWE / DMSP ¹	Occupation du sol	1992-2013

Annexe F : Méthodologie / Sélection des variables via les méthodes de corrélation de Pearson et VIF

Un total de 64 variables climatiques et non climatiques ont été initialement intégrées au processus de sélection. Une première étape d'élimination basée sur des seuils de corrélation ($|r| > 0,7$ pour les variables non climatiques et $|r| > 0,8$ pour les variables climatiques) a permis de retirer 32 variables fortement corrélées (cf. figure A3) dans chacun des deux modèles (R50m et R1000m), laissant 32 variables retenues. Afin d'aider à la visualisation des corrélations entre les variables, une matrice de corrélation, reprenant l'ensemble des corrélations significatives, a été réalisée.

¹ DMSP : *Defense Meteorological Satellite Program*

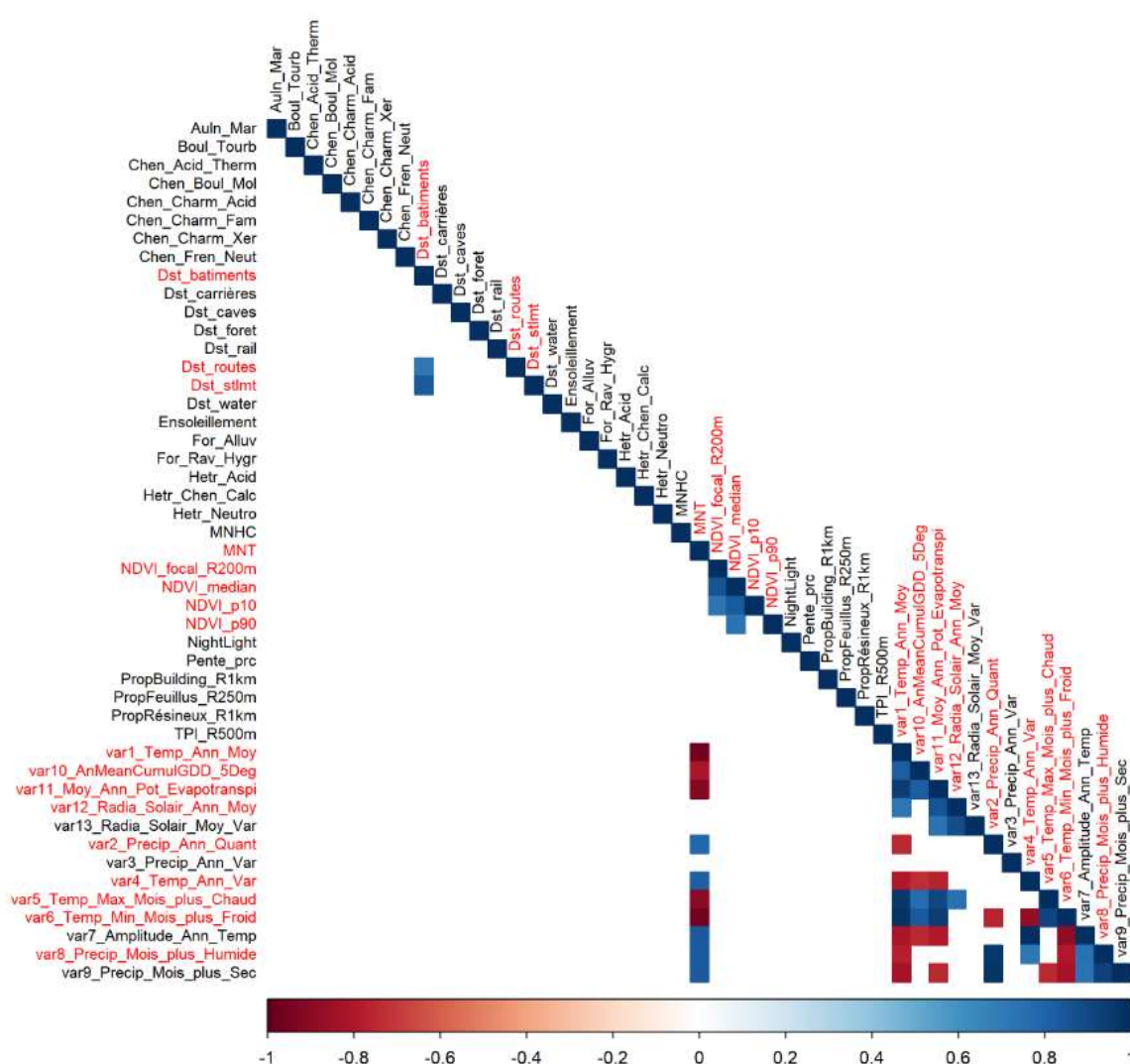


Figure A3 : Matrice de corrélation de toutes les variables utilisées initialement dans le modèle R1000m, à l'exception des doublons de variables de proportions contextuelles de l'occupation du sol. Seules les corrélations entre deux variables supérieures à $|0,7|$ sont affichées. Les variables supprimées sont écrites en rouge et les variables conservées en noir.

