

ANNEE 2021 THESE : 2021 – TOU 3 – 4074

---

# SUIVI ARGOS D'*EIDOLON HELVUM* EN AFRIQUE DE L'OUEST POUR COMPRENDRE LE COMPORTEMENT DE SELECTION DES SITES DORTOIRS A L'INTERFACE CHAUVES-SOURIS ET HOMMES

---

THESE  
Pour obtenir le titre de  
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement  
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse*

*par*

**REYNIER Juliette**

Née le 25/07/1996 à MILLAU (12)

**Directeur de thèse : M. Timothée VERGNE**

---

## JURY

PRESIDENT :

**M. Alexis VALENTIN**

Professeur à l'Université Paul Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

**M. Timothée VERGNE**

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**M. Guillaume LE LOC'H**

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE



Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation  
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE

Directeur

: Professeur Pierre SANS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Pharmacologie – Thérapeutique*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
- Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie – Toxicologie*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques - Statistiques – Modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction – Endocrinologie*
- M. **PETIT Claude** (Émérite), *Pharmacie – Toxicologie*
- M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1<sup>re</sup> CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie - Anatomie Pathologique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Aliments d'Origine Animale*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie Vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootecnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des Ruminants*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et Pathologie Aviaire*
- Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie - Maladies Parasitaires*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie – Thérapeutique*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des Ruminants*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*
- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie Générale et Médicale*

PROFESSEURS 2<sup>e</sup> CLASSE

- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie Médicale des Équidés et des Carnivores*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie – Toxicologie*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des Animaux d'Élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie Pathologique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation Animale*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie - Imagerie Médicale*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Épidémiologie - Gestion de la Santé des Élevages Avicoles*
- M. **RABOISSON Didier**, *Médecine de Population - Économie de la Santé Animale*

PROFESSEURS CERTIFIÉS DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFÉRENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
- Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie Cellulaire et Moléculaire*

- M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie – Toxicologie*
- M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques Biologiques – Mathématiques*
- M. **MATHON Didier**, *Pathologie Chirurgicale*
- Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie - Infectiologie*

<b>MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)</b>
--

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie Chirurgicale*
- Mme **BRET Lydie**, *Physique et Chimie Biologiques et Médicales*
- Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées Alimentaires d'Origine Animale*
- Mme **BOUHSIRA Émilie**, *Parasitologie - Maladies Parasitaires*
- M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie Médicale*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des Ruminants*
- Mme **DANIELS Hélène**, *Immunologie - Bactériologie - Pathologie Infectieuse*
- Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et Industrie des Aliments*
- Mme **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie – Imagerie*
- M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et Industrie des Aliments*
- M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie Vétérinaire et Comparée*
- Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
- Mme **GRANAT Fanny**, *Biologie Médicale Animale*
- Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie - Analgésie*
- Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Équidés*
- Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
- M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine Zoologique - Santé de la Faune Sauvage*
- M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie - Maladies Parasitaires*
- Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
- Mme **MILA Hanna**, *Élevage des Carnivores Domestiques*
- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la Reproduction*
- Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des Animaux de Compagnie*
- M. **VERGNE Timothée**, *Santé Publique Vétérinaire - Maladies Animales Réglementées*
- Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et Pathologie Porcine*
  
- M. **BOLON Pierrick**, *Production et Pathologie Aviaire*

<b>CHARGES D'ENSEIGNEMENT CONTRACTUELS</b>
--

- M. **FERCHIOU Ahmed**, *Économie - Production Animale*
- M. **LEYNAUD Vincent**, *Médecine Interne*
- Mme **ROBIN Marie-Claire**, *Ophthalmologie*
- Mme **TOUSSAIN Marion**, *Pathologie des Équidés*

<b>ENSEIGNANT DE PREMIERE ANNEE COMMUNE AUX ETUDES VETERINAIRES</b>
---

- Mme **GAUCHARD Cécile**, *Biologie - Écologie - Santé*

<b>ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS</b>
---

- M. **BESSIERE Pierre**, *Microbiologie Infectiologie*
- Mme **BLONDEL Margaux**, *Chirurgie des Animaux de Compagnie*
- M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie - Imagerie Médicale*
- M. **COMBARROS-GARCIA Daniel**, *Dermatologie Vétérinaire*
- M. **GAIDE Nicolas**, *Histologie - Anatomie Pathologique*
- M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine Interne des Animaux de Compagnie*
- M. **LESUEUR Jérémy**, *Gestion de la Santé des Ruminants - Médecine Collective de Précision*
- M. **TOUITOU Florian**, *Alimentation Animale*

# REMERCIEMENTS

## **A Monsieur le Professeur Alexis Valentin**

Professeur des Universités

Praticien hospitalier

*Zoologie et parasitologie, Université Paul Sabatier, Toulouse III*

*Service de Parasitologie et de Mycologie, Institut Fédératif de Biologie, CHU de Toulouse*

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse,  
Hommages respectueux.

## **A Monsieur le Docteur Timothée Vergne**

Maitre de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

*Santé publique vétérinaire, Maladies animales réglementées*

Qui m'a accompagnée tout au long de ce projet. Pour ses conseils et le temps consacré.

Qu'il trouve ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

## **A Monsieur le Docteur Guillaume Le Loc'h**

Maitre de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

*Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*

Pour m'avoir fait l'honneur de participer à ce jury de thèse,

Sincères remerciements.

## **A Monsieur Julien Cappelle**

Docteur vétérinaire

Ecologue de la santé

*Recherche en Ecologie de la transmission des maladies émergentes dans le cadre d'approches intégrées*

CIRAD, UMR ASTRE (Animal, Santé, Territoires, Risques, Ecosystèmes)

Pour son aide précieuse dans la réalisation de ce travail,

Sincères remerciements.

**A Madame Hélène De Nys,**

Ecologue de la santé

CIRAD, UMR ASTRE (Animal, Santé, Territoires, Risques, Ecosystèmes)

Pour nos échanges et ses conseils avisés,

Sincère gratitude.

# TABLE DES MATIERES

## CHAPITRE I : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

I. Les épidémies de MVE en Afrique de l'Ouest.....	15
A. Les agents pathogènes en cause de la MVE.....	15
B. Répartition géographique des foyers de MVE de 1976 à aujourd'hui .....	15
C. Les espèces réservoirs et les espèces sensibles au virus de la MVE.....	17
D. Maintien du virus dans l'environnement et modalités de transmission de la faune sauvage à l'homme .....	19
II. Ecologie des CS <i>Eidolon helvum</i> et rôle potentiel dans la propagation régionale des filovirus (associée à la transmission de pathogènes aux humains) .....	21
A. Physiologie de l'espèce : comportement grégaire, mouvements migratoires régionaux annuels et reproduction .....	21
B. Comportement de recherche alimentaire et habitats occupés à l'interface homme – chauves-souris .....	22
C. Rôle dans la propagation de pathogènes .....	23
III. Intérêt de la télémétrie satellite pour l'étude des mouvements des CS (Argos et GPS) .....	24
A. Le système GPS : fonctionnement et applications dans le suivi spatio-temporel des chauves-souris .....	25
B. Le système Argos : fonctionnement et applications dans le suivi spatio-temporel des chauves-souris .....	25
C. Comparaison des deux systèmes.....	26
IV. Intérêt de la télédétection satellitaire pour caractériser l'environnement .....	27
A. Définition et principe de fonctionnement.....	27
B. Les indices environnementaux existants (végétation et humidité) .....	27

## CHAPITRE II : SUIVI ARGOS D'*EIDOLON HELVUM* EN AFRIQUE DE L'OUEST POUR COMPRENDRE LE COMPORTEMENT DE SELECTION DES SITES DORTOIRS A L'INTERFACE CHAUVES-SOURIS HOMME

CONTEXTE .....	29
MATERIELS ET METHODES.....	30
I. Outils de base .....	30
A. Récupération et préparation de la base de données, suite à la mission de mars 2019 à Macenta (Guinée) .....	30
B. Utilisation d'une carte d'occupation des sols issue de la télédétection satellitaire .....	33

C. Utilisation d'indices environnementaux issus de la télédétection satellitaire .	34
II. Analyse descriptive du jeu de données issu de la télémétrie Argos des chauves-souris <i>Eidolon helvum</i> .....	36
III. Modélisation de la distribution de l'espèce pour comprendre le comportement de sélection d'habitat au niveau des sites dortoirs .....	36
A. Choix du modèle et des variables à inclure .....	37
B. Préparation de la base de données .....	39
C. Formulation du modèle maximal sans interaction .....	42
D. Sélection du modèle.....	42
E. Interprétation des résultats du modèle.....	43
F. Prédiction de la distribution des sites dortoirs des CS à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest .....	44
RESULTATS.....	45
I. Regards sur les outils .....	45
II. Analyse descriptive du jeu de données issu de la télémétrie Argos des chauves-souris <i>Eidolon helvum</i> .....	48
A. Présentation de l'échantillon.....	48
B. Etude de la classe de précision des messages Argos émis.....	48
C. Etude du type de points selon l'heure d'émission du message .....	49
D. Etude de la répartition des chauves-souris selon le type d'habitat.....	50
E. Etude des pays traversés .....	50
III. Modélisation de la distribution de l'espèce pour comprendre le comportement de sélection d'habitat au niveau des sites dortoirs .....	50
A. Sélection des points correspondant aux sites dortoirs et regroupement par la méthode DBSCAN.....	50
B. Etude de la corrélation entre les données .....	51
C. Formulation du modèle maximal sans interaction .....	52
D. Sélection du modèle.....	52
E. Résultats du meilleur modèle .....	53
DISCUSSION .....	55
I. Discussion des résultats de modélisation de la distribution d'espèce .....	55
II. Limites de l'étude et de la méthodologie employée .....	56
III. Perspectives et pistes de travail à mettre en place .....	58
CONCLUSION.....	61
BIBLIOGRAPHIE .....	62
ANNEXES .....	69

## Table des tableaux

Tableau 1 : Comparaison des balises GPS et Argos (Hebblewhite & Haydon, 2010 ; Collect Location Satellites, 2016) .....	26
Tableau 2: Classes de précision des localisations Argos (Collect Location Satellites, 2016).....	32
Tableau 3: Correspondance entre les bandes MODIS TERRA, les longueurs d'onde dans lesquelles elles sont calculées et les zones du spectre électromagnétique correspondantes (Boschetti et al., 2014) .....	34
Tableau 4: Présentation des variables explicatives à inclure dans le modèle de sélection d'habitat .....	37
Tableau 5: Résultats des coefficients estimés issus du GLM réalisé dans R .....	53
Tableau 6 : Odds-ratios et intervalles de confiance issus à 95% issus du GLM réalisé avec R.....	53
Tableau 7 : Effets marginaux de la variable habitat dominant dans une zone tampon de 5 km issus du GLM réalisé avec R .....	54

## Table des figures

Figure 1: Inventaire et localisation des foyers épidémiques de MVE (É. M. Leroy, 2015).....	16
Figure 2: Modèle conceptuel de spill-over du virus de la MVE (Figure adaptée par European Food Safety Authority, (EFSA, 2015)) .....	20
Figure 3: Carte administrative de la République de Guinée (Ambassade de Guinée en France, 2021.) .....	31
Figure 4 : Visualisation des déplacements de la chauve-souris 45870 en Afrique de l'Ouest (logiciel Google Earth Pro) .....	45
Figure 5 : Visualisation des déplacements de la chauve-souris 45871 en Afrique de l'Ouest (logiciel Google Earth Pro) .....	46
Figure 6 : Visualisation des déplacements de la chauve-souris 45897 en Afrique de l'Ouest (logiciel Google Earth Pro) .....	46
Figure 7 : Carte d'occupation des sols de l'Afrique de l'Ouest .....	47
Figure 8: Nombre de points Argos émis durant la durée de l'étude par chauve-souris .....	48
Figure 9: Chronologie de l'émission des balises solaires par chauve-souris.....	48
Figure 10: Répartition des points de localisation selon la classe de précision par chauve-souris .....	49
Figure 11: Proportions des points émis en journée (activité de repos) et émis en nuit (activité de recherche alimentaire) par chauve-souris.....	49
Figure 12: Taux de présence des chauve-souris selon la catégorie d'habitat occupé .....	50
Figure 13 : Corrélogramme obtenu par analyse bivariée menée sur l'ensemble des variables quantitatives.....	51
Figure 14: Odds-ratios et intervalles de confiance à 95% du meilleur modèle. ....	54

## Table des annexes

Annexe 1 : Photographie de chauves-souris <i>Eidolon helvum</i> , dans la colonie du Parc National de Kasanka (Richter & Cumming, 2008) .....	69
Annexe 2 : Vue d'ensemble des composants du système Argos (Collect Location Satellites, 2016) .....	69
Annexe 3 : Schéma général de fonctionnement de la télédétection satellitaire (González et al., 2013) .....	70
Annexe 4 : protocole de capture des chauves-souris frugivores (effectués en mars 2019).....	71
Annexe 5 : Ecriture du modèle statistique .....	71
Annexe 6 : Evolution de la moyenne des indices EVI (a) et MNDWI (b) au point de coordonnées (413184,47 ; 1670862,43) mètres (a) .....	72
Annexe 7 : Tableau de proportions des points de localisation par chauve-souris selon la classe de précision.....	73
Annexe 8 : Proportions des pays traversés par les chauves-souris durant la période d'étude.....	73
Annexe 9 : Répartition des sites de roosting (repos) par chauve-souris.....	74
Annexe 10 : Regroupement des points (clustering) issu de la méthode DBSCAN par chauve-souris .....	75
Annexe 11 : Etude de la corrélation par ACP sur données mixtes (quantitatives et qualitatives), extraites dans une zone de 26.5 km de rayon (a) et sur les données extraites dans une zone de 5 km de rayon (b) .....	77
Annexe 12 : Poids des différentes variables dans la sélection de modèle par le package glmulti réalisé avec R.....	78
Annexe 13 : Coefficients estimés issus du deuxième meilleur modèle réalisé dans R .....	78
Annexe 14 : Découpage du paysage en parcelles agricoles (human settlements) à la frontière Libéria-Guinée. De nombreuses parcelles ont été déboisées et contiennent des cultures ou des parcelles pour animaux. Presque toutes ces parcelles ont une habitation associée.....	79

## Index des abréviations

<b>AIC</b>	Critère d'Information d'Akaike
<b>ARN</b>	Acide ribonucléique
<b>DBSCAN</b>	Density-Based Spatial Clustering of Application with Noise
<b>EBV</b>	Ebolavirus
<b>ESA</b>	Agence Spatiale Européenne
<b>EVI</b>	Enhanced Vegetation Index
<b>FAO</b>	Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture
<b>GPS</b>	Global Positioning System
<b>IRD</b>	Institut de Recherche pour le Développement
<b>MNDWI</b>	Modified Normalized Difference Water Index
<b>MODIS</b>	Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer
<b>MUSE</b>	Montpellier Université d'Excellence
<b>MVE</b>	Maladie à virus Ebola
<b>NASA</b>	National Aeronautics and Space Administration
<b>OIE</b>	Organisation Mondiale de la Santé Animale
<b>PCR</b>	Polymerase Chain Reaction

### Encart COVID-19

Ce travail a été conduit dans le cadre de mon stage de Master 2 GIMAT (Gestion Intégrée des Maladies Animales Tropicales). En raison de la crise sanitaire liée à la pandémie de COVID-19, la mission de terrain prévue initialement à Macenta (Guinée) en février 2021 dans le cadre de mon stage a été annulée. Finalement, la situation sanitaire guinéenne s'est dégradée suite à la reprise de l'épidémie de maladie à virus Ebola, excluant toute possibilité de départ, même en effectif réduit pour les équipes du CIRAD.

La mission de 5 semaines comprenait un travail de capture et de pose de balises GPS sur une trentaine de chauves-souris, ainsi qu'un travail de récolte des données de géolocalisation. Aujourd'hui, trois balises Argos déployées en Guinée en mars 2019 émettent encore et ces données ont donc été les seules disponibles pour le stage. De ce fait, l'échantillon d'individus prévu pour l'analyse a été considérablement limité. Ce manque de données a impliqué une reformulation de la question de recherche ainsi qu'une adaptation des objectifs initiaux.



## INTRODUCTION

Les chiroptères ou chauves-souris sont le deuxième ordre le plus divers chez les mammifères (après les rongeurs) avec plus de 1 400 espèces, soit plus de 20% de la diversité de ce taxon. On dénombre 317 espèces de chauves-souris sur le continent africain et plusieurs d'entre-elles sont suspectées d'être le réservoir du virus Ebola, un filovirus. Ce virus a causé 30 épidémies humaines depuis son identification en 1976. La plus importante épidémie de ce virus a débuté en Guinée en décembre 2013 et s'est propagée dans deux pays voisins, la Sierra Leone et le Libéria. Elle a alors conduit à plus de 20 000 cas humains incluant plus de 10 000 décès (OMS, 2019). Actuellement, la Guinée et la République Démocratique du Congo font face à une résurgence de la souche incriminée en 2013, et une nouvelle épidémie de maladie à virus Ebola est en cours depuis février 2021. Le virus Ebola représente donc un problème majeur de santé publique et des études visant à clarifier l'écologie de la maladie sont nécessaires pour améliorer la compréhension de l'épidémiologie de la maladie.