Une analyse complémentaire de la multicollinéarité via le facteur d'inflation de variance (VIF) a conduit à l'exclusion de trois variables supplémentaires pour le modèle R1000m et aucune pour le modèle R50m. Au terme de ce processus, le modèle R50m conserve 32 variables (28 non climatiques et 4 climatiques, visible dans la figure 7), tandis que le modèle R1000m en conserve 29 (27 non climatiques et 2 climatiques).

Tableau A3 : Liste des 33 variables conservées dans le modèle R50m, rassemblées par catégorie, après sélection des variables.

Nom de la variable	Catégorie
Variation annuelle du rayonnement solaire	Climatique
Variation annuelle des précipitations	Climatique
Amplitude thermique annuelle	Climatique
Précipitations du mois le plus sec	Climatique

Distance aux cavités souterraines et grottes	Distance euclidienne
Distance aux carrières	Distance euclidienne
Distance aux plans d'eau et cours d'eau	Distance euclidienne
Distance aux forêts	Distance euclidienne
Distance aux voies ferrées	Distance euclidienne
Distance aux bâtiments	Distance euclidienne
Lumière anthropique nocturne (ALAN)	Occupation du sol
Proportion de forêts feuillues à 250m	Occupation du sol
Proportion de bâtiments à 1km	Occupation du sol
Proportion de forêts résineuses à 1km	Occupation du sol
Modèle numérique de hauteur de la canopée (MNHC)	Télédétection / topographie
NDVI médian focalisé 2020-2024	Télédétection / topographie
Pente	Télédétection / topographie
Intensité du soleil	Télédétection / topographie
Index de Position Topographique (TPI) à 500m	Télédétection / topographie
Aulnaies marécageuses	Végétation naturelle potentielle
Boulaies tourbeuses	Végétation naturelle potentielle
Chênaies acidiphiles thermophiles	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-boulaies à Molinie	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-charmaies Acidiclines Climaciques	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-charmaies Famennienne	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-charmaies xérophiles famenniennes	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-frênaies Neutrophiles Climaciques	Végétation naturelle potentielle
Forêts alluviales	Végétation naturelle potentielle
Forêts de ravin hygrosclaphiles	Végétation naturelle potentielle
Hêtraie acidiphile	Végétation naturelle potentielle
Hêtraies et chênaies calcicoles	Végétation naturelle potentielle
Hêtraies Neutrophiles	Végétation naturelle potentielle

Tableau A4 : Liste des 29 variables conservées dans le modèle R1000m, rassemblées par catégorie, après sélection des variables.

Nom de la variable	Catégorie
Rayonnement solaire moyen annuel	Climatique
Variation annuelle des précipitations	Climatique
Distance euclidienne aux cavités souterraines et grottes	Distance euclidienne
Distance euclidienne aux forêts	Distance euclidienne
Distance euclidienne aux carrières	Distance euclidienne
Distance euclidienne aux plans d'eau et cours d'eau	Distance euclidienne
Distance euclidienne aux voies ferrées	Distance euclidienne
Distance euclidienne aux routes	Distance euclidienne
Distance euclidienne à la mer	Distance euclidienne
Distance euclidienne aux bâtiments	Distance euclidienne
Proportion de forêts feuillues à 1km	Occupation du sol
Classification de l'occupation du sol (LCCS)	Occupation du sol

Proportion de forêts résineuses à 1km	Occupation du sol
Proportion de zones humides et milieux aquatiques à 1km	Occupation du sol
Modèle numérique de hauteur de la canopée (MNHC)	Télédétection / topographie
NDVI maximal percentile 90	Télédétection / topographie
Index de Position Topographique (TPI) à 250m	Télédétection / topographie
Pente	Télédétection / topographie
Index de Position Topographique (TPI) à 500m	Télédétection / topographie
Aulnaies marécageuses	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-boulaies à Molinie	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-charmaies Acidiclines Climaciques	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-charmaies Famennienne	Végétation naturelle potentielle
Chênaies-frênaies Neutrophiles Climaciques	Végétation naturelle potentielle
Forêts alluviales	Végétation naturelle potentielle
Forêts de ravin hygrosciaphiles	Végétation naturelle potentielle
Hêtraie acidiphile	Végétation naturelle potentielle
Hêtraies et chênaies calcicoles	Végétation naturelle potentielle
Hêtraies Neutrophiles	Végétation naturelle potentielle

Annexe G : Courbe de réponse des variables du modèle R50m.