*Eidolon helvum* fait partie des espèces de chauves-souris africaines suspectées d'être réservoir du virus Ebola. La circulation des filovirus chez les chauves-souris et leur rôle dans la propagation du virus restent cependant mal compris. Ces chauves-souris vivent de manière grégaire et de nombreuses colonies africaines ont pu être identifiées et sont régulièrement suivies (Fahr et al., 2015). Elles circulent en Afrique de l'Ouest, Centrale et Australe en effectuant des mouvements migratoires annuels, pouvant atteindre plusieurs milliers de kilomètres (Fleming, 2019). Néanmoins, peu d'informations sont disponibles sur la mobilité de l'espèce et les habitats qu'elle occupe. Un attrait pour les zones urbaines est cependant rapporté dans l'écologie de l'espèce, augmentant les contacts possibles entre hommes et chauves-souris.

Une bonne compréhension du comportement de sélection d'habitat est donc requise pour comprendre le rôle potentiel de ces chauves-souris dans la propagation régionale et la transmission de pathogènes aux humains. Le présent travail a pour but d'identifier et de comprendre le comportement de sélection d'habitat au niveau des sites dorts des chauves-souris. Ainsi, une première étape est d'étudier le comportement de sélection des sites dorts des chauves-souris *Eidolon helvum* à l'échelle régionale en se demandant par quels facteurs environnementaux ce choix est-il influencé ?

Quant à cette sélection, les hypothèses sont les suivantes :

- Les chauves-souris présentent un attrait pour les zones urbaines en choisissant des sites dorts à proximité des villes ou villages, qui leur apportent des ressources alimentaires humaines abondantes (plantations),
- Les migrations se font vers des zones où les ressources alimentaires sont les plus abondantes, suite à une déplétion des ressources ou pour atteindre des zones encore plus riches.

Les objectifs de l'étude sont donc de : 1. Utiliser la télémétrie pour suivre les chauves-souris dans le temps et l'espace, afin de fournir des connaissances sur l'écologie du mouvement de l'espèce. 2. Déterminer s'il existe une corrélation entre ces mouvements et des facteurs environnementaux, en utilisant des indices de télédétection satellitaire et des données d'occupation des sols. 3. Modéliser la distribution spatiale de l'espèce afin de comprendre le comportement de sélection des sites dorts.

Cette étude s'intègre dans les projets Ebo-Sursy et Ebo-Health qui visent à améliorer les capacités nationales et régionales des systèmes de détection précoce de la maladie à virus Ebola et de quatre autres maladies émergentes de la faune sauvage en Afrique de l'Ouest et Centrale (maladie à virus de Marburg, fièvre de la vallée de Rift, fièvre hémorragique de Crimée-Congo et fièvre de Lassa). Le projet Ebo-Sursy, coordonné par l'OIE, est mis en œuvre par le Cirad, l'IRD et l'Institut Pasteur. Le projet Ebo-Health, coordonné par l'IRD, est mis en œuvre par le Cirad et autres partenaires. Ce travail se base sur les approches « One Health » et « Eco Health », afin de proposer une compréhension globale des systèmes de santé animale, humaine et de l'environnement.

# Chapitre I : Revue bibliographique

## I. Les épidémies de MVE en Afrique de l'Ouest

### A. Les agents pathogènes en cause de la MVE

La maladie à virus Ebola (MVE) est une zoonose émergente, dont le taux de mortalité peut atteindre 90 % (Martines et al., 2015). En effet, après une période d'incubation d'une semaine environ, une forte fièvre apparaît et aboutit à des hémorragies multiples puis à la défaillance généralisée des organes (É. M. Leroy, 2015).

La maladie est causée par un virus de la famille des *Filoviridae*. Les filovirus sont des virus à ARN enveloppés, non segmentés, à brin négatif et de morphologie variable. Ces virus ont des particules filamenteuses caractéristiques qui donnent son nom à la famille de virus (Kiley et al., 1982). Cette famille comporte trois genres : Cuevavirus, Marburgvirus et Ebolavirus. Le genre Ebolavirus (EBV) est hautement pathogène et a été associé à des flambées dévastatrices de MVE depuis 1976 (Feldmann et al., 2003). Six espèces du genre Ebolavirus ont été identifiées à ce jour : *Zaire ebolavirus* (EBOV), *Bundibugyo ebolavirus*, *Soudan ebolavirus*, *Reston ebolavirus*, *Tai ebolavirus* et *Bombali ebolavirus* (OMS, 2019). Les 3 premières espèces sont responsables d'importantes flambées d'épidémie en Afrique (Marí Saéz et al., 2015; Mulangu et al., 2018). Le virus Zaire fut le premier décrit et a causé plus de 25 épidémies depuis 1976 (Burk et al., 2016). Il est également incriminé dans la flambée de 2013-2016 ayant touché l'Afrique de l'Ouest (OMS, 2019). Les espèces *Bundibugyo* et *Soudan* circulent en Afrique centrale et de l'Est, alors que l'espèce *Forêt de Tai* se retrouve en Afrique de l'Ouest (Roger, 2016). Seule l'espèce *Reston* ne semble pas pathogène pour l'homme (Groseth et al., 2007). Enfin, une nouvelle espèce nommée *Bombali* a été découverte en 2018 en Sierra Leone (Goldstein et al., 2018).

### B. Répartition géographique des foyers de MVE de 1976 à aujourd'hui

Le virus Ebola a été identifié pour la première fois en septembre 1976 dans le nord-est du Zaïre, (actuelle République Démocratique du Congo), dans une épidémie qui fit 318 cas dont 284 morts (Johnson, 1976). Le nom Ebola est attribué en référence à la rivière du même nom qui coule près du village de Yambuku, épïcêtre de cette épidémie. Depuis, le virus circule de manière endémo-épidémique dans certains pays d'Afrique subsaharienne. En effet, entre 1976 et 2018, 29 épidémies ont eu lieu, touchant des régions forestières puis le Gabon, la République Démocratique du

Congo, le Soudan, et l'Ouganda (OMS, 2019). L'inventaire et la localisation des foyers épidémiques de MVE entre 1976 et 2014 sont présentés dans la figure 1.

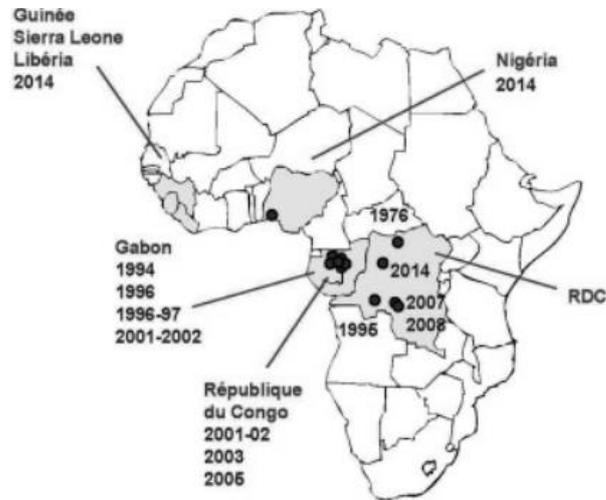


Figure 1: Inventaire et localisation des foyers épidémiques de MVE (É. M. Leroy, 2015)

En décembre 2013, une nouvelle épidémie de MVE débute en Guinée (OMS, 2019). La maladie n'a été notifiée à l'OMS qu'en mars 2014. Cette flambée guinéenne fut la plus importante et la plus complexe depuis la découverte du virus et représente la première émergence prouvée de l'espèce Zaïre en Afrique de l'Ouest (Marí Saéz et al., 2015). Le cas index (première personne identifiée comme infectée) était un petit garçon de 2 ans qui vivait à Meliandou, un village proche de Guéckédou. Le virus s'est alors propagé dans d'autres régions guinéennes, puis au Liberia et à la Sierra Leone, jusqu'alors indemnes (Marí Saéz et al., 2015). Des cas ont également été rapportés au Nigéria, au Sénégal, aux Etats-Unis, en Espagne et au Mali. Elle représente la plus grande épidémie au monde rapportée avec 28 646 cas et 11 323 décès (OMS, 2019).

Une autre flambée est survenue de 2018 à 2020 en République Démocratique du Congo. Elle a été la deuxième plus importante au monde, par son envergure et suite aux difficultés engendrées par le fait qu'elle est apparue dans une zone de conflit actif. 3 470 cas, 2 287 décès et 1 171 survivants ont été dénombrés (OMS, 2020).

Enfin, en février 2021, les autorités sanitaires guinéennes ont déclaré une épidémie de MVE dans la communauté de Gouéké, dans la préfecture de N'Zérékoré, après l'identification de trois cas par le laboratoire national (OMS, 2021). Le séquençage du virus a montré qu'il s'agissait du même virus Zaïre que celui responsable de la précédente épidémie, et pose la question de la persistance virale chez les personnes ayant survécu à la maladie, notamment via le sperme (CDC, 2021; Chongwang, 2021). La République Démocratique du Congo déclare elle aussi une nouvelle épidémie depuis mai 2021 (CDC, 2021).

## C. Les espèces réservoirs et les espèces sensibles au virus de la MVE

De nombreuses études s'intéressent au maintien du virus Ebola dans la nature et dans le compartiment animal sauvage et domestique, bien qu'elles demeurent sans réponse certaine (Groseth et al., 2007). Un réservoir est défini comme une ou plusieurs populations ou environnements connectés épidémiologiquement dans lesquels l'agent pathogène peut être maintenu de façon permanente et à partir desquels l'infection est transmise à la population cible définie (Haydon et al., 2002).

Depuis la première épidémie en 1976, les scientifiques ont tenté d'identifier ces réservoirs. À partir de 1998, les techniques de détection se sont améliorées grâce aux outils de biologie moléculaire basés sur la Polymerase Chain Reaction (PCR). Le réservoir du virus Ebola a pu être identifié suite aux épidémies survenues au Gabon entre 2001 et 2003 (É. M. Leroy, 2015). Toutefois, les espèces réservoirs n'ont pas été confirmées, et des incertitudes persistent quant à la diversité des hôtes naturels, leurs modes de transmission interspécifique et leur répartition géographique. Également, le rôle des animaux sauvages dans la transmission aux animaux domestiques - et inversement - reste incertain, tout comme il est supposé que des espèces sensibles ou réservoirs soient à ce jour inconnues (EFSA, 2015).

### 1) Espèces réservoirs

Parmi les petits rongeurs, l'acide nucléique du virus de la MVE a été détecté chez les espèces *Mus setulosus*, *Praomys spp.* Des anticorps contre le virus Ebola ont été détectés chez l'espèce de musaraigne *Sylvisorex ollula*, lors d'une étude menée en République Centrafricaine (Morvan et al., 1999). Il est ainsi suggéré qu'une circulation du virus pourrait exister au sein des petits mammifères terrestres.

On dénombre sur le continent africain 317 espèces de chauves-souris et plusieurs d'entre-elles sont suspectées d'être réservoir du virus Ebola. En effet, cette suspicion repose sur les observations suivantes : Chez trois espèces de chauves-souris frugivores, *Epomops franqueti*, *Hypsignathus monstrosus* et *Myonycteris torquata*, des séquences d'ARN viral ainsi que des anticorps spécifiques contre EBV ont été détectés (E. M. Leroy et al., 2005). Les chauves-souris ont été capturées vivantes et ne présentaient pas de signes cliniques : elles sont donc potentiellement réservoirs, bien que le virus n'ait jamais pu être isolé dans la faune sauvage. De plus, les épidémies humaines en République Démocratique du Congo de MVE en 2007 ont été corrélées à une exposition directe à deux espèces migratrices, *Epomops franqueti* et *Hypsignathus monstrosus*, qui affluent annuellement (E. M. Leroy et al., 2009).

Actuellement, neuf espèces de chauves-souris frugivores (*Eidolon helvum*, *Epomophorus gambianus*, *Epomophorus wahlbergi*, *Epomops franqueti*,

*Hypsignathus monstrosus*, *Lissonycteris angolensis*, *Micropteropus pusillus*, *Myonycteris torquata* et *Rousettus aegyptiacus*) et une insectivore (*Mops sp*) sont suspectées d'être réservoir du virus Ebola, suite à des analyses sérologiques -révélant la présence d'anticorps contre EBV- et moléculaires menées en Afrique (Hayman et al., 2012 ; Olson et al., 2012; Ogawa et al., 2015 ; De Nys et al., 2018).

Les chauves-souris frugivores restent donc le réservoir naturel le plus probable, mais non confirmé pour le virus de la MVE (E. M. Leroy et al., 2005 ; Pourrut et al., 2007). Un des principaux arguments est que d'autres filovirus ont pour réservoir des chauves-souris frugivores, comme le virus de Marburg, où le rôle de réservoir des roussettes d'Égypte (*Rousettus aegyptiacus*) a été confirmé (Fléchet, 2007). Diverses hypothèses sont générées sur ce rôle de réservoir. Il pourrait être le résultat d'une longue coévolution des virus avec les Chiroptères (Wibbelt et al., 2010). Également, des caractéristiques immunologiques particulières pourraient expliquer la résistance des chauves-souris aux maladies. En effet, le fonctionnement de leur système immunitaire diffère des autres Mammifères, leur évitant des réactions immunitaires extrêmes grâce à des mécanisme de régulation de la réponse antivirale (Rodhain, 2014). Certaines études rapportent aussi que leur réponse immunitaire serait dépendante des variations de la température corporelle des chauves-souris. Les Chiroptères sont les seuls Mammifères capables de vol, et cette adaptation entraîne une augmentation de leur température corporelle quotidiennement. Ceci aurait pour effet d'accroître l'efficacité de leur réponse immunitaire, faisant de l'adaptation au vol un élément clé de l'adaptation des virus aux chauves-souris (O'Shea et al., 2014).

## 2) Espèces sensibles

Le virus de la MVE a été détecté dans des carcasses de primates non-humains *Cercopithecus sp*, *Mandrillus sphinx*, *Colobus spp* et de céphalophes trouvés morts (Rouquet et al., 2005 ; Lahm et al., 2007 ; Olson et al., 2012). Également, des carcasses de primates non-humains *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* morts de MVE ont été rapportés (Olson et al., 2012). Ces éléments suggèrent qu'il s'agit donc d'espèces sensibles.

D'autres espèces sauvages sont également décrites comme potentiellement sensibles au virus de la MVE : le porc-épic africain (*Atherurus africanus*), la civette africaine (*Civettictis civetta*), le potamochoère (*Potamochoerus porcus*), l'éléphant (*Loxodonta africana*), le pangolin (*Manis sp*), l'agouti (*Thryonomys swinderianus*), les serpents (*Python sebae*) et la genette (*Genetta sp.*) (Rouquet et al., 2005 ; Lahm et al., 2007).

Parmi les espèces domestiques, des porcs infectés expérimentalement se sont avérés sensibles, avec la capacité de transmettre le virus aux porcs sains (Kobinger et al., 2011) et aux primates non-humains (Weingartl et al., 2012). Cependant, des incertitudes persistent sur leur rôle dans les épidémies de MVE et ils pourraient se comporter comme des hôtes amplificateurs (Atherstone et al., 2017). Les chiens

(*Canis lupus familiaris*) ont également présentés des réactions immunitaires contre le virus de MVE (Olson et al., 2012).

#### D. Maintien du virus dans l'environnement et modalités de transmission de la faune sauvage à l'homme

Actuellement, plusieurs voies possibles sont suspectées dans le maintien du virus dans l'environnement (Caron et al., 2018). Les espèces de chauves-souris suspectées d'être réservoirs contribuent au maintien du virus à bas bruit et les espèces de primates non-humains, artiodactyles et domestiques joueraient un rôle d'espèces relais ou d'amplificateurs (Marí Saéz et al., 2015 ; Han et al., 2016 ; Roger, 2016) . De plus, des humains asymptomatiques (porteurs sains), faiblement symptomatiques ou ayant guéri d'une MVE et pour lesquels le virus aurait persisté dans le sperme contribueraient au maintien du virus (Mulangu et al., 2018).

Dans la plupart des épidémies, la source de contamination du cas index demeure inconnue. Toutefois, deux voies de contamination possibles sont proposées de nos jours : une contamination indirecte par l'intermédiaire d'espèces animales sensibles au virus et une contamination directe auprès du réservoir (É. M. Leroy, 2015). Le cas index humain s'infecte lorsqu'il entre en contact avec le sang ou les fluides corporels de mammifères sensibles à travers la chasse, le dépeçage ou la manipulation d'animaux sauvages et de leurs carcasses (EFSA, 2015) ou lors de contacts avec les espèces sauvages suspectées réservoirs telles que les chauves-souris (Marí Saéz et al., 2015)(E. M. Leroy et al., 2009).

Bien que le virus ait été trouvé expérimentalement dans les fèces de certaines chauves-souris, leur rôle dans la contamination humaine n'est pas encore confirmé (Swanepoel et al., 1996). La transmission pourrait également se faire par contact indirect par le biais des fruits souillés par les fluides de chauves-souris contaminés par EBV (E. Leroy & Maganga, 2018).