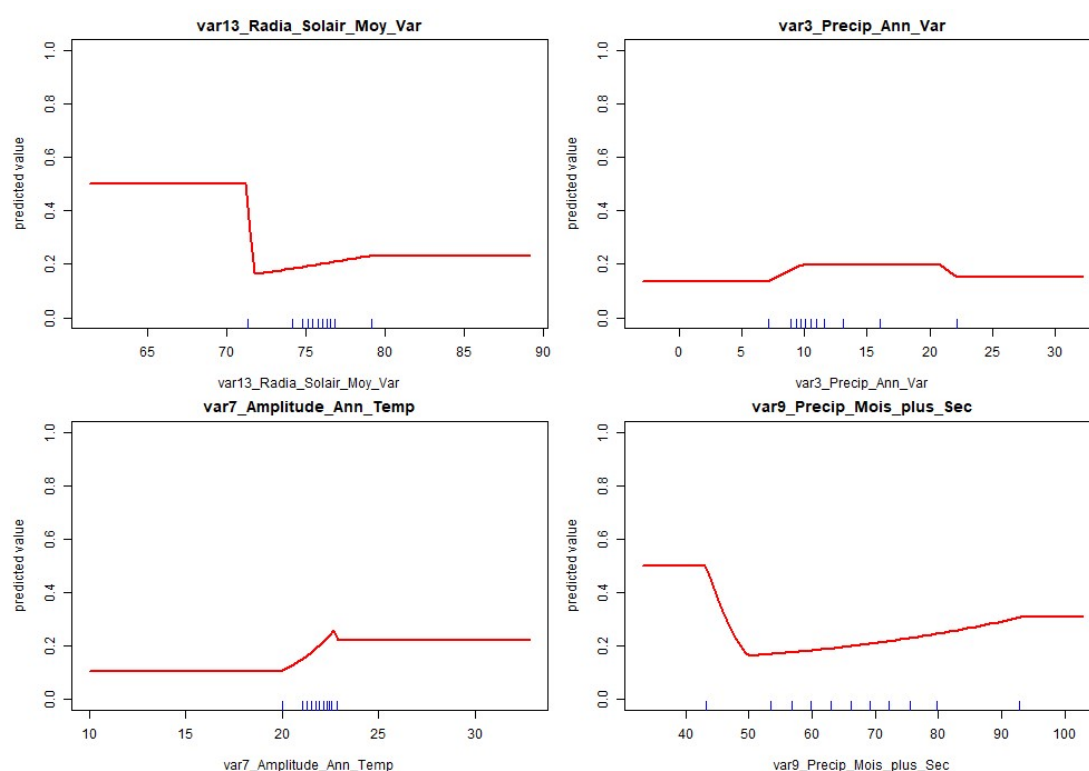


Figure A4 : Courbe de réponse des variables de la catégorie climatique.

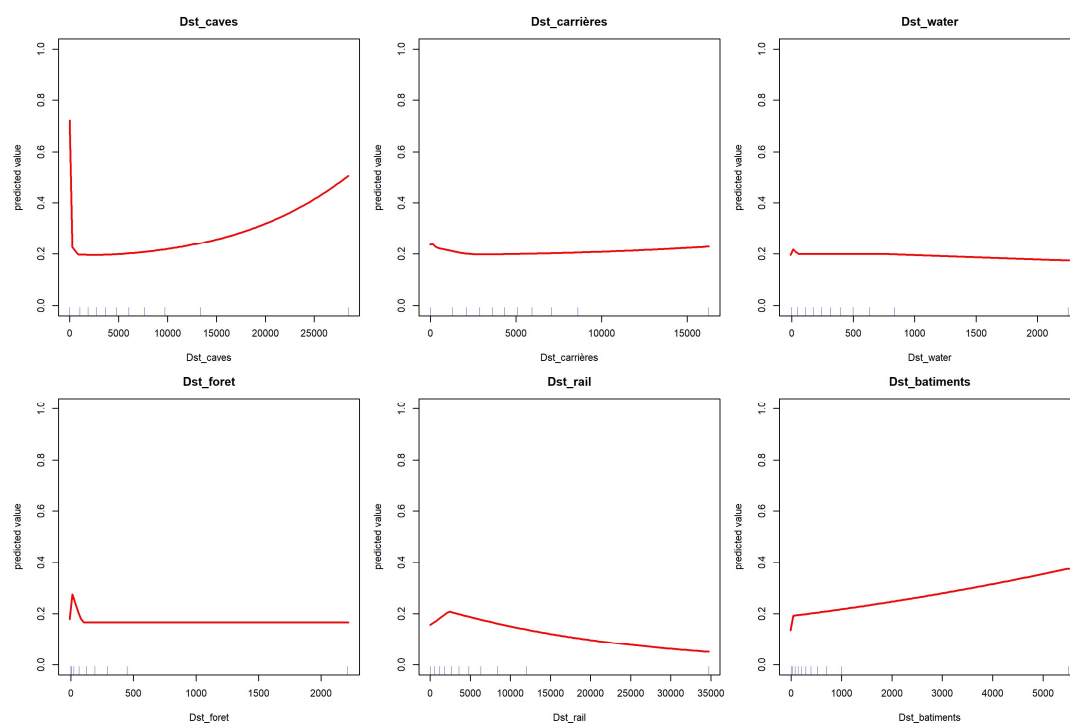


Figure A5 : Courbe de réponse des variables de la catégorie distances euclidiennes.