Le spillover se définit comme une atteinte accidentelle d'une espèce réceptive mais habituellement non touchée par un agent pathogène biologique donné. Le spillover et l'émergence de maladies infectieuses chez de nouveaux hôtes, incluant l'homme, sont des processus complexes (Lloyd-Smith et al., 2009). Un modèle conceptuel de spillover du virus de la MVE a été proposé et implique deux types d'espèces hôtes : les hôtes réservoirs et les hôtes sensibles. Les humains font partie des espèces hôtes sensibles. (Pigott et al., 2014). Deux types d'événements de spillover ont été considérés à partir d'espèces réservoirs (type alpha) ou d'espèces sensibles (type bêta), comme le montre la figure 2.

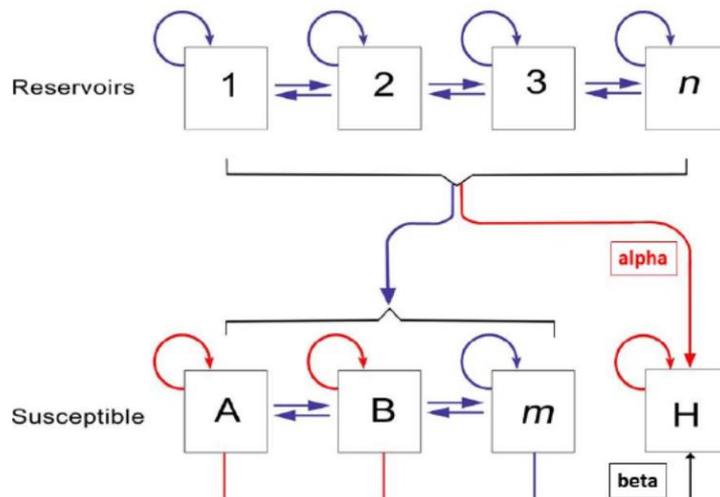


Figure 2: Modèle conceptuel de spill-over du virus de la MVE (Figure adaptée par European Food Safety Authority, (EFSA, 2015))

Commentaire de la figure 2 :

Les espèces réservoirs suspectées (1, 2, 3) sont les trois espèces de chauves-souris à partir desquelles le virus Ebola a été isolé (*Hypsignathus monstrosus*, *Myonycteris torquata* et *Epomops franqueti*) et n représente des réservoirs inconnus de la maladie encore à découvrir. Dans les espèces sensibles, A représente *Pan troglodytes*, B *Gorilla gorilla* et m représente d'autres organismes sensibles à la maladie, tels que les céphalopodes. H représente les humains. Les deux types de spill-over proviennent soit d'espèces réservoirs (type alpha), soit d'espèces sensibles (type bêta). Les flèches bleues indiquent des cycles de transmission inconnus ou des voies de transmission potentielles et les flèches rouges des voies qui ont été confirmées ou suspectées.

Après le spillover, la transmission interhumaine peut se produire, amplifiant ainsi l'épidémie. Les activités à risque le plus élevé deviennent celles qui mettent les humains en contact étroit avec des individus infectés (Pigott et al., 2014). Afin de quantifier ces risques, l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) estime dans un rapport d'évaluation, à partir des connaissances actuelles entachées d'incertitudes, que les risque de transmission à l'homme à partir de produits animaux (viande), animaux vivants ou morts étaient faibles voire très faibles. Elle considère également que les probabilités de transmission humaine à partir d'animaux domestiques sont faibles pour les chiens et très faibles pour les porcs. Dans le même rapport d'évaluation, la FAO suggère que le risque d'exposition des populations humaines au virus de la MVE par le biais des chauves-souris est élevé si celles-ci sont infectées, en raison des pratiques de chasse et de consommation de la viande de chauves-souris par des communautés d'interface.

## II. Ecologie des CS *Eidolon helvum* et rôle potentiel dans la propagation régionale des filovirus (associée à la transmission de pathogènes aux humains)

Afin de mieux comprendre l'écologie d'une maladie, il est important de s'intéresser à l'écologie des espèces impliquées. L'écologie des chauves-souris se caractérise par les interactions entre les individus et des facteurs biotiques, et les interrelations avec leur environnement abiotique (Bhatnagar, 2014). Elles présentent une diversité d'intérêts d'ordre systématique, écologique, vétérinaire, médical et économique (Niamien et al., 2009). Cependant, peu de données concernant la biologie et l'écologie de l'espèce sont disponibles, à cause de leur activité essentiellement nocturnes (D.W Thomas, 1982).

### A. Physiologie de l'espèce : comportement grégaire, mouvements migratoires régionaux annuels et reproduction

Les chauves-souris *Eidolon helvum*, également dénommées roussettes paillées africaines, sont des chiroptères appartenant à la famille des Pteropodidae. Elles jouent un rôle écologique important dans les écosystèmes africains, et particulièrement dans le maintien de la végétation, en tant que pollinisateur et disperseur de graines (Kunz et al., 2011; Meena, 2020). Leur capacité à voler sur de longues distances les rend indispensables pour relier les populations végétales à travers des paysages fragmentés (Randhawa et al., 2020).

#### 1) Comportement grégaire

Les chauves-souris *Eidolon helvum* se regroupent fréquemment en colonies de très grande taille, pouvant atteindre plusieurs centaines de milliers d'individus. Ces colonies sont dispersées dans de nombreuses villes africaines, telles qu'Accra (Ghana), Abidjan (Côte d'Ivoire), Ibadan (Nigéria), Ife (Nigéria), Kasanka (Zambie) et Kamapla (Ouganda) (D. Thomas & Henry, 2013). Une photographie de la colonie du parc national de Kasanka, regroupant 5 à 10 millions d'individus, est présentée en Annexe 1.

#### 2) Mouvements migratoires annuels

Dans la zone forestière d'Afrique de l'Ouest, de nombreuses chauves-souris se rassemblent pendant la saison sèche, durant environ 6 mois (Donald W. Thomas, 2011). Avec l'arrivée de la saison des pluies, les colonies sont majoritairement abandonnées lorsque les individus débutent leur migration annuelle. Seule une petite partie des individus continue à y résider (Fahr et al., 2015). Annuellement, 5 à 10

millions d'individus s'installent d'octobre à décembre dans le Parc National de Kansanka en Zambie. Durant cette période, les fruits sont mûrs et les chauves-souris quittent la colonie quand les ressources alimentaires deviennent faibles (Richter et al., 2006).

Également, dans les forêts au Sud de la Côte d'Ivoire, environ 500 000 individus quittent la colonie après la naissance des petits en février. Les chauves-souris se déplacent vers les savanes, selon un axe sud-nord afin d'atteindre le bassin du Niger vers le milieu de la saison de pluie (juillet) (Donald W. Thomas, 2011). Les migrations varient donc localement, mais sont influencées par des facteurs climatiques et par la disponibilité en ressources alimentaires (MARSHALL, 1985; Richter et al., 2006). Il en va de même pour les périodes de reproduction, où les mises-bas ont lieu de telle sorte que la ressource alimentaire soit abondante pour les juvéniles après leur sevrage (Happold & Happold, 1990 ; Cumming & Bernard, 1997).

### 3) Modalités de reproduction

Après la fécondation, le développement du zygote est arrêté au stade de blastocyste bilaminaire et il demeure flottant dans l'utérus avant de s'y implanter. On parle d'implantation retardée (Bernard & Cumming, 1997). Cette espèce présente un cycle de reproduction par an, avec un petit par portée. Les petits sont sevrés à partir d'un mois (Mutere, 1967). Les périodes d'implantation retardée et de gestation sont d'environ quatre mois chacune (Fayenuwo & Halstead, 1974).

## B. Comportement de recherche alimentaire et habitats occupés à l'interface homme – chauves-souris

Les chauves-souris *Eidolon helvum* ont un régime alimentaire frugivore. Ces chiroptères se nourrissent d'au moins 16 familles de plantes (Caricaceae) (Niamien et al., 2009). Cinq espèces sont particulièrement citées dans la littérature : *Chlorophora excelsa* (Moraceae), *Ficus spp* (Moraceae), *Mangifera spp* (Anacardiaceae), *Musa spp* (Musaceae) et *Psidium guajava* (Myrtaceae). Ainsi, les fruits prennent une place importante dans le régime alimentaire des chauves-souris par rapport aux autres parties d'une plante pouvant être consommées telles que les fleurs ou les feuilles (Gazso, 2019). Cependant, leur régime alimentaire reste peu documenté.

*Eidolon helvum* est caractérisée par un comportement de recherche alimentaire de type « central-place foraging » (Fahr et al., 2015). En effet, des ressources alimentaires peuvent être ramenées à un point fixe, tel un nid ou une colonie, pour y être consommées ou stockées. Leur activité de recherche comporte ainsi une phase de voyage aller, une période de recherche et une phase de voyage retour (Bell, 1990). L'activité des *Eidolon helvum* est donc partagée entre une activité de recherche

alimentaire nocturne appelée « foraging » et une activité de repos diurne dans des sites dortsoirs appelée « roosting ». Ainsi, les chauves-souris se regroupent dans des sites dortsoirs, pouvant être partagés par différentes espèces, bien qu'elles se séparent spatialement au sein de celui-ci (Lunn et al., 2021). Les sites dortsoirs sont à proximité de zones où abondent les ressources alimentaires (Calderón-Capote et al., 2020).

Concernant leur activité de recherche alimentaire, une étude a été menée sur quatre colonies : Accra (Ghana), Kibi-Old Tafo (Ghana), Ouagadougou (Burkina Faso) et Kasanka (Zambie). Elle a montré que la distance moyenne parcourue en une nuit, le nombre de sites d'alimentation visités (entre 2 et 3 par nuit) et les temps de trajet étaient indépendants de la taille de la colonie, bien qu'une compétition intraspécifique se mette en place. Les chauves-souris semblent développer une fidélité pour leur site dortsoir, sur lequel elles reviennent se percher après chaque nuit. Le changement de site dortsoir s'observe toutefois en début de migration. Lorsque l'effort de recherche alimentaire augmente suite à l'épuisement des ressources, elles migrent vers des paysages plus riches en ressources (Calderón-Capote et al., 2020). Elles peuvent parcourir jusqu'à 88 km par nuit (Fahr et al., 2015).

Concernant l'habitat utilisé, les *Eidolon* semblent présenter un attrait pour les zones urbaines et semi-urbaines (Randhawa et al., 2020). Bien qu'elles effectuent également leur activité de foraging dans des aires protégées ou dans des paysages forestiers (Randhawa et al., 2020), elles se nourrissent 2 à 3 fois plus fréquemment dans des zones construites (Fahr et al., 2015). Les différentes colonies régulièrement suivies et implantées pour la plupart dans des villes, témoignent également de cet attrait pour les zones urbaines, même pour leurs sites dortsoirs (D. Thomas & Henry, 2013). En effet, la colonie située à Accra (Ghana) réside à l'année dans les jardins du 37 Hôpital Militaire, celle située à Kiki Old se trouve dans les jardins du palais Royal et celle de Ouagadougou (Burkina Faso) est située dans le parc urbain de Bangr-Weogo (Calderón-Capote et al., 2020).

### C. Rôle dans la propagation de pathogènes

Connaitre les caractéristiques d'une population suspectée d'être réservoir de EBV est primordial dans la gestion du risque de transmission de pathogènes à l'homme. Deux hypothèses sont générées quant à la transmission de MVE à l'homme par les chauves-souris : par contact direct avec le sang, les fluides corporels ou la carcasse de chiroptères, ou par consommation de fruits souillés par la salive de chauves-souris (E. Leroy & Maganga, 2018).

De nombreux facteurs vont donc agir sur la dynamique et l'écologie de la maladie :

- Les facteurs comportementaux : le caractère migratoire de l'espèce, en réponse aux changements environnementaux, va entraîner la dissémination de pathogènes, à l'échelle régionale sur des distances de plusieurs milliers de km. De même, le mode

de vie grégaire peut favoriser une circulation et une propagation du pathogène au sein de la population de chiroptères (Altizer et al., 2011).

- La déplétion des ressources alimentaires va entraîner une augmentation de la compétitivité intraspécifique, augmentant également les contacts directs entre les animaux (Buceta & Johnson, 2017).
- des facteurs immunologiques vont, en altérant la sensibilité de l'hôte, favoriser la transmission de pathogènes, notamment lors de périodes de parturition (Fayenuwo & Halstead, 1974).
- L'utilisation d'un habitat urbain met les chauves-souris en contact étroit avec l'homme. Dans ces milieux, la chasse et la consommation de viande de brousse sont des pratiques courantes. Elles s'inscrivent comme des pratiques à risque, où l'homme peut se contaminer via l'abattage et le dépeçage (Mickleburgh et al., 2009). Ces contacts touchent toutes les catégories sociales et tous les groupes d'une population : les hommes vont à la chasse et les femmes s'occupent de la préparation des carcasses (Rimoin et al., 2017).

### III. Intérêt de la télémétrie satellite pour l'étude des mouvements des CS (Argos et GPS)

L'étude détaillée des mouvements des chauves-souris apporte des éléments nécessaires en termes de prévention et de gestion du risque d'éventuelles épidémies. En effet, elle permet de réaliser un suivi des individus à large échelle, dans le temps et dans l'espace, tout en apportant des connaissances quant à l'écologie de l'espèce, leur comportement de sélection d'habitat et leurs mouvements migratoires. Historiquement, peu d'études ont été menées sur la distribution spatiale et la mobilité des espèces de chauves-souris, la difficulté résultant de leurs déplacements sur de grandes distances et leur faible poids qui rend la pose d'un appareil de traçage délicate. En effet, il est recommandé que les colliers avec balises posés sur les animaux ne dépasse pas 3-5 % de leur poids vifs (Richter & Cumming, 2008 ; Smith et al., 2011).

Toutefois, au cours de la dernière décennie, les écologistes ont assisté à de vastes améliorations dans le domaine de la collecte des données sur les mouvements d'animaux, grâce à la technologie satellitaire (Tsoar et al., 2011). Elle a permis le suivi spatio-temporel d'animaux difficiles à suivre jusqu'alors, comme par exemple des poissons océaniques, des oiseaux migrateurs et des mammifères migrateurs (Hebblewhite & Haydon, 2010).

Parmi les outils utilisés en télémétrie et dans le suivi des populations animales, deux grands types de systèmes sont fréquemment utilisés : le système GPS (Global Positioning System) et le système Argos.

## A. Le système GPS : fonctionnement et applications dans le suivi spatio-temporel des chauves-souris

Le système GPS repose sur une constellation d'une trentaine de satellites transmettant des signaux radios aux utilisateurs. Les satellites GPS volent en orbite terrestre à une altitude d'environ 20 200 km et font le tour de la Terre deux fois par jour (GPS.gov, 2021). Ce système permet à un utilisateur, situé sur n'importe quel point du globe, d'avoir au minimum quatre satellites à portée. La position de l'utilisateur est calculée grâce à un signal émis par chacun des satellites : elle est obtenue en mesurant la distance à un instant donné entre le récepteur de l'utilisateur et un satellite dont la position dans l'espace est parfaitement connue. En combinant la mesure simultanée d'au moins quatre satellites, le récepteur permet de fournir la position et l'altitude par trilatération. La précision de la position calculée est de l'ordre d'une dizaine de mètres, et celle de la vitesse est de quelques cm/s (GPS.gov, 2021).

Le système GPS est employé dans la collecte de données spatio-temporelles sur les chauves-souris *Eidolon helvum*. Grâce à cette technologie, des études ont permis de mieux caractériser leurs déplacements, qu'ils soient liés à leur activité de foraging nocturne ou à leurs déplacements de migration saisonniers. Ainsi, les distances maximales parcourues dans le cadre de leur rôle de pollinisateur et disperseur de graines ont été mesurées et peuvent atteindre 88 km (Fahr et al., 2015 ; Abedi-Lartey et al., 2016). L'étude des déplacements liés à leur activité de foraging a permis d'estimer des distances maximales de recherche alimentaire et des distances moyennes parcourues par nuit (Calderón-Capote et al., 2020). De même, leur dynamique de vol a été caractérisée afin de comprendre leur adaptation face à diverses conditions météorologiques, en réponse au vent notamment (Sapir et al., 2014 ; O'Mara et al., 2019).

## B. Le système Argos : fonctionnement et applications dans le suivi spatio-temporel des chauves-souris

La télémétrie Argos est un système mondial de localisation et de collecte de données à distance. A la différence du système GPS, elles permettent de récupérer les données spatio-temporelles par des centres de collecte des données. Les balises Argos sont très utilisées pour la surveillance environnementale notamment en océanographie, en sécurité maritime, en climatologie et en suivi de la faune sauvage (Argos, 2021).

Le système Argos fonctionne sur le principe de l'effet Doppler. La balise Argos émet de courts messages régulièrement, caractérisés par la fréquence d'émission (401.650 MHz  $\pm$  30 kHz) et la période de répétition (90 à 200 secondes selon l'utilisation). Les messages Argos sont ensuite reçus par un des satellites et sont simultanément stockés sur l'enregistreur embarqué, ainsi que retransmis vers le sol

chaque fois que le satellite passe au-dessus de l'une des stations de réception principales.

Environ 70 antennes reçoivent des données des satellites en temps réel. Ce réseau d'antennes assure une couverture mondiale via les trois stations de réception principales : Wallops Island (Virginia, Etats-Unis), Fairbanks (Alaska, Etats-Unis) et Svalbard (Norvège). Les satellites retransmettent également en temps réel aux antennes régionales. Enfin, deux centres de traitement (un basé à Washington, D.C, aux Etats-Unis, et l'autre basé à Toulouse en France) traitent la totalité des données reçues. Une fois arrivées au centre de traitement, les localisations sont calculées et les données sont mises à disposition des utilisateurs, ainsi récupérables partout dans le monde. Cette technologie est donc adaptée au suivi d'individus sur de larges zones, mais la précision des données varie entre 250 et 1500 m (Collect Location Satellites, 2016). Une vue d'ensemble des composants du système Argos est présentée en Annexe 2.

En ce qui concerne le suivi spatio-temporel des chauves-souris *Eidolon helvum*, la première application en télémétrie satellite été réalisée grâce à des balises Argos et a mis en évidence leur capacité de migration sur plusieurs milliers de kilomètres (Richter & Cumming, 2008). Depuis, des études intègrent le système Argos, seul ou couplé au système GPS, afin de mieux comprendre le comportement des *Eidolon* dans leur environnement (Randhawa et al., 2020).

### C. Comparaison des deux systèmes

Les avantages et inconvénients des systèmes GPS et Argos sont comparés dans le tableau 1 (Hebblewhite & Haydon, 2010 ; Collect Location Satellites, 2016).

Tableau 1 : Comparaison des balises GPS et Argos (Hebblewhite & Haydon, 2010 ; Collect Location Satellites, 2016)

Type de balise	Avantages	Inconvénients
<b>GPS</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Très bonne précision (&lt;10m)</li> <li>- Localisations très fréquentes</li> <li>- Position, altitude et vitesse calculées instantanément</li> <li>- Faible coût d'utilisation</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Proximité requise avec le récepteur pour la collecte des données</li> </ul>
<b>Argos</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Durée de la batterie élevée (jusqu'à 2 ans si solaire)</li> <li>- Pas nécessaire de récupérer la balise</li> <li>- Suivi en direct des individus et récupération des données sur l'ensemble du globe</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Faible précision (parfois &gt; 1500 m)</li> <li>- Coût du matériel élevé (2000 à 3000 € par balise)</li> </ul>

## IV. Intérêt de la télédétection satellitaire pour caractériser l'environnement

Dans le but de fournir des connaissances quant à l'écologie des chauves-souris et leurs interactions avec l'habitat qu'elles occupent, il est nécessaire de connaître et identifier les caractéristiques de l'environnement dans lequel elles évoluent. La télédétection satellitaire est un outil permettant de caractériser les états de la surface terrestre.

### A. Définition et principe de fonctionnement

La télédétection satellitaire se définit comme une technique aérospatiale qui utilise l'énergie électromagnétique afin de déterminer les caractéristiques physiques et biologiques de la surface de la Terre et de l'atmosphère environnante, sans contact direct (González et al., 2013). Elle se base sur la réflexion non-intégrale de la lumière, en fonction des éléments qui se trouvent au sol. La télédétection se réalise grâce à des avions, ballons ou satellites. Ainsi, une partie du spectre de la lumière est réfléchi, les rayonnements électromagnétiques qui en résultent sont ensuite enregistrés par des capteurs et rendus disponibles sous forme d'images. Grâce à des formules de calcul, un certain nombre d'indices peuvent être obtenus à partir de ces images. Le schéma général de fonctionnement de la télédétection satellitaire est présenté en Annexe 3.

Ainsi, la télédétection est un outil de choix afin de caractériser l'environnement en fournissant des informations sur la couverture globale et périodique sur de vastes zones du globe et à plusieurs échelles, bien qu'elle demeure moins précise que des observations réalisées in situ. Les principales agences et organismes publics en charge de la télédétection sont : Agence Spatiale Européenne (ESA) au niveau européen et National Aeronautics and Space Administration (NASA) au niveau mondial (González et al., 2013)

### B. Les indices environnementaux existants (végétation et humidité)

Suite à l'obtention d'images, de nombreux indices peuvent être calculés par transformation multispectrale afin de fournir des caractéristiques sur le couvert végétal, les glaciers, les océans, l'occupation des sols, l'humidité, l'atmosphère (NASA MODIS, 2021).

Parmi les indices traitant du couvert végétal, on trouve : (liste non-exhaustive)

- Difference Vegetation Index :  $DVI = PIR - R$

Cet indice simple est basé uniquement sur la différence de réflectance dans le Proche Infrarouge (PIR) et le Rouge (R). Cet indice est très sensible aux conditions d'ensoleillement de la végétation influencées par la variation de la topographie (Tucker, 1979)

- Normalized Difference Vegetation Index :  $NDVI = \frac{NIR-R}{NIR+R}$

Cet indice normalisé minimise l'effet de la topographie et offre l'avantage de manipuler des valeurs comprises entre -1 et 1. Les nuages et la neige ont des valeurs de NDVI plutôt négatives. Cet indice varie entre 0.1 et 0.8 pour les pixels couverts de végétation faible à élevée (Lillesand et Kiefer, 1994). Le NDVI est corrélé à la densité foliaire. C'est l'indice le plus connu et le plus utilisé dans la surveillance des végétaux (Rouse et al., 1974). Toutefois, il est sensible aux effets du sols, notamment en zone de savane.

- Enhanced Vegetation Index :  $EVI = 2.5 \frac{NIR+R}{NIR+6R-7.5B+1}$

Cet indice corrigé est sensible à la variation de la structure de la canopée, son type, son architecture et aussi la densité foliaire. En effet, l'utilisation des bandes bleue, proche infrarouge et rouge permettent de corriger certains effets de l'atmosphère. Les valeurs de EVI varient entre -1 et 1; pour la végétation saine, les valeurs varient généralement entre 0,2 et 0,8 correspondant à une végétation faible et élevée, respectivement (Chambu, 2019).

Parmi les indices traitant de l'humidité, on trouve :

- Normalized Difference Water Index :  $NDWI = \frac{G-NIR}{G+NIR}$

L'indice est positif si le couvert est de type eau, et négatif si le couvert est majoritairement végétal (Ji et al., 2009)

- Modified Normalized Difference Water Index :  $MNDWI = \frac{G-MIR}{G+MIR}$

Le NDWI modifié (MNDWI) peut améliorer les caractéristiques de l'eau libre tout en supprimant efficacement et même en supprimant le bruit des terres bâties ainsi que le bruit de la végétation et du sol (Xu, 2006).

Sur le continent africain, de nombreux travaux intègrent ces différents indices. A titre d'exemple, l'indice EVI a été utilisé afin de caractériser la phénologie des sols (Adole et al., 2018). Les indices NDVI et MNDWI ont été étudiés pour identifier les caractéristiques environnementales associés à la transmission du virus de la Fièvre de la Vallée du Rift au Sénégal (Soti et al., 2013).

# CHAPITRE 2 : SUIVI ARGOS *D'EIDOLON HELVUM* EN AFRIQUE DE L'OUEST POUR COMPRENDRE LE COMPORTEMENT DE SELECTION DES SITES DORTOIRS A L'INTERFACE CHAUVES-SOURIS HOMME

## CONTEXTE

*Eidolon helvum* fait partie des espèces de chauves-souris africaines suspectées d'être réservoir du virus Ebola qui a causé 30 épidémies humaines depuis son identification en 1976. La plus importante épidémie de maladie à virus Ebola a débuté en Guinée en décembre 2013 et a conduit à plus de 20.000 cas humains pour plus de 10.000 décès (OMS, 2019). La circulation des filovirus chez les chauves-souris et leur rôle dans la propagation du virus restent cependant mal compris. Ces chauves-souris vivent de manière grégaires et circulent en Afrique de l'Ouest, Centrale et Australe en effectuant des mouvements migratoires annuels, pouvant atteindre plusieurs milliers de kilomètres (Fleming, 2019) Néanmoins, peu d'informations sont disponibles sur la mobilité de l'espèce et les habitats qu'elle occupe.

Les avancées technologiques de ces dernières décennies dans le domaine de la télémétrie ont permis un meilleur suivi des chauves-souris à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest. Le déploiement de balises Argos en Guinée en mars 2019, a permis de réaliser un suivi spatio-temporel de trois individus sur une durée d'un an, à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest. Le présent travail a pour but d'étudier et de comprendre le comportement de sélection des sites dorts des chauves-souris *Eidolon helvum* à l'échelle régionale en se demandant par quels facteurs environnementaux ce choix est-il influencé ?

Pour rappel, les hypothèses générées quant à cette sélection sont les suivantes :

- Les chauves-souris présentent un attrait pour les zones urbaines en choisissant des sites dorts à proximité des villes ou villages, qui leur apportent des ressources alimentaires humaines abondantes (plantations),
- Les migrations se font vers des zones où les ressources alimentaires sont les plus abondantes, suite à une déplétion des ressources ou pour atteindre des zones encore plus riches

Les résultats de cette étude permettront de mieux comprendre le rôle potentiel de ces chauves-souris dans la propagation régionale et la transmission de pathogènes aux humains.

# MATERIELS ET METHODES

## I. Outils de base

### A. Récupération et préparation de la base de données, suite à la mission de mars 2019 à Macenta (Guinée)

#### 1) Capture des CS et pose de colliers avec balise Argos

Au cours d'une mission de terrain en mars 2019, cinq balises Argos ont déjà été déployées sur des chauves-souris *Eidolon helvum* en Guinée, un état d'Afrique de l'Ouest. Depuis, trois d'entre elles ont continué à émettre et ont été incluses dans le présent travail.

La capture des chauves-souris a eu lieu sur trois sites appartenant à la préfecture de Macenta, en Guinée Forestière. Ces sites ont été choisis en raison de la proximité des cas humains lors de l'épidémie de 2013, de l'abondance des chauves-souris et de l'accessibilité du terrain pour placer les pièges. Au préalable, des missions de prospection, avec capture de chauves-souris, avaient eu lieu de novembre à décembre 2018 aux alentours de Macenta.

Les balises sont équipées de batteries solaires et leur émission se fait durant 10 heures tous les trois jours. L'utilisation de balises solaires permet un suivi dans le temps pouvant atteindre plusieurs années. Les individus tracés sont identifiés comme suit : 45870, 45871 et 45897.

#### 2) Zone d'étude

La Guinée regroupe quatre régions naturelles : la Guinée Maritime, la Moyenne-Guinée, la Haute Guinée et la Guinée Forestière présentée dans la figure 3.

Les chauves-souris *Eidolon helvum* effectuant des migrations annuelles sur plusieurs milliers de kilomètres, la zone d'étude porte sur l'Afrique de l'Ouest, et en particulier sur les pays suivants : la Guinée, le Mali, le Sénégal, le Burkina Faso, la Côte d'Ivoire, le Libéria et la Sierra Leone.

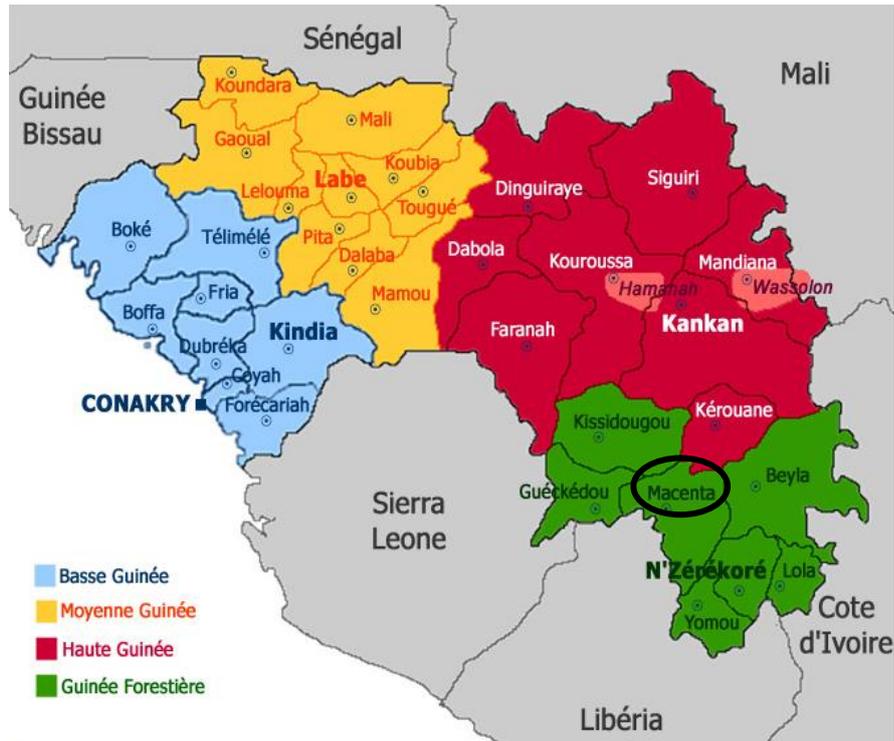


Figure 3: Carte administrative de la République de Guinée (Ambassade de Guinée en France, 2021.)

Au début de la saison des pluies, les individus quittent Macenta dans le cadre de leur migration annuelle. Les chauves-souris suivies parcourent donc différents états d'Afrique de l'Ouest, et les pays inclus de la zone d'étude sont : la Guinée, le Mali, le Sénégal, le Burkina Faso, la Sierra Leone et le Libéria.

### 3) Récupération des données de localisation Argos

Les données Argos étant disponibles partout dans le monde, la base de données initiale a été récupérée directement sur le site : <https://argos-system.clsamerica.com/argos-cwi2/login.html>. Cette dernière contient différents messages satellitaires envoyés pour un seul et même signal de localisation, et une première étape d'agencement de la base a été effectuée. La base de données comporte la date et l'heure d'émission pour chaque point de localisation. Les signaux Argos s'accompagnent d'une classe de précision : 3, 2, 1, 0 A et B, présentées dans le tableau 2.

Tableau 2: Classes de précision des localisations Argos (Collect Location Satellites, 2016)

Class	Type	Estimation de l'erreur		Nombre de messages reçus par passage satellite	
		Moindres carrés	Filtre de Kalman	Moindres carrés	Filtre de Kalman
G	GPS	< 100m		1 message et plus	
3	Argos	< 250m		4 messages et plus	
2	Argos	250m < < 500m		4 messages et plus	
1	Argos	500m < < 1500m		4 messages et plus	
0*	Argos	> 1500m		4 messages et plus	
A	Argos	Pas d'estimation de précision	Estimation de précision non bornée fournie	3 messages	
B	Argos	Pas d'estimation de précision	Estimation de précision non bornée fournie	2 messages	1 ou 2 messages
Z	Argos	Localisation invalidée par l'algorithme de calcul			

A la différence du système GPS, l'estimation de l'erreur varie entre 250 m et 1500 m. La classe 3 est la plus précise (erreur estimée < 250 m) et la classe 0 est la moins précise (erreur estimée > 1500 m). Les classes A et B résultent des points issus de peu de messages, et il est donc impossible d'estimer leur erreur (Collect Location Satellites, 2016). Également, pour chaque point de géolocalisation, la latitude et la longitude sont exprimées en degrés. Les points générés entre 18h et 6h sont considérés comme des activités de foraging (recherche alimentaire) et les points émis entre 6h et 18h sont considérés comme des activités de roosting (dortoirs).

#### 4) Nettoyage de la base de données

Une première manipulation de la base de données a été effectuée avec le logiciel R version 4.1.0. A l'aide des packages tidy, dplyr et prettyR. Les doublons ont été supprimés afin d'obtenir un seul message d'émission par point de localisation, des variables non nécessaires à l'étude ont été retirées, et les observations dont la classe de précision était A ou B ont été supprimées.

## B. Utilisation d'une carte d'occupation des sols issue de la télédétection satellitaire

### 1) La plateforme ESA Copernicus et choix de la carte lue sous Qgis

La carte d'occupation des sols Copernicus a été téléchargée sur la plateforme : <https://land.copernicus.eu/global/content/annual-100m-global-land-cover-maps-available>, à l'aide de la visionneuse de couverture terrestre mondiale. L'interface permet de choisir une zone d'étude par sélection manuelle, et les données sont disponibles entre les années 2015 et 2019. La résolution spatiale de la carte est de 100 mètres. Pour cette étude, les données ont été extraites pour l'année 2019. L'emprise de la carte correspond à l'Afrique de l'Ouest. Une première manipulation de cette carte, téléchargée en tant que raster au format .tif (image) a été menée avec le logiciel de Système d'Information Géographique Qgis version 3.10.12.