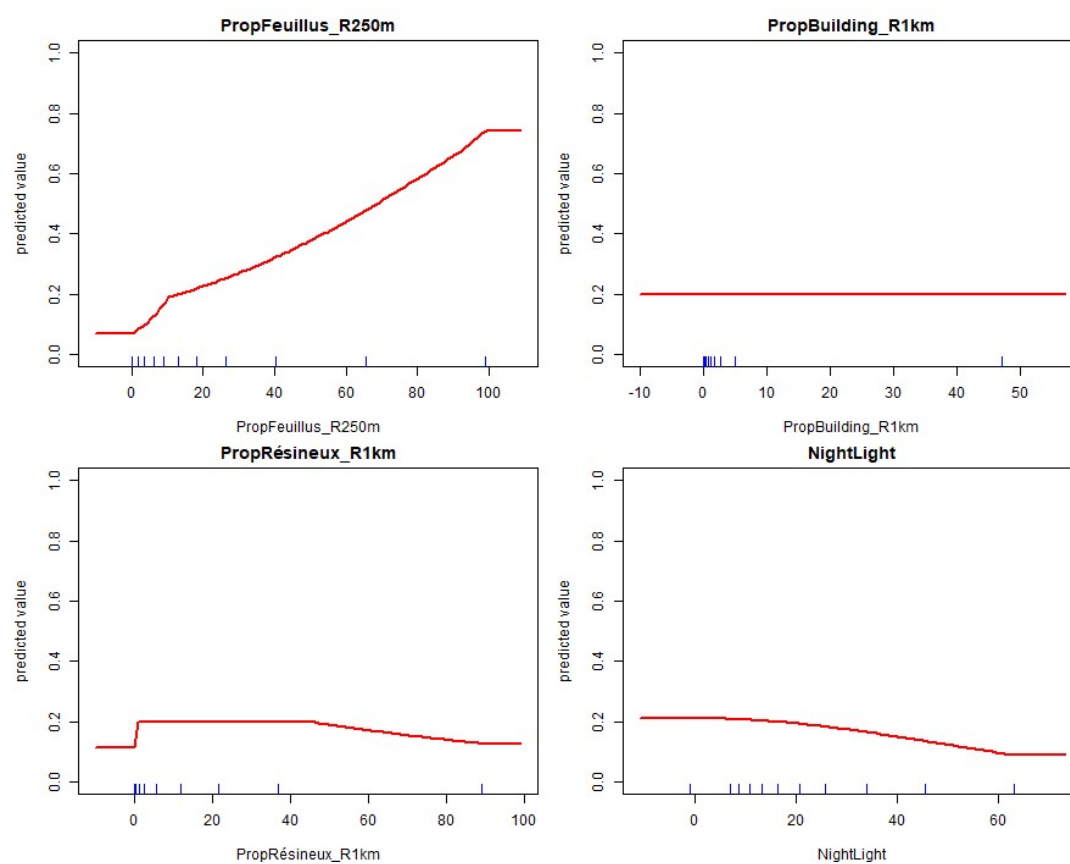


Figure A6 : Courbe de réponse des variables de la catégorie occupation du sol.