Le système de coordonnées de référence a ensuite été défini en comparant la projection conforme WGS 84 UTM 29 N, la projection de Mercator et la projection Africa Albers Equal Area Conic. Pour ce faire, des shapefiles des pays d'Afrique de l'Ouest ont été téléchargées (<http://www.diva-gis.org/gdata>) et leurs superficies ont été mesurées sur le logiciel afin d'être comparées à des valeurs de superficies connues et disponibles dans la littérature. Finalement, la projection WGS 84 UTM 29 N a été retenue (erreur < 0.2%), et les différentes couches du projet ont donc été reprojetées. Cette projection est très souvent utilisée en télémétrie, et permet un travail avec des coordonnées en mètres (et non en degrés).

À partir du logiciel R, les packages raster et sp permettent la manipulation de données géographiques. Les différents types d'habitats ont été extraits par la fonction `extract()` pour chaque point de localisation. L'habitat est catégorisé en trois types : constructions (zones urbaines, villes, villages, habitations), cultures (zones cultivées) et sauvage (zones forestières, herbacées, arbustes).

### 2) Validation des données d'occupation des sols par confrontation avec des images Google Earth Pro

Dans un autre temps, les données extraites à l'aide de la carte d'occupation des sols ont été confrontées à la visualisation d'images satellites du logiciel Google Earth Pro. Ce travail a consisté en un suivi point par point des localisations avec une caractérisation visuelle de l'habitat, afin d'être classé en trois catégories : sauvage (zones forestières, herbacées, arbustes), cultures (zones cultivées) et construit (zones urbaines, villes, villages, habitations). Une confrontation des observations réalisées sous Google Earth Pro avec les données extraites à partir de la carte d'occupation des

sols a été réalisée afin d'évaluer l'adéquation des données obtenues (codé 1 si adéquat, 0 sinon). Le pays de provenance du message de localisation a également été relevé. La base de données a été enrichie avec ces informations.

## C. Utilisation d'indices environnementaux issus de la télédétection satellitaire

### 1) Choix des images satellitaires

Différentes plateformes offrent la possibilité de télécharger des images satellitaires issues de la télédétection. Les images MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) ont été choisies pour cette étude, car elles sont gratuites et très fréquentes : une image est prise tous les jours et une image composite est créée tous les huit jours, en combinant les pixels ayant la meilleure qualité parmi les huit images. De fait, les images téléchargeables présentent une bonne qualité tous les huit jours, et présentent l'avantage d'être disponibles très rapidement (quasiment immédiatement après la fin de la période de huit jours).

Leur résolution spatiale de 500 mètres donne des indications précises quant à la compréhension des processus et de la dynamique environnementaux. Le produit MODIS TERRA MOD09A1 v061 (Surface-Reflectance Product, Resolution 500 m) a été sélectionné et les images sont mises à disposition par le Land Processes Distributed Active Archive Centre de la NASA (National Aeronautics and Space Administration). Elles sont issues du satellite TERRA (anciennement nommé EOS AM-1) en orbite terrestre de 705 km. Elles sont téléchargeables à partir de la plateforme : <https://lpdaac.usgs.gov/products/mod09a1v061/>.

Ces images offrent les bandes présentées dans le tableau 3.

*Tableau 3: Correspondance entre les bandes MODIS TERRA, les longueurs d'onde dans lesquelles elles sont calculées et les zones du spectre électromagnétique correspondantes (Boschetti et al., 2014)*

<b>Bande MODIS</b>	<b>Zone du spectre électromagnétique</b>	<b>Longueur d'onde</b>
b1	RED	630 – 690 nm
b2	NIR	780 – 900 nm
b3	BLUE	450 – 520 nm
b4	GREEN	530 – 610 nm
b5	NIR	1230 – 1250 nm
b6	SWIR	1550 – 1750 nm
b7	SWIR	2090 – 2350 nm

## 2) Les indices d'eau et de végétation sélectionnés

Afin d'étudier le couvert végétal, et un éventuel verdissement saisonnier, notamment au niveau du Sahel, l'indice Enhanced Vegetation Index (EVI) a été sélectionné, suite à son utilisation rapportée en Afrique de l'Ouest (Adole et al., 2018). Suite à la lecture d'un article comparant les différents indices d'eau, le choix de l'indice s'est porté sur le MNDWI, qui permet de mieux différencier l'eau en zone de savane (Soti et al., 2009).

Les formules qui permettent de les calculer ont été présentées dans la Revue Bibliographique, Partie IV.B.

## 3) Traitement des images satellitaires et obtention de séries temporelles pour chaque indice

Les images satellites ont été obtenues à l'aide de l'outil AppEEARS (Application for Extracting and Exploring Analyses Ready Sample), qui permet d'obtenir les images directement en format GeoTIFF (contrairement aux autres outils proposés, qui permettent de récupérer des images en format HDF, un format compressé illisible devant être manipulé à l'aide d'un logiciel de décompression). Une fois l'outil lancé sur le site : <https://lpdaacsvc.cr.usgs.gov/appeears/>, la requête se fait en sélectionnant manuellement la zone d'intérêt, en sélectionnant le produit MODIS souhaité et en renseignant les bandes MODIS à inclure. La validation de la requête se fait en quelques minutes, les images correspondant aux bandes MODIS sont récupérables grâce à un lien envoyé par la plateforme. La période d'étude sélectionnée s'étale du 01/01/2020 au 01/03/2021. La zone sélectionnée correspondant à l'Afrique de l'Ouest.

L'obtention de séries temporelles pour chaque indice a été réalisée avec le logiciel R. Les bandes MODIS ont été incluses dans les formules de calcul des indices EVI et MNDWI afin d'obtenir des rasters correspondant à chaque indice par tranche de huit jours. Une boucle a ensuite permis de superposer toutes les couches d'un même indice, afin d'obtenir une matrice en trois dimensions comprenant le temps, la latitude et la longitude. Ainsi, pour chaque pixel, on obtient une série temporelle de l'indice. Toutes les valeurs d'un indice sur la période d'étude et sur les pays d'Afrique de l'Ouest sélectionnés ont été rassemblées dans un unique fichier appelé stacklayer (qui est un « empilement » de toutes les couches). Chaque couche raster de ce fichier correspond donc à huit jours de mesure de l'indice. Les couches ont été géoréférencées dans la projection WGS 84 UTM 29 N, en accord avec celle du projet.

## II. Analyse descriptive du jeu de données issu de la télémétrie Argos des chauves-souris *Eidolon helvum*

Dans un travail préliminaire, une manipulation de la base de données initiale (voir Matériels et Méthodes, Partie I, A.) a été menée avec le logiciel Excel. Elle a pour unique but de décrire les données, qui comportent alors les points de localisation des trois chauves-souris, la date et l'heure d'émission du signal, la classe de précision du signal, les coordonnées du point, le type de point (journée correspond à un site dortoir et nuit correspond à un site alimentaire), le type large d'habitat occupé pour chaque point (extrait à partir de la carte d'occupation des sols Copernicus), l'adéquation avec la vue obtenue sous Google Earth Pro (codé 1 si l'habitat observé sur Google Earth Pro est similaire à l'habitat extrait, 0 sinon) et le pays concerné.

Les résultats seront présentés sous forme de tableaux de synthèse et de figures. Ces statistiques permettent de décrire l'échantillon de base.

Les axes suivants ont été étudiés et ont permis de faire l'inventaire des données disponibles à inclure dans le travail de modélisation réalisé par la suite :

- Etude des points émis selon la classe de précision du message Argos émis (0, 1, 2 ou 3)
- Etude du type de points selon l'heure de l'émission du message : cette étude a permis de caractériser les points de localisation correspondant à des sites dortoirs (lorsque le point est émis durant la journée) ou à des sites de recherche alimentaire (lorsque le point est émis durant la nuit)
- Etude de la répartition des chauves-souris selon le type d'habitat occupé
- Etude des pays traversés durant la période de suivi des chauves-souris.

## III. Modélisation de la distribution de l'espèce pour comprendre le comportement de sélection d'habitat au niveau des sites dortoirs

Dans un second temps, un travail de modélisation a été effectué. Il porte sur l'étude du comportement de sélection des sites dortoirs. Pour ce faire, le travail a été mené à partir de la base de données initiale, épurée avec uniquement les points de localisation de classe 3 (le plus précis) émis en journée (donc durant la période de repos). La modélisation est un outil de choix afin de comprendre et de prédire le comportement de sélection d'habitat de l'espèce. Ici, elle est essentiellement employée pour le comprendre (un travail de prédiction pourra être effectué ultérieurement). Dans cette étude, le but est de comprendre comment une chauve-souris va sélectionner son prochain site dortoir. Plus précisément, on se demande par quels facteurs environnementaux ce choix va-t-il être influencé ?

## A. Choix du modèle et des variables à inclure

### 1) Les modèles linéaires généralisés

En modélisation de l'habitat et de la distribution des espèces (on parle également de modèles RSF pour Ressources Sélection Fonctions), les modèles linéaires généralisés sont parmi les plus employés (Pearson, 2010 ; Guisan et al. 2017) . Le principe général d'un modèle consiste à expliquer une variable réponse en fonction de variables explicatives et est repris en Annexe 5.

La famille des modèles linéaires généralisés étant large, le choix de la régression utilisée sera détaillé suite à la description des variables à y inclure.

### 2) La variable réponse et les variables explicatives environnementales

Tout d'abord, la variable réponse correspond à la variable que l'on souhaite comprendre par le modèle. Dans le cadre de ce travail, on cherche à comprendre pourquoi un site a été choisi comme site dortoir ou non.

La variable réponse (appelée Case) est donc une variable binaire qui suit une loi binomiale. En effet, elle peut prendre deux valeurs : 1 en cas de présence d'un site dortoir et 0 en cas d'absence de site dortoir. Le tableau 4 présente les variables explicatives à inclure dans le modèle.

Tableau 4: Présentation des variables explicatives à inclure dans le modèle de sélection d'habitat

Variables	Source	Résolution spatiale	Résolution temporelle	Nature de la variable	Nom codé de la variable sous R
<b>EVI moyen</b>	MOD09A1	500 m	8 jours	Quantitative (continue)	EVI_mean
<b>MNDWI moyen</b>	MOD09A1	500 m	8 jours	Quantitative (continue)	MNDWI_mean
<b>% pixels &gt; 0.8 (EVI)</b>	MOD09A1	500 m	8 jours	Quantitative (continue)	pourc_EVI_seuil
<b>% pixels &gt; (-0.3) MNDWI</b>	MOD09A1	500 m	8 jours	Quantitative (continue)	pourc_MNDWI_seuil
<b>% surface cultivée</b>	Copernicus Global Land Service	100 m	Annuelle	Quantitative (continue)	pourcentage_urb
<b>% surface urbanisée</b>	Copernicus Global Land Service	100 m	Annuelle	Quantitative (continue)	pourcentage_cult
<b>Habitat dominant occupé (sur le buffer)</b>	Copernicus Global Land Service	100 m	Annuelle	Qualitative (catégorielle)	hab_dom
<b>Habitat occupé (au point central de roost)</b>	Copernicus Global Land Service	100 m	Annuelle	Qualitative (catégorielle)	hab_cent

Afin d'optimiser l'utilisation des indices environnementaux EVI et MNDWI, deux types de variables ont été créées. Une première porte sur la valeur moyenne de chaque indice, et une seconde correspond au pourcentage de pixels supérieurs à des valeurs seuils. Pour le EVI, la valeur seuil au-dessus de laquelle la végétation est caractérisée comme très dense est 0.8 (Huete et al., 1999). Pour le MNDWI, la valeur seuil au-dessus de laquelle la présence d'eau est détectée est -0.3 (Ledien et al., 2017). Pour les variables qualitatives, trois catégories sont définies : construction / sauvage / cultures.

L'inclusion des variables explicatives repose sur les hypothèses suivantes :

- EVI (moyen et seuil) : Les chauves-souris migrent et changent de sites dorts afin de disposer de ressources alimentaires plus abondantes, vers des zones où l'on observe un verdissement du couvert végétal (où l'EVI est augmenté). Cette variable teste donc l'abondance des ressources alimentaires au site suivant.
- MNDWI (moyen et seuil) : Le verdissement de la surface et notamment du Sahel est précédé d'une augmentation de l'humidité et de la présence en eau (le verdissement se produisant après la saison des pluies).
- Pourcentage de surface urbanisée : Les chauves-souris présentent un attrait pour les zones urbaines et sélectionnent un site dortoir à proximité de ressources alimentaires humaines, comme les plantations
- Pourcentage de surface cultivée : Les chauves-souris sont attirées par les zones situées à proximité de ressources alimentaires abondantes, comme les cultures.
- Habitat occupé au point central du site dortoir : les chauves-souris choisissent des sites de roosting à proximité des villes ou villages.
- Habitat occupé dominant : Les chauves-souris choisissent un site dortoir à proximité des cultures (pour garantir une sécurité et l'abondance de ressources alimentaires)

### 3) Application : la régression logistique binaire

En raison de la nature de la variable réponse (binaire et suit une loi binomiale), la régression logistique a été choisie. Ce modèle fait appel à une fonction lien appelée Transformée logistique. Ce modèle appartient à la famille des modèles linéaires généralisés. On utilise la transformée logistique suivante :

$$\text{logit}(P(x)) = \ln\left(\frac{P(x)}{1-P(x)}\right) = \beta_0 + \beta_1x_1 + \beta_2x_2 + \dots + \beta_kx_k$$

- $\beta_i$  correspond aux paramètres estimés pour chaque variable  $x_i$ .

## B. Préparation de la base de données

### 1) Sélection des points correspondant aux sites dortoirs

Les points retenus pour l'étude de la sélection des sites dortoirs à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest sont des points émis en journée, entre 6h et 18h. On fait l'hypothèse que durant la nuit, les CS sont en recherche alimentaire dans une zone autour du site dortoir, et qu'elles reviennent se percher en journée pour se mettre au repos. Seuls les points dont la classe de précision vaut 3 ont été sélectionnés (erreur estimée < 250 m), les autres points classés 0, 1 ou 2 étant jugés trop peu précis.

### 2) Regroupement (clustering) des points pour définir des sites d'arrêt par la méthode DBSCAN

La méthode standardisée sélectionnée est la méthode Density-Based Spatial Clustering of Applications with Noise : il s'agit de regrouper les points proches les uns des autres en fonction d'une mesure de distance (STHDA, 2021). Elle a été appliquée sur le logiciel R avec les packages `cluster` et `spatstat` et prend deux paramètres en entrée : 250 mètres qui sont la distance à laquelle deux points sont considérés proches, et le nombre minimum de points pour former un cluster fixé à 3. Cette méthode présente l'avantage d'identifier tous les types de clusters (pas seulement circulaires) et d'identifier les valeurs de points aberrantes.

Ainsi, à partir des points localisés comme étant des sites dortoirs, cette méthode de regroupement a été appliquée, afin d'obtenir des clusters correspondant au site dortoir. En pratique, après l'identification des clusters, les coordonnées du centroïde du site dortoir ont été obtenues en calculant le barycentre des coordonnées des points inclus dans le cluster (pas de pondération dans ce cas).

### 3) Génération de points de pseudo-absence pour enrichir la base de données

Le modèle de régression logistique nécessite des points de présence et d'absence (Guisan et al., 2017). En effet, la variable réponse du modèle se base sur des cas de présence et d'absence (non-présence) de site dortoir. Cela signifie que des points dans la zone géographique étudiée sont échantillonnés et traités comme des endroits où l'espèce d'intérêt est absente (Barbet-Massin et al., 2012). La génération de ces points, dits de pseudo-absence, a été faite avec le logiciel R.

### (i) L'espace disponible

En Afrique de l'Ouest, il faut tout d'abord définir la zone dans laquelle générer ces points. Il s'agit de la zone autour du site dortoir dans laquelle elle ira sélectionner son prochain site dortoir. On choisit un espace de 300 km. En effet, les CS peuvent voler jusqu'à 97 km par nuit (Randhawa et al., 2020). Au minimum, le temps passé entre deux sites dortoirs identifiés est de 3 jours. Il a donc été déduit que les chauves-souris peuvent parcourir au moins 300 km entre deux sites d'arrêt.

### (ii) La distribution de l'espèce : choix d'une distribution circulaire exponentielle bivariée

Une possibilité serait de générer des points aléatoirement sur l'ensemble de l'Afrique de l'Ouest (elle sera investiguée ultérieurement dans la poursuite du stage). Toutefois, *Eidolon helvum* étant des « central-place foragers » (voir Revue Bibliographique, Partie II. B.), il a été supposé qu'elles choisissent un site dortoir proche du précédent et non aléatoirement sur le continent. De ce fait, il a été choisi de générer les points dans un espace avec une contrainte de recherche alimentaire proche d'un point central. Comme dans l'article de Monsarrat et al., une distribution circulaire exponentielle bivariée pour générer l'espace disponible a été appliquée (Monsarrat et al., 2013).

### (iii) Le nombre de points à générer

Suite à une recherche dans la littérature, le ratio de points à générer est de 10 pseudo-absences pour 1 point de présence (Barbet-Massin et al., 2012). Afin d'obtenir un nombre d'observations conséquents dans le jeu de données, des essais ont été réalisés avec le logiciel R, en augmentant ce ratio par tranche de 10 et en observant la distribution des points générés (très hétérogène avec un ratio de 10). Il a donc été convenu que 100 points de pseudo-absence seraient générés par point de présence.