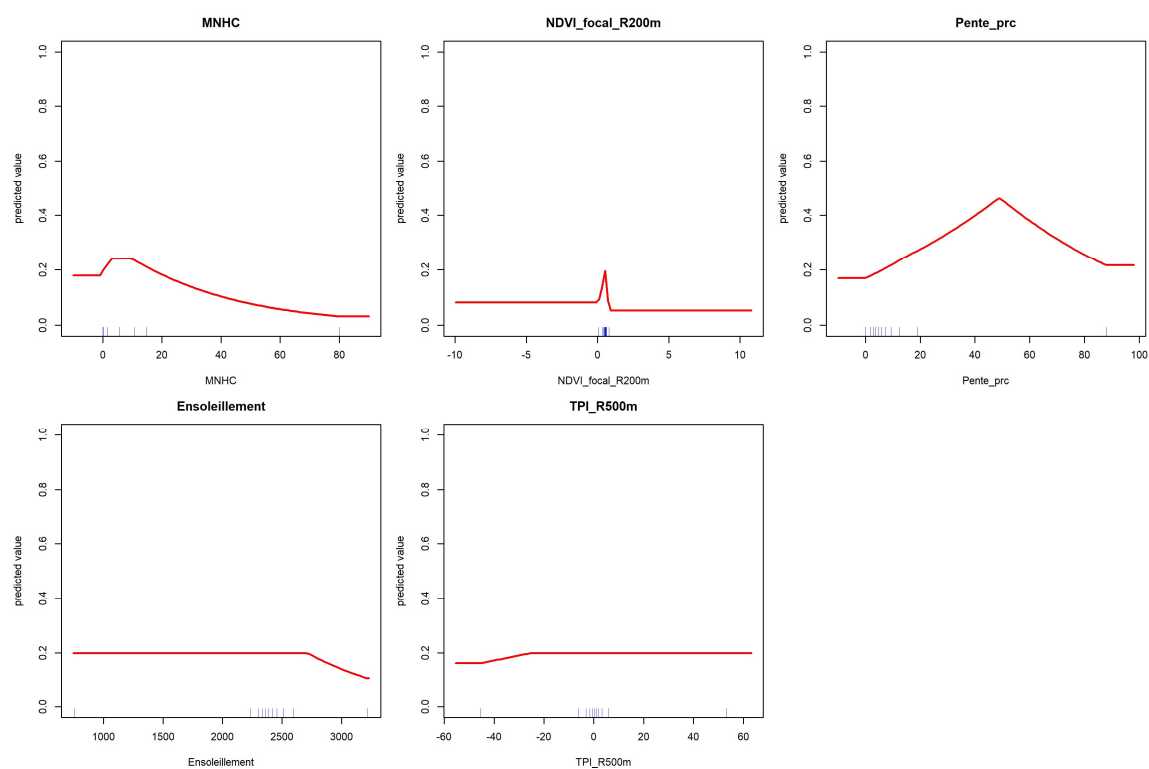
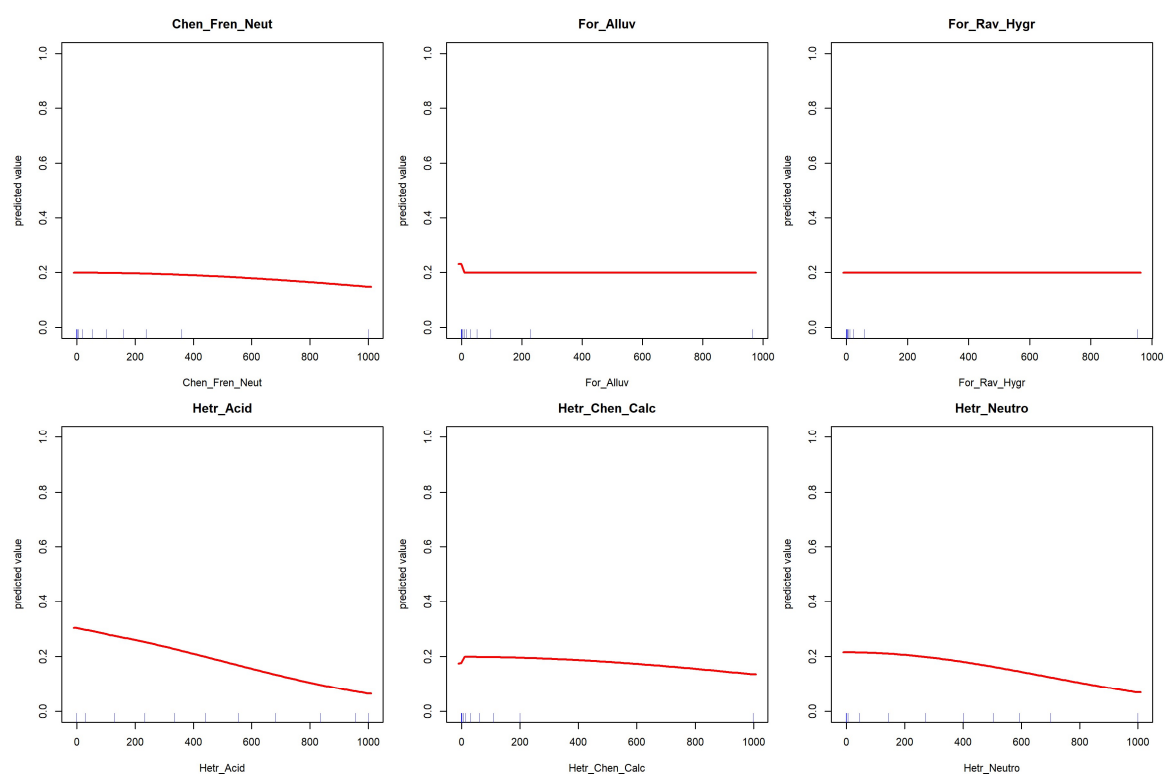


Figure A7 : Courbe de réponse des variables de la catégorie télédétection/topographie.



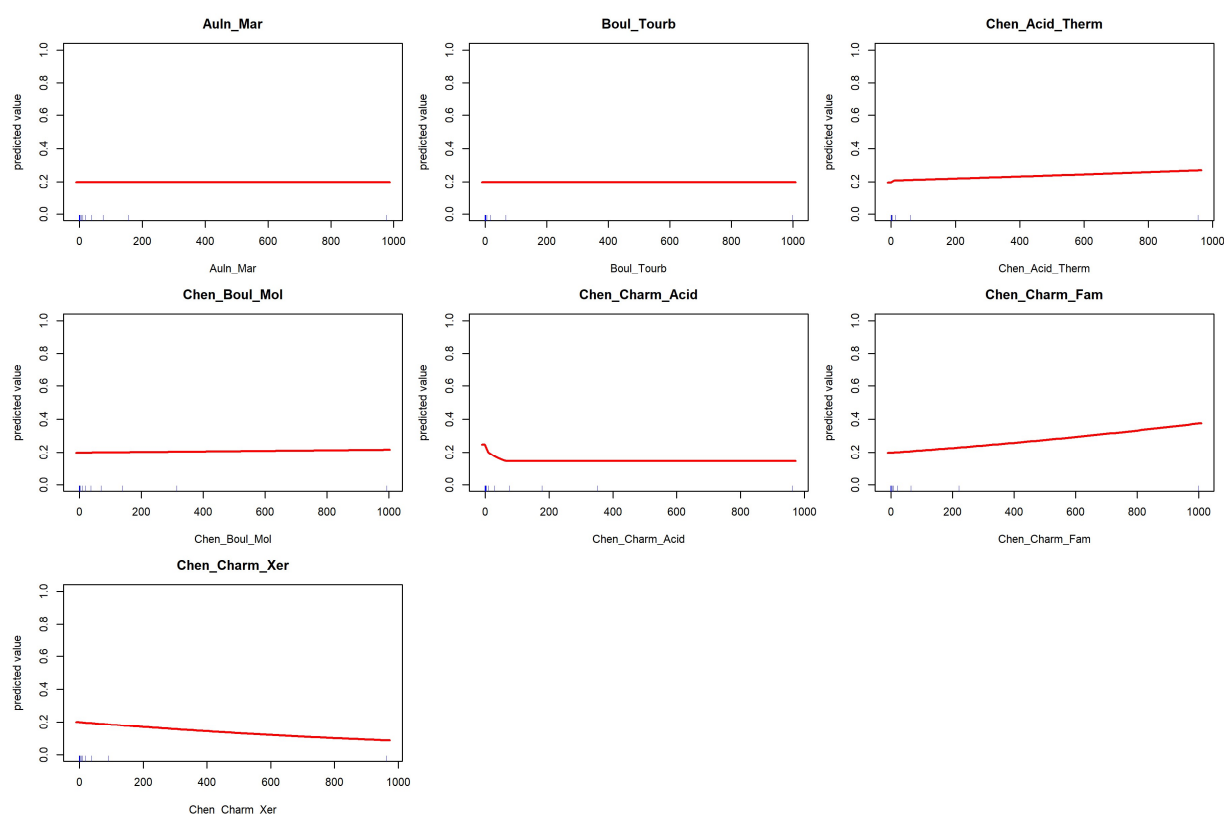


Figure A8 : Courbe de réponse des variables de la catégorie végétation naturelle potentielle.

Annexe H : Tendence des courbes de réponse, pourcentages de contribution et importances par permutation des différentes variables du modèle R50m.

Tableau A5 : Valeurs de contribution, de permutation et la tendance de la courbe de réponse pour chacune des 32 variables du modèle R50m. Les variables sont organisées dans l'ordre décroissant de contribution au modèle. Les symboles utilisés pour illustrer la tendance de la courbe de réponse sont les suivants : = pour courbe rectiligne, + pour courbe croissante, – pour courbe décroissante, \cap pour courbe concave, U pour courbe convexe.

Variable	Nom complet	Contrib ution	Permut ation	Tendance de la courbe de réponse
PropFeuillus_R25 0m	Proportion de forêts feuillues à 250m	32,93	39,32	+
MNHC	Modèle numérique de hauteur de la canopée (MNHC)	19,12	0,97	\cap
Dst_caves	Distance aux cavités souterraines et grottes	11,01	3,01	U
Hetr_Acid	Hêtraie acidiphile	8,63	19,16	–
Dst_foret	Distance aux forêts	6,21	6,75	\cap
PropRésineux_R1 km	Proportion de forêts résineuses à 1km	5,87	2,76	\cap
Chen_Charm_Aci d	Chênaies-charmaies Acidiclines Climaciques	5,15	3,54	–
Hetr_Neutro	Hêtraies Neutrophiles	1,69	3,87	–

Pente_prc	Pente	1,57	3,44	∩
NightLight	Lumière anthropique nocturne (ALAN)	1,5	2,05	–
var7_Amplitude_Ann_Temp	Amplitude thermique annuelle	1,07	2,48	+
var3_Precip_Ann_Var	Variation annuelle des précipitations	1	0,24	∩
Dst_rail	Distance aux voies ferrées	0,76	3,03	∩
Chen_Charm_Fam	Chênaies-charmaies Famennienne	0,67	1,78	+
NDVI_focal_R200m	NDVI médian	0,5	2,36	∩
Dst_carrières	Distance aux carrières	0,43	1,1	U
Dst_water	Distance aux plans d'eau et cours d'eau	0,34	0,34	–
var13_Radia_Sola_Moy_Var	Variation annuelle du rayonnement solaire	0,26	0,76	U
Chen_Acid_Therm	Chênaies acidiphiles thermophiles	0,24	0	+
Hetr_Chen_Calc	Hêtraies et chênaies calcicoles	0,23	0,89	–
var9_Precip_Mois_plus_Sec	Précipitations du mois le plus sec	0,21	0,8	U
For_Rav_Hygr	Forêts de ravin hygrosclaphiles	0,2	0	=
Chen_Charm_Xer	Chênaies-charmaies xérophiles famenniennes	0,17	0,66	–
Dst_batiments	Distance aux bâtiments	0,13	0	+
For_Alluv	Forêts alluviales	0,04	0,2	=
Ensoleillement	Intensité du soleil	0,03	0,39	–
Chen_Fren_Neut	Chênaies-frênaies Neutrophiles Climaciques	0,03	0,11	–
TPI_R500m	Index de Position Topographique (TPI) à 500m	0,01	0,01	+
Chen_Boul_Mol	Chênaies-boulaies à Molinie	0,01	0	=
Auln_Mar	Aulnaies marécageuses	0	0	=
Boul_Tourb	Boulaies tourbeuses	0	0	=
PropBuilding_R1km	Proportion de bâtiments à 1km	0	0	=