## 4) Extraction d'informations au niveau des points d'intérêt et obtention d'une base de données enrichie des données environnementales

Comme précédemment, l'extraction des données aux points de localisation d'intérêt a été réalisée avec la fonction `extract()`. Cette fonction permet l'extraction de l'information en un point donné, mais des fonctions peuvent y être appliquées. Il est notamment possible d'extraire les valeurs de tous les pixels, dans une zone de tampon (appelée `buffer`) donnée. La longueur du rayon du `buffer` peut être modifiée en paramètre. La fonction renvoie alors un data frame contenant les valeurs de chaque pixel contenu dans la zone. Également, il est possible de paramétrer la fonction afin d'obtenir une valeur moyenne sur la zone donnée. Toutes les valeurs des pixels se

trouvant dans le buffer sont extraites, la moyenne est calculée et renvoyée sous forme de valeur unique par buffer (RDocumentation, 2021).

#### (i) Au niveau des centroïdes des sites dortoirs

Les données d'occupation des sols ont été extraites au niveau du point central des sites dortoirs identifiés, à l'aide de la fonction `extract()`.

#### (ii) Sur un buffer de 26,5 km pour caractériser l'espace autour du site dortoir

Les données environnementales ont également été extraites sur l'ensemble d'une zone tampon. Elles concernent les variables précédemment présentées dans le tableau 4. Dans un premier temps, une zone tampon de 26.5km de rayon a été étudiée. En effet, la distance moyenne maximale de recherche alimentaire (foraging) parcourue en une nuit est d'environ 26.5 km (Fahr et al., 2015 ; Calderón-Capote et al., 2020).

#### (iii) Sur un buffer de 5 km pour caractériser l'environnement proche

Les mêmes extractions ont ensuite été réalisées sur une plus petite zone tampon, en fixant une valeur arbitraire de 5 km de rayon, dans le but de caractériser l'environnement très proche du site dortoir. En effet, il est rapporté que les chauves-souris se déplacent localement entre 3.5 et 36,7 km (Fahr et al., 2015) et cette valeur est donc proche de la borne inférieure citée.

### 5) Etude de la corrélation entre les variables

Une fois toutes les variables environnementales extraites, la base de données est prête, composée de lignes d'observation et des colonnes correspondant aux variables (une colonne avec la variables réponse et les autres avec les variables explicatives). Avant d'élaborer un modèle de régression logistique, il est conseillé d'étudier le niveau de corrélation entre les variables. Si les variables sont trop corrélées, une seule variable sera incluse dans le modèle. En effet, l'absence de multicolinéarité est une condition requise dans la régression logistique.

#### (i) Obtention d'un corrélogramme avec les variables numériques

Il s'agit d'une analyse bivariée pour étudier la corrélation entre les variables deux à deux. Si la corrélation est supérieure à 0.8, les variables sont considérées comme trop fortement corrélées. Le corrélogramme se limite aux données quantitatives uniquement, et s'obtient avec la fonction `cor()` dans le logiciel R.

## (ii) Utilisation du package `pca.mix` pour l'analyse factorielle des données mixtes entre variables quantitatives et qualitatives

Les variables à inclure dans le modèle étant à la fois qualitatives et quantitatives, il est plus judicieux d'effectuer une analyse mixte, qui étudiera la corrélation entre toutes les données. Le package `pcq.mix` a été utilisé dans le logiciel R. Cette analyse s'applique comme une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur les variables quantitatives et comme une Analyse des Correspondances Multiples (ACM) sur les variables qualitatives.

### C. Formulation du modèle maximal sans interaction

Avec le logiciel R, la fonction `glm()` permet de calculer une grande variété de modèles statistiques. La régression logistique s'obtient en indiquant l'argument `family=binomial(logit)`.

Suite au retrait des variables présentant une trop forte corrélation, le modèle maximal sans interaction est formulé grâce à cette fonction. Le modèle maximal correspond au modèle faisant intervenir toutes les variables retenues dans l'étude. Son Critère d'Information d'Akaike (AIC) ainsi que l'estimation de ces coefficients peuvent être obtenus avec la fonction `summary()`.

### D. Sélection du modèle

La sélection de modèle est une étape importante dans la modélisation. Elle vise à sélectionner le meilleur modèle, c'est-à-dire le modèle le plus parcimonieux qui maximise la vraisemblance. La parcimonie est la volonté de décrire les objets avec le plus petit nombre de paramètres possible (Guisan et al., 2017). Cette sélection peut se faire de différentes manières : par la méthode pas à pas descendante, pas à pas ascendante ou basée sur des critères d'information. Dans cette étude, la sélection du modèle se base sur le Critère d'Information d'Akaike.

#### 1) Basée sur le critère d'information d'Akaike : utilisation du package `glmulti`

Le meilleur modèle est celui qui minimise l'AIC. Le critère d'information d'Akaike s'applique au modèle par la méthode du maximum de vraisemblance : il s'agit d'un compromis entre le biais, qui diminue avec le nombre de paramètres libres, et la parcimonie.

$$AIC = -2\log L + 2p$$

- Avec  $L = \log$ -vraisemblance et  $p =$  nombre de paramètres du modèle

Le package `glmulti` a été utilisé dans le logiciel R pour permettre d'effectuer cette sélection. La fonction calcule toutes les combinaisons possibles de modèles ainsi que leur AIC. Il est aussi possible de faire afficher l'importance de chaque variable dans la procédure de sélection. Pour chaque variable, la valeur de l'importance est calculée par la somme des poids de cette variable divisée par les probabilités des modèles dans lesquels elle apparaît (Calcagno & Mazancourt, 2010).

## 2) Ajustement du modèle aux données : test des résidus de Pearson

Ce test sert à déterminer la qualité d'ajustement du modèle aux données afin de valider le modèle. On pose l'hypothèse nulle que le modèle ajuste correctement les données. La statistique du test suit une loi du  $\chi^2$ .

## E. Interprétation des résultats du modèle

### 1) Etude des odds ratios

Une fois le test d'ajustement réalisé, les coefficients du meilleur modèle sont affichés avec la fonction `summary()`. Les rapports de côtes (appelées odds ratios) sont obtenus à l'aide la fonction `ggcoef_model()`. Les odds ratios sont calculés à partir des paramètres estimés  $\beta$  puis comparés à 1.

$$Odds\ ratio = \exp^{\beta k}$$

Un odds ratio de 1 signifie l'absence d'effet. Un odds ratio largement supérieur à 1 correspond à une augmentation du phénomène étudié et un odds ratio largement inférieur à 1 correspond à une diminution du phénomène étudié.

### 2) Etude des effets marginaux

L'effet marginal permet de montrer l'influence d'une variable sachant que toutes les autres variables ont été fixées à une valeur moyenne. Ils ont été calculés à l'aide du package `emmeans`.

### 3) Evaluation du modèle (non réalisée à ce jour)

Il est fréquent de garder 20 % des données du jeu sur lequel on travaille, afin d'évaluer le modèle (Guisan et al., 2017). Elle n'a pas été réalisée dans le cadre de cette étude. Au regard du faible nombre de sites dortoirs identifiés, ce retrait de données dites « tests » auraient considérablement amoindri le jeu de données sur lequel faire tourner le modèle. Toutefois, elle demeure indispensable dans le cadre de la modélisation linéaire généralisée, et pourra être réalisé si le jeu de données est enrichi suite à une future mission.

#### F. Prédiction de la distribution des sites dortoirs des CS à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest (non réalisée à ce jour)

Des prédictions peuvent être avancées par le modèle. Toutefois, en raison du faible nombre d'informations et du ratio points de pseudo-absence / points de présence, elle n'a pas été menée dans cette étude. Les prédictions se basent sur les variables retenues dans la sélection du meilleur modèle. Ce travail pourrait être réalisé a posteriori, suite à l'inclusion de nouvelles variables pour agrémenter le modèle. On utilisera la fonction `predict()` du package `glmulti`.

# RESULTATS

## I. Regards sur les outils

Trois chauves-souris *Eidolon helvum* ont été suivies dans le temps et dans l'espace, à partir du 1<sup>er</sup> janvier 2020. Leurs déplacements à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest ont été visualisés sur le logiciel Google Earth Pro et sont présentés par les figures 4, 5 et 6.



Figure 4 : Visualisation des déplacements de la chauve-souris 45870 en Afrique de l'Ouest (logiciel Google Earth Pro)

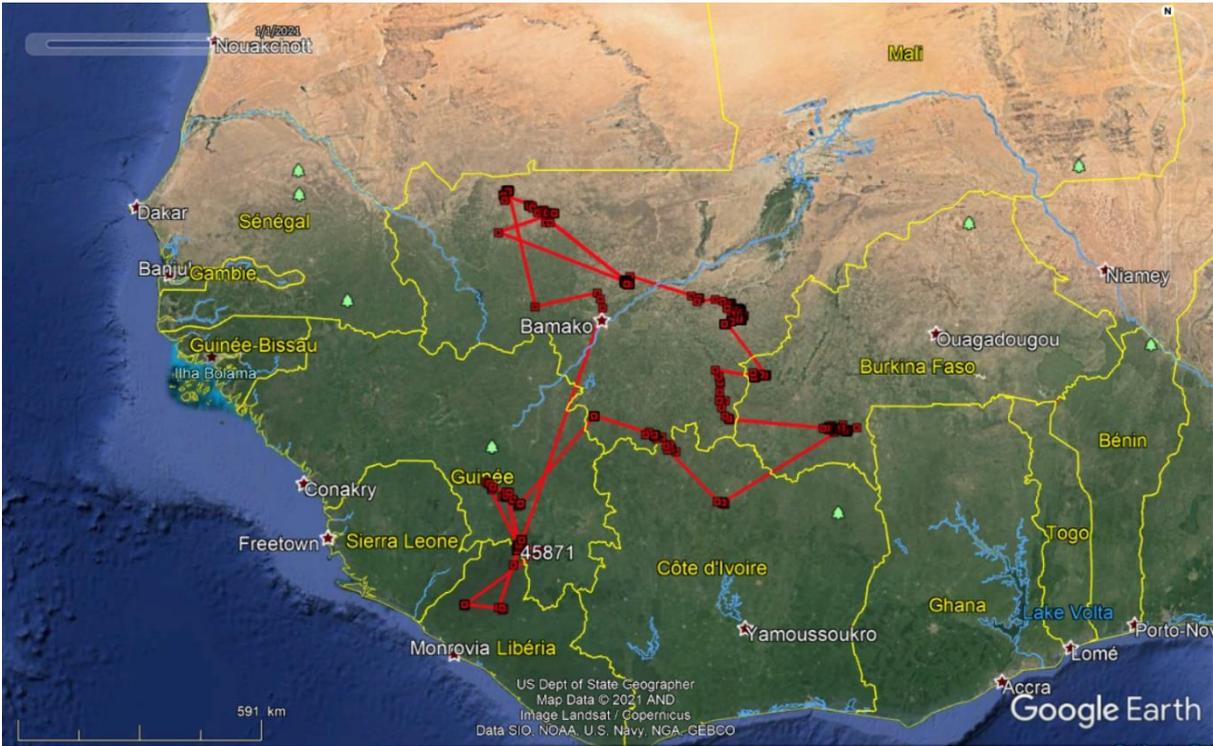


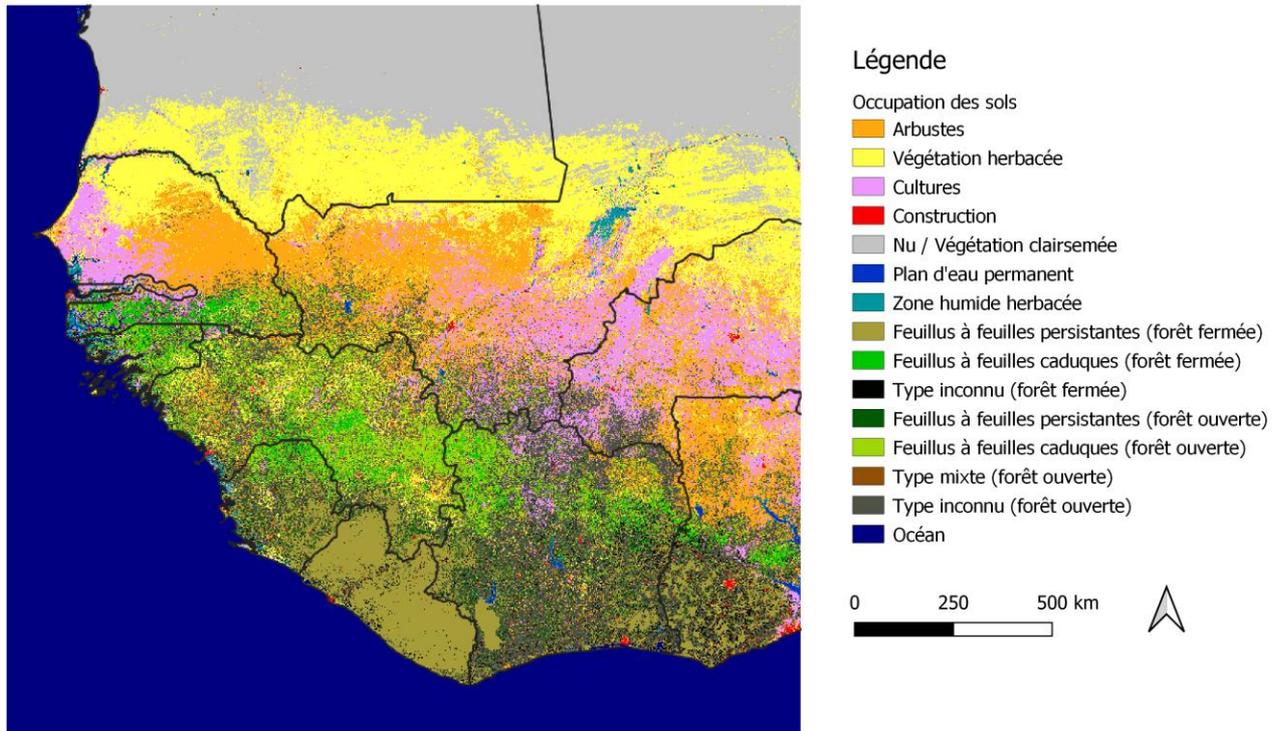
Figure 5 : Visualisation des déplacements de la chauves-souris 45871 en Afrique de l'Ouest (logiciel Google Earth Pro)



Figure 6 : Visualisation des déplacements de la chauves-souris 45897 en Afrique de l'Ouest (logiciel Google Earth Pro)

La carte d'occupation des sols Copernicus est présentée en figure 7, elle couvre l'ensemble de la zone où les chauves-souris ont migré durant l'étude.

### Carte d'occupation des sols de l'Afrique de l'Ouest (2019)



Source : Copernicus Global Land Service, disponible sur : <https://land.copernicus.eu/global> [en ligne]

Juliette Reynier, 2021

Figure 7 : Carte d'occupation des sols de l'Afrique de l'Ouest

Afin d'illustrer l'évolution de l'indice de végétation EVI, une série temporelle est présentée sous forme de diagramme en Annexe 6 (A). Elle est issue d'un point localisé au nord du Mali, afin de mettre en évidence le verdissement du Sahel. En effet, l'indice EVI est maintenu élevé tout au long de l'année, bien qu'une diminution s'observe sur les mois de juillet et août, correspondant à la saison des pluies. Il reste largement supérieur à 0.7 et témoigne donc d'une végétation dense. L'évolution de l'indice d'eau MNDWI est également présentée an Annexe 6 (B) pour ce même point.

## II. Analyse descriptive du jeu de données issu de la télémétrie Argos des chauves-souris *Eidolon helvum*

### A. Présentation de l'échantillon

Un premier travail a consisté en l'analyse descriptive des données issues de la base de données initiale. Elle comporte 778 observations et 7 colonnes correspondant aux variables énoncées dans la partie Matériels et Méthodes, Partie II. La répartition des points de localisation Argos est donnée dans la figure 8.

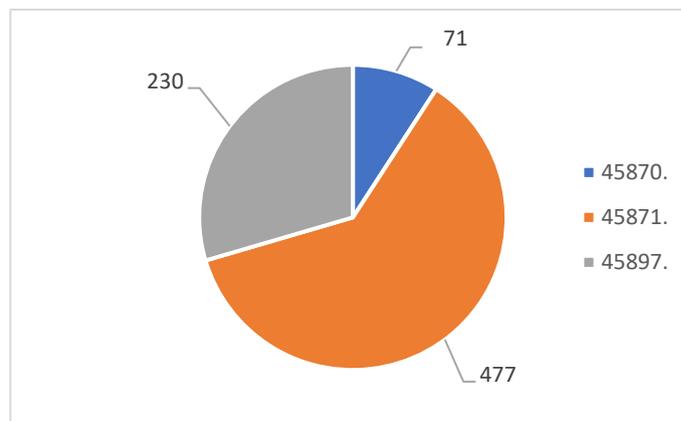


Figure 8: Nombre de points Argos émis durant la durée de l'étude par chauve-souris

La chauve-souris 45871 est celle dont la balise a le plus émis durant la durée de l'étude. La durée d'émission des différentes balises, présentée par la figure 9, montre que les balises solaires des chauves-souris 45870 et 45897 ont été perdues au cours de l'étude.

	2020												2021		
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
CS 45870			10-mars			05-mai									
CS 45871			09-mars											15-mars	
CS 45897			08-mars											19-déc	

Figure 9: Chronologie de l'émission des balises solaires par chauve-souris

### B. Etude de la classe de précision des messages Argos émis

La répartition des points de localisation selon la classe de précision du message émis est présentée par la figure 10. La classe 3 étant la plus précise (erreur estimée < 250m). Afin de compléter ce résultat, un tableau de proportion a été construit en Annexe 7.

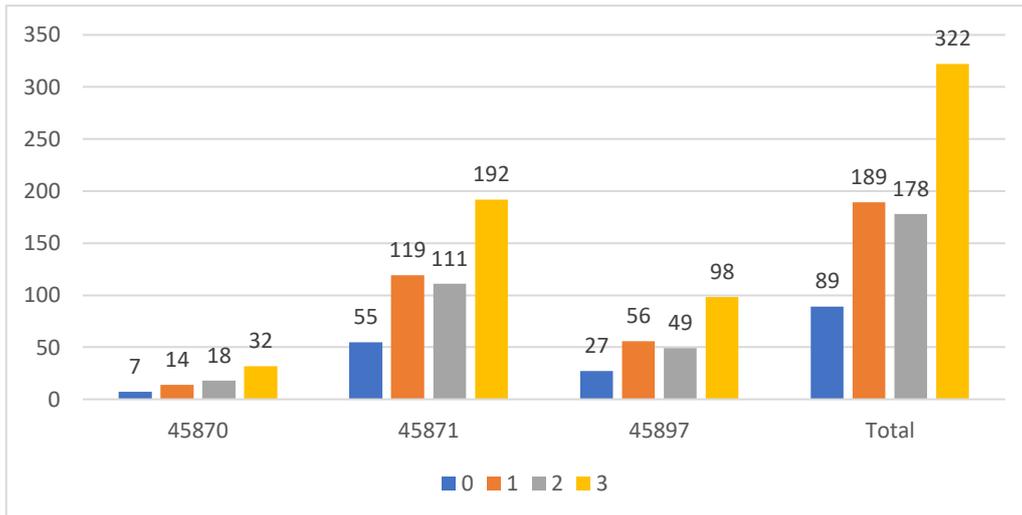


Figure 10: Répartition des points de localisation selon la classe de précision par chauve-souris

Globalement, les points de classes 3 sont majoritaires dans la répartition : 45.07% des points émis par la chauve-souris 45870, 40,25% des points émis par la chauve-souris 45871 et 42.61% des points émis par la chauve-souris 45897.

### C. Etude du type de points selon l'heure d'émission du message

Il est considéré que les points émis entre 6h et 18h correspondent à des points de roosting (repos) et les points émis entre 18h et 6h correspondent à des points de foraging (recherche alimentaire). Les données, illustrées par la figure 11, sont donc plus conséquentes en nuit qu'en journée.

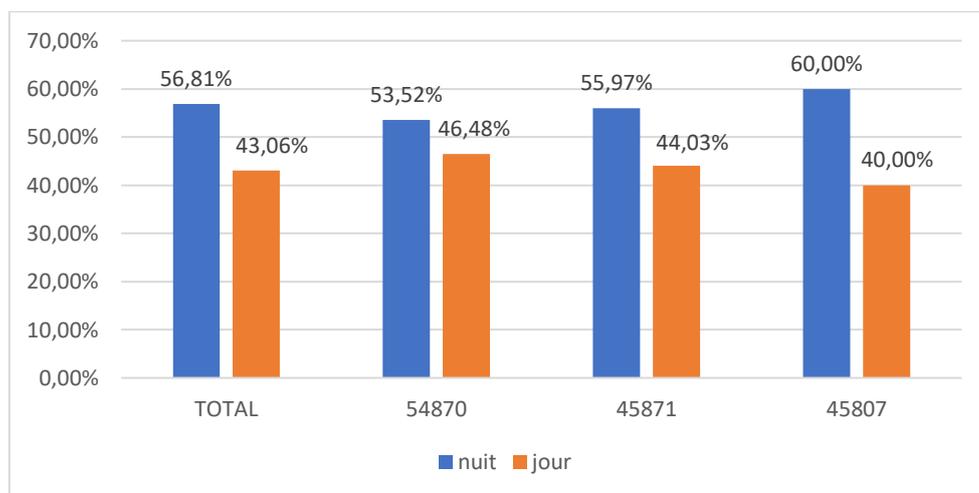


Figure 11: Proportions des points émis en journée (activité de repos) et émis en nuit (activité de recherche alimentaire) par chauve-souris

## D. Etude de la répartition des chauves-souris selon le type d'habitat

Les taux de présence par chauves-souris en fonction de la catégorie d'habitat occupé (construction / cultures / sauvage) sont donnés par la figure 12. L'habitat « sauvage » est le plus occupé pour les chauves-souris 45870 et 45897. L'habitat « cultures » est le plus occupé pour la chauve-souris 45871.

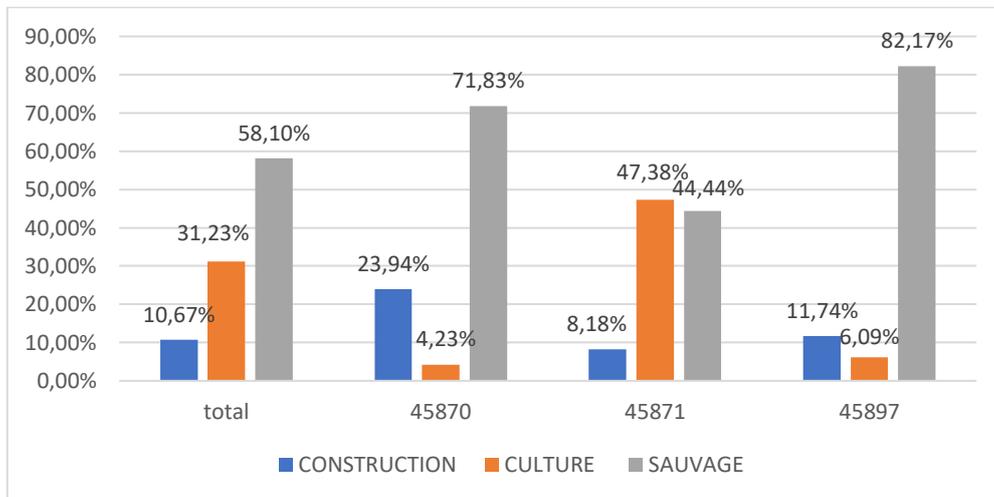


Figure 12: Taux de présence des chauves-souris selon la catégorie d'habitat occupé

## E. Etude des pays traversés

A titre informatif, la répartition des pays traversés durant le suivi Argos des chauves-souris est donnée en Annexe 8.

## III. Modélisation de la distribution de l'espèce pour comprendre le comportement de sélection d'habitat au niveau des sites dorts

### A. Sélection des points correspondant aux sites dorts et regroupement par la méthode DBSCAN

Pour chaque chauve-souris, la répartition des points de roosting sélectionnés (classe de précision 3 et ayant été émis en journée) est présentée en Annexe 9.

L'application de la méthode DBSCAN a permis de regrouper les points précédents afin d'identifier des sites dorts. Leur répartition est présentée par chauves-souris dans l'Annexe 10. Au final, ce sont 29 sites dorts qui ont été identifiés à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest.

## B. Etude de la corrélation entre les données

Le corrélogramme obtenu par analyse bivariée sur l'ensemble des variables quantitatives a montré une forte corrélation entre certaines variables comme présenté par la figure 13 (le seuil de corrélation étant fixé à 0.8).

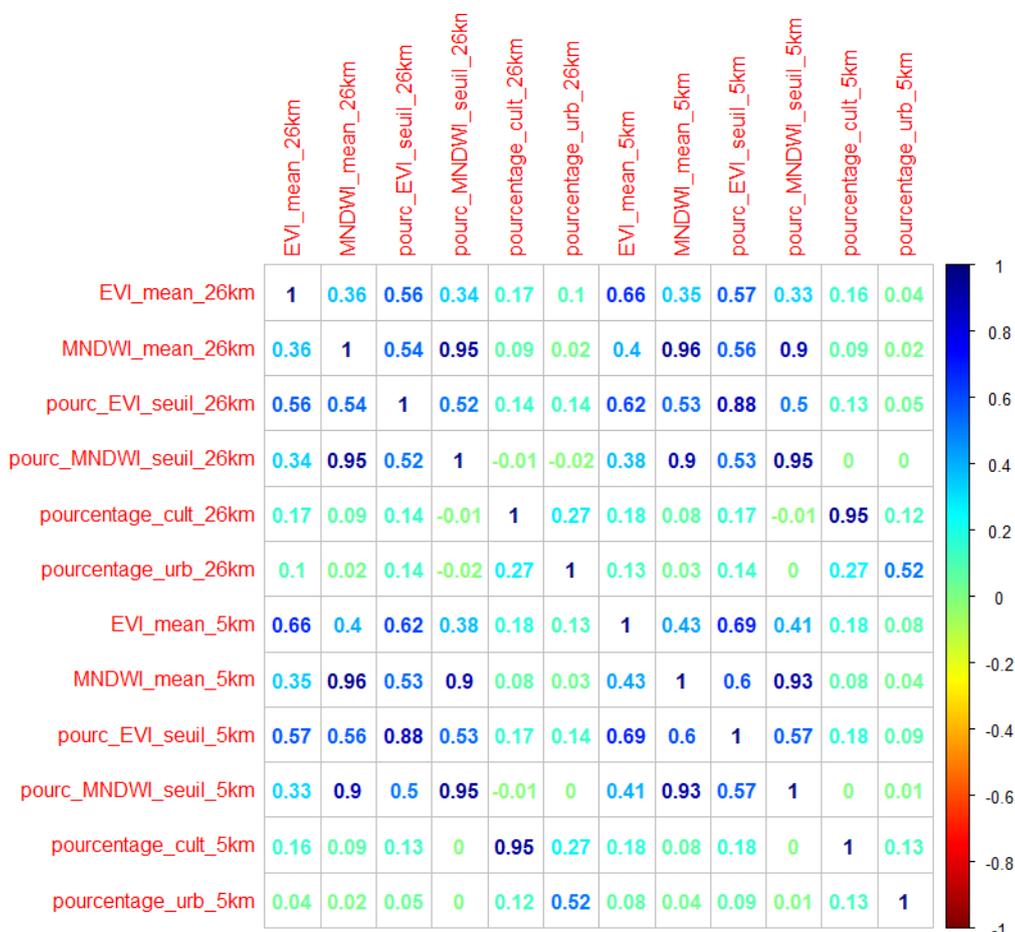


Figure 13 : Corrélogramme obtenu par analyse bivariée menée sur l'ensemble des variables quantitatives

Les résultats de l'analyse sur données mixtes (quantitatives et qualitatives) appliquant une Analyse des Composantes Principales (ACP) pour les données quantitatives et comme une Analyse Factorielle des Correspondances (ACM) pour les données qualitatives sont présentés en Annexe 11. Dans un souci de présentation, les données portant sur 26,5 km sont présentées séparément de celles sur 5 km.

Les variables suivantes ont donc été supprimées :

- hab\_cent\_5 km : il s'agit de la même variable que hab\_cent\_26km
- pourc\_MNDWI\_seuil\_26km, pourc\_MNDWI\_seuil\_5km et MNDWI\_mean\_5km : elles sont trop corrélées à MNDWI\_mean\_26km (respectivement 0.95, 0.96, 0.9)
- pourc\_EVI\_seuil\_5km : elle est trop corrélée à pourcentage\_EVI\_seuil\_26km (0.88)
- pourcentage\_cult\_5km : elle est trop corrélée à pourcentage\_cult\_26km (0.95)

### C. Formulation du modèle maximal sans interaction

Le modèle maximal sans interaction se présente comme suit :

```
Case ~ EVI_mean_26km + MNDWI_mean_26km + pourc_EVI_seuil_26km +  
hab_cent_26km + hab_dom_26km + pourcentage_cult_26km + pourcentage_urb_26km +  
EVI_mean_5km + hab_dom_5km + pourcentage_urb_5km
```

Son AIC est de 331.3.

### D. Sélection du modèle

#### 1) Basée sur le Critère d'Information d'Akaike (AIC) avec le package glmulti

Le meilleur modèle renvoyé par la fonction est : Case ~ 1+ pourc\_EVI\_seuil\_26km + hab\_dom\_5km. Son AIC vaut 315.94. Il est suivi du modèle : Case ~ 1 + hab\_dom\_5km dont l'AIC vaut 316.29. La différence entre les deux AIC étant inférieure à 2, les deux modèles peuvent être considérés comme équivalents. Les poids des différentes variables dans la sélection du modèle sont illustrés en Annexe 12. Seule la variable hab\_dom\_5km a un poids supérieur à 80%.

Les coefficients estimés du deuxième meilleur modèle sont donnés en Annexe 13. Par la suite, seuls les résultats issus du premier meilleur modèle seront présentés.

#### 2) Adéquation du modèle : test de la qualité d'ajustement basé sur les résidus de Pearson

Pour valider le modèle, on détermine la qualité d'ajustement du modèle aux données. La statistique du test suit une loi du  $\chi^2$ . L'hypothèse nulle étant que le modèle est adéquat. La p-value obtenue vaut 0.9768 et est donc supérieure à 0.05. Donc on

ne rejette pas l'hypothèse nulle que le modèle est adéquat (et ajuste donc correctement les données).

## E. Résultats du meilleur modèle

### 1) Etude des coefficients, des odds-ratios et de leurs intervalles de confiance

Les différents coefficients issus du modèle sont présentés dans le tableau 5. La variable hab\_dom\_5km (habitat dominant dans une zone tampon de 5 km de rayon) a une influence significative sur la distribution observée.

Tableau 5: Résultats des coefficients estimés issus du GLM réalisé dans R

Variables	Estimateur	Erreur standard	Z value	Pr(> z )
(Intercept)	-4.65334	0.26029	-17.878	< 2e – 16 ***
hab_dom_5km construction	4.473292	0.98460	4.807	1.53e – 06 ***
hab_dom_5km cultures	0.75730	0.41327	1.832	0.0669 .
Pourc_EVI_seuil_26km	-0.01054	0.00735	-1.434	0.1517

- NB : 0 « \*\*\* » 0.001 « \*\* » 0.01 « \* » 0.05 « . » 0.1 « » 1

Les odds ratios et leurs intervalles de confiance à 95% sont présentés de manière exhaustive dans le tableau 6.

Tableau 6 : Odds-ratios et intervalles de confiance issus à 95% issus du GLM réalisé avec R

Variables	Odd Ratio	Intervalle de confiance à 95%
(Intercept)	9.5297 e-03	[0.0055 – 0.01535]
Hab_dom_5km construction	1.1363 e +02	[13.6073 – 806.0503]
Hab_dom_5km cultures	2.1325 e+00	[0.9058 – 4.6776]
Pourc_EVI_seuil_26km	9.8951 e-01	[0.9738 – 1.0027]

Une représentation graphique des résultats est donnée par la figure 14. La variable pourc\_EVI\_seuil\_26km (pourcentage de pixels dont l'indice EVI est supérieur au seuil 0.8 dans une zone tampon de 26.5km) n'a pas d'influence significative. En revanche, concernant la variable hab\_dom\_5km, l'intervalle de confiance de l'odd ratio issu de la catégorie « construction » diffère significativement de 1. Cette catégorie possède donc une influence significative sur la distribution observée : l'habitat « construction » est plus sélectionné par rapport à l'habitat de référence utilisé (« sauvage » ici).

Les sites dotoirs des chauves-souris *Eidolon helvum* se concentrent dans les zones urbanisées (villages ou villes) et leurs sites dotoirs ne se trouvent pas particulièrement dans des espaces cultivés.