Annexe I : Évaluation comparative des seuils de suppression des variables moins pertinentes.

Cette analyse comparative visait à optimiser la performance prédictive du modèle de distribution d'espèce MaxEnt en évaluant l'impact de la suppression sélective des variables environnementales selon différents seuils d'importance.

L'étude a comparé quatre configurations de modèles incluant un modèle de référence utilisant l'ensemble des variables environnementales (32 variables initialement) et trois modèles réduits appliquant des seuils de suppression de 0,3%, 0,5% et 1,0% basés sur l'importance par permutation.

Cette métrique quantifie la contribution relative de chaque variable à la performance du modèle. Les variables présentant une importance inférieure aux seuils définis étaient systématiquement exclues de la modélisation.

L'évaluation comparative intégrait plusieurs indicateurs de performance comprenant :

- L'AUC d'entraînement comme mesure de la capacité discriminante du modèle,
- Le gain régularisé représentant une métrique de qualité d'ajustement contrôlée par la régularisation,
- Le ratio performance-complexité correspondant à l'AUC normalisé par le nombre de variables
- L'efficacité calculée comme le gain régularisé par variable.

L'analyse comparative révéla que les modèles réduits ne surpassaient pas significativement le modèle de référence en termes de performance globale. La conservation de la performance prédictive ne s'améliorait pas significativement avec les seuils de suppression testés, l'AUC d'entraînement demeurant stable.

L'utilisation exclusive de l'importance par permutation comme critère de sélection présente plusieurs limitations fondamentales. Cette approche néglige les effets combinés entre variables à faible importance individuelle, qui peuvent collectivement contribuer significativement à la modélisation des processus écologiques. De plus, les variables présentant une faible importance statistique conserve une certaine pertinence dans la compréhension des relations espèce-environnement ; en considérant que l'absence de relation est déjà une information en soi.

Le projet de simplification du modèle par utilisation de seuils d'importance a été abandonné, au profit du maintien du modèle complet. Cette décision a été prise en constatant l'absence de gain significatif des modèles réduits qui n'offraient pas d'amélioration significative justifiant la perte d'information écologique.

La méthode classique sans suppression des variables écologiquement pertinentes a été privilégiée pour cette étude, au détriment d'une parcimonie algorithmique, car l'objectif prioritaire demeure la compréhension des processus écologiques sous-jacents. Cette approche de sélection automatisée des variables pourrait néanmoins constituer une piste d'exploration future intéressante.

Annexe J : Tableau des résidus standardisés des classes d'occupation du sol LCCS aux différents seuils.

*Tableau A6 : Résidus standardisés des associations entre les classes d'occupation du sol (LCCS) et la probabilité de présence de *Myotis bechsteinii* selon différents seuils de probabilité (0,10 ; 0,25 ; 0,50 ; 0,75 ; 0,90). Les lignes sont ordonnées dans l'ordre croissant des valeurs au seuil 0,90. Les valeurs significatives ($\geq |1,96|$) sont colorées en rouge et vert clair. Les valeurs hautement significatives ($\geq |2,58|$) sont colorées en rouge et vert foncé. Les valeurs non significatives ($< |1,96|$) ne sont pas colorées.*

Classes d'occupation du sol (LCCS)	Seuil 0,10	Seuil 0,25	Seuil 0,50	Seuil 0,75	Seuil 0,90
Végétation herbacée périodique	-36,90	-41,52	-44,88	-46,62	-47,16
Prairie productive monospécifique permanente	-0,22	-11,72	-26,50	-37,21	-41,57
Faiblement artificialisé (>25% de surf. artificielle)	-4,37	-8,07	-11,36	-13,07	-13,93
Densément artificialisé (>50% de surf. artificielle)	-6,61	-9,34	-11,64	-12,13	-12,13
Couverture agricole mixte (maj. de cultures)	-2,68	-5,05	-6,91	-8,15	-8,56
Couverture agricole mixte (min. de cultures)	-1,98	-4,17	-6,57	-7,51	-8,45
Couverture mixte herbacée et arborée (maj. herbacée)	2,84	1,93	-0,11	-2,84	-5,25
Formations arbustives et herbacées inondées	3,60	1,60	-0,80	-2,60	-3,20
Réseau de transport (routes et voies ferrées)	-3,19	-3,59	-3,93	-3,53	-2,96
Jeune forêt de résineux (<3m)	1,06	0,35	-0,35	-0,71	-1,41
Forêt de résineux	12,00	8,18	4,04	0,19	-1,03
Sols nus	0,00	0,00	-0,71	-0,71	-0,71
Couverture mixte herbacée et arborée (maj. arborée)	4,39	3,81	2,00	0,38	-0,38
Jeune forêt de feuillus (<3m)	1,41	1,77	2,48	2,12	2,12
Forêt mixte	5,70	7,20	7,90	7,30	7,80
Mélange de végétation et sols nus	1,31	2,40	3,27	5,46	8,51
Surfaces en eau	0,81	2,31	4,16	6,93	10,16
Prairies et formations arbustives diversifiées	7,45	10,57	10,72	10,49	10,19
Forêt de feuillus caducifoliés	31,92	55,43	82,76	101,72	108,76

Annexe K : Analyse Statistique des probabilités de présence par classe forestière d'ancienneté.

Tableau A7 : Description statistique des 100 000 données, en fonction des quatre classes forestières.

Classe forestière	Catégorie principale	n	Moyenn e	Médian e	Écart- type	Q25	Q75
Forêt ancienne subnaturelle	Forêt ancienne	33 850	0,462	0,433	0,253	0,26 7	0,64 9
Boisement feuillu	Boisement récent	21 011	0,415	0,373	0,265	0,19 9	0,62 8
Boisement résineux	Boisement récent	25 009	0,268	0,190	0,236	0,07 1	0,41 3

Transformation résineuse de forêt ancienne	Forêt ancienne	19 858	0,260	0,190	0,232	0,069	0,408
--	----------------	--------	-------	-------	-------	-------	-------

Tableau A8 : Description statistique des 100 000 données, en fonction des deux catégories d'ancienneté.

Catégorie d'ancienneté	n	Moyenne	Médiane	Écart-type
Forêt ancienne	53 708	0,387	0,342	0,264
Boisement récent	46 020	0,335	0,267	0,260

Tableau A9 : Test de Kruskal-Wallis sur les quatre classes forestières.

Paramètre	Valeur
Statistique H (Kruskal-Wallis χ^2)	13 696,77
Degrés de liberté	3
p-value	$< 2,2 \times 10^{-16}$

Note : Le test de Kruskal-Wallis a été utilisé en raison de la non-normalité des données (test de Shapiro-Wilk : $W = 0,9333$, $p < 0,001$).

Tableau A10 : Analyses post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni. Comparaisons deux à deux entre classes forestières détaillées, Seuils de significativité : *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Comparaison	p-value	Significativité
Boisement feuillu - Boisement résineux	$< 2,2 \times 10^{-16}$	***
Boisement feuillu - Forêt ancienne subnaturelle	$2,57 \times 10^{-109}$	***
Boisement résineux - Forêt ancienne subnaturelle	$< 2,2 \times 10^{-16}$	***
Boisement feuillu - Transformation résineuse	$< 2,2 \times 10^{-16}$	***
Boisement résineux - Transformation résineuse	$1,00 \times 10^{-3}$	**
Forêt ancienne subnaturelle - Transformation résineuse	$< 2,2 \times 10^{-16}$	***

Tableau A11 : Test de Kruskal-Wallis sur les deux catégories d'ancienneté.

Paramètre	Valeur
Statistique H (Kruskal-Wallis chi-squared)	1 135,18
Degrés de liberté	1
p-value	$7,44 \times 10^{-249}$

Annexe L : Analyse Statistique des probabilités de présence par proportions d'essences forestières.

*Tableau A12 : Corrélations brutes et partielles (incluant l'effet de l'altitude) des neuf essences. En vert sont les valeurs de corrélation partielle positive et en rouge les valeurs de corrélation partielle négative. Seuils de significativité : *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns non significatif $p > 0,05$.*

Essence	Corrélation brute (ρ)	Corrélation partielle (ρ')	Effet altitude	Significativité
Chênes	0,424	0,371	0,053	***
Hêtres	0,222	0,273	-0,051	***
Bouleaux	0,020	0,037	-0,017	***
Pins	0,061	0,027	0,034	***
Autres	0,126	0,007	0,119	ns
Mélèzes	-0,042	-0,038	-0,005	***
Douglas	-0,183	-0,130	-0,052	***
Peupliers	-0,117	-0,216	0,099	***
Épicéas	-0,368	-0,297	-0,070	***

Tableau A13 : Corrélations entre altitude et essences forestières, classés dans l'ordre décroissant.

Essence	Corrélation altitude	Significativité
Épicéas	0,612	***
Douglas	0,266	***
Hêtres	0,174	***
Bouleaux	0,072	***
Mélèzes	0,025	***
Pins	-0,155	***
Peupliers	-0,353	***
Chênes	-0,434	***
Autres	-0,530	***