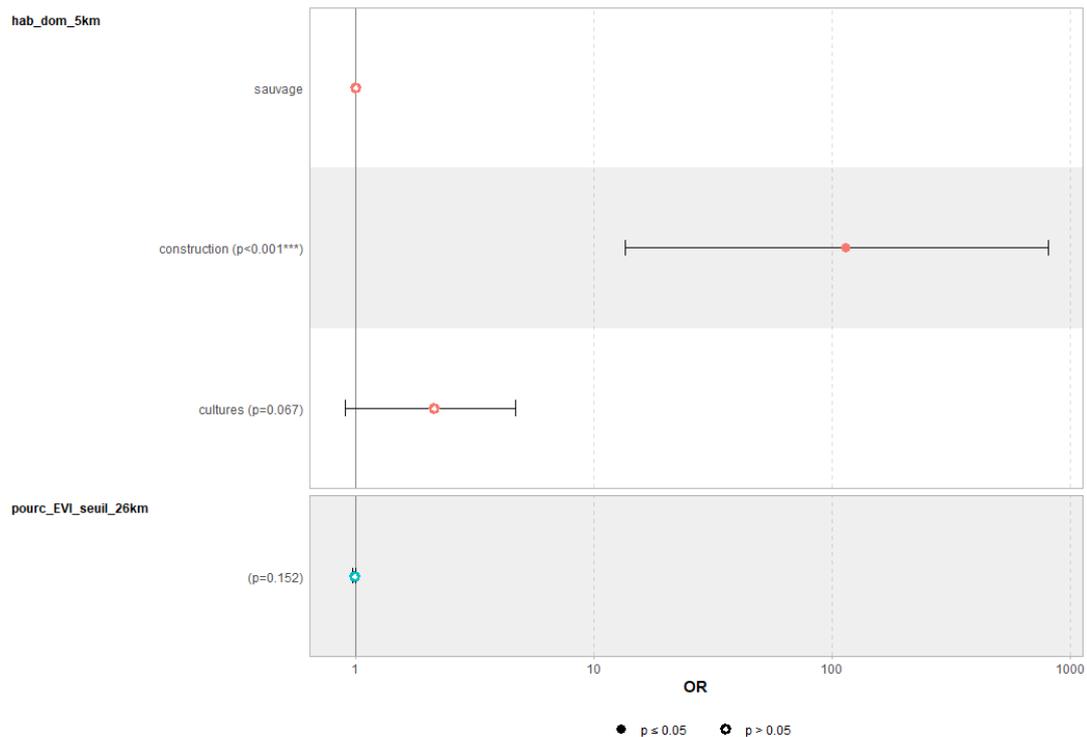


Figure 14: Odds-ratios et intervalles de confiance à 95% du meilleur modèle.

## 2) Etude des effets marginaux

Les effets marginaux ainsi que leurs intervalles de confiance à 95% sont présentés de manière exhaustive par le tableau 7. Ici, c'est l'effet de la variable `hab_dom_5km` qui est étudié, en fixant la variable `pourc_EVI_seuil_26km` à une valeur moyenne.

Tableau 7 : Effets marginaux de la variable habitat dominant dans une zone tampon de 5 km issus du GLM réalisé avec R

Hab_dom_5km	Emmeans	z. ratio	p. value
construction	-0.17	-0.181	0.8566
cultures	-4.15	-12.304	< 0.0001
sauvage	-4.90	-19.958	< 0.0001

Toutefois, la p-value de la catégorie « construction » est largement supérieure à 0.05 rendant l'estimation des effets marginaux peu fiable. L'effet marginal ne peut donc être interprété. Dans le cas où les variables auraient été significatives, un test de comparaison par paires des catégories d'habitat aurait pu être réalisé grâce à la fonction `contrast()`.

# DISCUSSION

## I. Discussion des résultats de modélisation de la distribution d'espèce

L'utilisation de la télémétrie Argos a permis de mettre en évidence différents sites dortsoirs répartis à l'échelle régionale de l'Afrique de l'Ouest.

Les résultats de la régression logistique ont mis en évidence que seule la variable de l'habitat dominant dans une zone de 5 km de rayon a un effet significatif sur la sélection des sites dortsoirs. En effet, les autres variables incluses initialement n'ont pas été retenues dans la sélection du modèle. Concernant les variables correspondant aux indices EVI et MNDWI (moyennes et seuils), cette absence de significativité pourrait s'expliquer par l'échelle utilisée, car cet indice est calculé en effectuant une synthèse de son évolution dans les zones étudiées (zones tampons de 26.5 km et 5 km de rayon). Il est aussi envisageable que l'évolution des indices EVI et MNDWI soient homogènes sur toute la zone d'étude et qu'ils n'influent donc pas sur l'arrivée des chauves-souris sur un nouveau site dortsoir. L'influence de l'abondance des ressources alimentaires, illustrée par un éventuel verdissement des terres (et notamment du Sahel) n'a donc pas pu être vérifié dans cette étude.

Au sein de la variable de l'habitat dominant, la catégorie « construction » est plus sélectionnée que les autres catégories pour établir des sites dortsoirs. Cet effet est donc en faveur de l'hypothèse posée initialement, selon laquelle les chauves-souris ont un attrait pour les zones urbanisées. La présence des chauves-souris *Eidolon helvum* dans des zones urbanisées ou semi-urbanisées est fréquemment décrite dans la littérature (Fahr et al., 2015 ; Randhawa et al., 2020) et les colonies connues et suivies sur l'Afrique de l'Ouest sont situées en plein cœur de villes (D. Thomas & Henry, 2013).

Pour les catégories « sauvage » et « cultures », il était attendu que les chauves-souris soient plus présentes en zones où les ressources alimentaires sont disponibles, c'est-à-dire à proximité des cultures. L'absence d'effet de la catégorie « cultures » pose le constat qu'elles ne sont pas sur-sélectionnées par rapport à l'habitat « sauvage » dans l'établissement des sites dortsoirs. Ceci pourrait découler du fait que le paysage africain est très cultivé. En effet, la majorité du territoire d'Afrique de l'Ouest n'est plus complètement sauvage, et de nombreuses parcelles déboisées agricoles, souvent associées à une habitation, sont réparties de manière homogène sur le territoire. On parle de « human settlements ». Il est donc supposé que les chauves-souris se trouvent en permanence à proximité de cultures. Cette constatation fait suite au travail préliminaire effectué sur Google Earth Pro, où le type de paysage présenté en Annexe 14 est fréquemment rencontré. Depuis une trentaine d'années, l'agriculture ouest-africaine est à un tournant décisif. Les effets conjugués d'une forte hausse de la demande, d'une croissance économique soutenue, des prix agricoles mondiaux plus élevés et d'un environnement politique amélioré ont engendré des conditions les plus propices pour la croissance agricole (Hollinger &

Staatz, 2015).

Il est à noter que dans l'analyse descriptive des données initiales, les points localisés correspondaient majoritairement à des habitats de types « sauvage » et « cultures ». Cette différence peut s'expliquer par le fait qu'il s'agissait de points émis durant la journée et la nuit, incluant donc les activités de recherche alimentaire (ce qui n'est pas le cas de la régression logistique, qui traite de la sélection des sites dorts uniquement).

Ces résultats sont à considérer et sont à intégrer dans la gestion du risque de transmission de pathogènes (dont le virus Ebola). Les habitats construits étant privilégiés pour l'établissement de sites dorts, les chauves-souris se retrouvent donc au contact des populations humaines. De par les pratiques à risque telles que la chasse, la consommation de viande de brousse et la consommation de fruits ou autres aliments potentiellement souillés par des fluides corporels de chauves-souris, l'homme est susceptible de se contaminer au contact de ce réservoir encore mal connu (Mickleburgh et al., 2009). Le risque de transmission de pathogènes vers des animaux domestiques qui circulent sous les sites dorts en étant potentiellement en contact avec les excréments des chauves-souris, est également à présent. *Eidolon helvum* est donc une espèce importante à cibler dans la surveillance de maladies zoonotiques émergentes en raison de son contact particulièrement étroit avec les humains et les populations hôtes, par le partage d'habitat. Ces résultats sont également importants afin de mieux appréhender la gestion du risque de dissémination de pathogènes à l'échelle régionale. Au cours de ces déplacements migratoires, une chauve-souris contaminée dans un pays pourra arriver dans un nouveau pays et participer ainsi à la propagation du pathogène.

L'utilisation du package glmulti a permis de mettre en évidence les deux meilleurs modèles, grâce à une sélection basée sur le Critère d'Information d'Akaike. Leurs AIC diffèrent de 0.35 point. Or pour considérer que deux modèles sont différents, une différence d'AIC de 2 points minimum est attendue (Burnham & Anderson, 2002). Ces deux modèles sont donc équivalents et il serait donc envisageable de favoriser le plus parcimonieux, à savoir le deuxième meilleur modèle. Également, les deux modèles sont emboîtés et un Test du Rapport des Vraisemblances (Likelihood Ratio Test) pourrait être appliqué. Le modèle qui aura la plus grande vraisemblance sera celui qui aura le meilleur ajustement aux données.

## II. Limites de l'étude et de la méthodologie employée

Nous sommes conscients que le modèle de régression logistique employé dans ce travail afin de mieux comprendre le comportement de sélection des sites dorts de l'espèce comporte certaines limites. L'interprétation de ces résultats doit donc se faire avec une grande précaution.

D'une part, la taille de l'échantillon suivi reste faible et un plus grand nombre d'individus permettrait de mieux caractériser leurs déplacements. Sur les cinq balises placées en mars 2019, trois ont émis suffisamment longtemps pour être intégrées à ce travail. La perte des deux autres individus résulte de la perte des colliers, du mauvais fonctionnement des batteries solaires ou de la mort des individus suivis. Également, la question de la représentativité se pose. En effet, l'échantillon est une représentation biaisée lorsque certains sujets de la population ne peuvent pas faire partie de l'échantillon ou y sont sous-représentés. Un biais de sélection apparaît alors dans cette étude, car la capture des chauves-souris préalable à la pose de balises Argos n'est pas un échantillonnage aléatoire. Toutefois, les études portant sur des colonies d'*Eidolon helvum* en Afrique de l'Ouest sont en faveur d'un comportement généralisé chez les chauves-souris. Les colonies se vident et se remplissent régulièrement, en brassant des milliers d'individus ayant une grande tendance à la mobilité, et l'on peut donc supposer que leur comportement de sélection de sites dorts est similaire quel que soit l'individu.

Par ailleurs, il s'agit d'un modèle basé sur des données de présence et d'absence, or les données d'absence employées sont des pseudo-absences générées selon une distribution circulaire exponentielle bivariée. Enfin, le faible nombre d'observations contenues dans l'échantillon n'a pas rendu possible une évaluation du modèle, par cross-validation ou à l'aide d'une courbe ROC (Burnham & Anderson, 2002).

D'autre part, des variables supplémentaires portant sur l'écologie de l'espèce sembleraient intéressantes à étudier et à intégrer au modèle afin de comprendre leur effet sur la distribution de l'espèce.

Il s'agit notamment d'étudier les interactions entre le réservoir chauves-souris et des espèces sensibles (singes vervets, primates non-humains, céphalophes, rongeurs) qui demeurent primordiales dans l'écologie de la maladie à virus Ebola (Randhawa et al., 2020). Également, le sexe et le poids des individus semblent avoir un impact sur les mouvements migratoires et donc sur la sélection de sites dorts. Pour les variables environnementales, l'étude de la pluviométrie et l'altitude pourraient aussi être envisagées. Enfin, une étude sur la génétique des populations pourrait compléter ce travail afin de mieux appréhender les conséquences des migrations sur les populations d'*Eidolon helvum*. (Marí Saéz et al., 2015).

L'utilisation de la télémétrie Argos présente l'avantage de suivre les individus sur de longues distances sans se préoccuper de la collecte des données car elles sont mises à disposition par les centres Argos et sont accessibles partout dans le monde. Toutefois, la faible précision des données pouvant parfois atteindre plus de 1500 m d'incertitude, rend la télémétrie GPS complémentaire à ce genre de travail. La technologie GPS aurait notamment permis d'étudier le comportement de sélection de l'habitat à une échelle plus locale, en s'intéressant aux déplacements réalisés dans le cadre de leur recherche alimentaire, afin d'identifier les zones à risque à l'interface avec les populations humaines. Comme dans une étude menée au Cambodge sur des chauves-souris *Pteropus lylei*, des suivis GPS permettraient d'apporter des informations sur les lieux visités durant la recherche alimentaire et sur la probabilité de

retourner sur un site dortoir donné ou sur un site de recherche alimentaire donné (Schloesing et al., 2020).

L'annulation de la mission de terrain initialement prévue en Guinée a perturbé la réalisation de ce travail. Premièrement, seules des données Argos ont été disponibles pour l'étude, et très peu d'individus ont pu y être inclus. De ce fait, une redirection du travail a été effectuée en début de stage, et l'étude de la sélection des sites dortoirs a été privilégiée, complétée par une brève description de l'échantillon initial.

Il aurait été souhaitable de se rendre sur place afin d'évaluer directement le risque lié à la présence de chauves-souris dans des zones urbanisées. L'identification de sites favorisant les pratiques à risque aurait permis de développer des approches en épidémiologie participative. En effet, des rencontres avec des acteurs locaux (agriculteurs, chasseurs, villageois), un programme d'éducation et de sensibilisation communautaire ou des entretiens avec la population vivant à l'interface homme - chauve-souris auraient pu être menés. Les chauves-souris restent considérées négativement par les populations humaines et elles demeurent persécutées par le défrichage des arbres où elles se perchent la journée et par des tentatives d'éradication directes (Webala et al., 2014).

### III. Perspectives et pistes de travail à mettre en place

Trois principaux axes de travail ont été dégagés, dans le but d'être réalisés d'ici la fin de la période de stage actuelle (25 juin) ou dans le cadre d'un stage futur.

Premièrement, le modèle logistique présenté dans ce travail fait appel à des données de pseudo-absence générées selon une distribution circulaire exponentielle bivariée, basée sur l'étude de (Monsarrat et al., 2013). Ceci sous-entend donc que les chauves-souris ont une plus grande probabilité de rechercher un site dortoir à proximité du précédent. Toutefois, il aurait été possible d'émettre l'hypothèse que le coût énergétique du vol d'une chauve-souris est négligeable par rapport au bénéfice généré en atteignant une zone où les ressources alimentaires sont abondantes. Elle pourrait donc se déplacer de manière aléatoire sur l'ensemble de l'Afrique de l'Ouest à la recherche d'un prochain site dortoir. De ce fait, une nouvelle génération de points de pseudo-absence est envisagée, de manière aléatoire sur l'ensemble des pays d'Afrique de l'Ouest intégré à la zone d'étude.

Également, l'étude du comportement de sélection d'habitat à une échelle plus locale portant sur les déplacements de recherche alimentaire reste indispensable afin d'appréhender le plus complètement possible ce comportement. Cette étude sera rendue imparfaite compte tenu de l'imprécision des données Argos, mais permettra de récolter des informations précieuses sur l'écologie de l'espèce et donc indirectement sur l'écologie de la maladie à virus Ebola. Elle pourra aussi être complétée par un suivi GPS au cours d'une mission de terrain future.

Enfin, l'ajout de nouvelles variables associée à l'étude des mouvements dans le cadre de la recherche alimentaire permettra de compléter la présente régression logistique, et de dégager de nouvelles variables ayant un effet significatif sur le comportement de sélection d'habitat des chauves-souris. Un meilleur modèle pourra alors être déployé, et offrira la possibilité d'émettre des prédictions sur la distribution de l'espèce. Dans un temps ultérieur, un travail de cartographie des zones à risque pourra être mené, afin de caractériser les zones à risque de contact potentiel avec l'homme associées à la transmission de pathogènes ainsi que les zones à risque de circulation du virus au sein du réservoir sauvage, pour finalement gérer au mieux les futures flambées épidémiques.



## CONCLUSION

Les avancées technologiques de ces dernières décennies dans le domaine de la télémétrie ont permis un meilleur suivi des chauves-souris à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest. Les modifications de leur habitat, par anthropisation, impliquent une restructuration de leur habitat naturel et posent de nombreux problèmes en santé publique. Cette étude permet d'améliorer les connaissances portant sur leur comportement de sélection d'habitat.

Le travail de suivi de trois individus *Eidolon helvum* a été mené sur une période d'un an. 29 sites dorts ont pu être identifiés suite à l'utilisation d'une méthode de regroupement de points standardisée. La modélisation de la distribution d'espèces, basée sur une régression logistique, a montré que pour établir leur site dorts, les chauves-souris préfèrent un habitat de type « construction » plutôt que des habitats de type « cultures » ou « sauvage ». Les résultats obtenus sont donc en faveur de l'hypothèse énoncée initialement : les chauves-souris se regroupent dans des sites dorts à proximité de zones urbanisées, comme des villes et villages. Il était également attendu que leurs migrations et donc leurs changements de sites dorts soient influencés par la recherche de ressources alimentaires abondantes. Toutefois, le modèle utilisé dans ce travail n'a pas permis de montrer un effet de l'habitat cultivé ni un effet des indices d'eau et de végétation issus de la télédétection pour la sélection de leurs sites dorts.

Les menaces qui pèsent face aux maladies zoonotiques émergentes sont plus que jamais d'actualité, comme le démontrent les nouvelles flambées épidémiques de la maladie à virus Ebola en cours en Afrique de l'Ouest. L'épidémiologie de la maladie demeure mal comprise, en raison des incertitudes qui portent sur les espèces suspectées d'être réservoirs du virus. De par leurs caractéristiques écologiques particulières, *Eidolon helvum* sont susceptibles de participer au maintien, au transport et à la propagation de nombreux pathogènes à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest.

Ainsi, cette étude pourra être intégrée à une approche multi-disciplinaire « One-Health » dans le but de maîtriser au mieux le risque de transmission de pathogènes zoonotiques à l'interface homme – chauves-souris et le risque de propagation de ces pathogènes à l'échelle régionale.

De nombreuses limites sont mises en lumière suite à ce travail, notamment liées au faible nombre d'individus suivis, et un suivi par télémétrie GPS aurait permis un suivi plus précis des déplacements. Ce travail s'inscrit donc comme un outil à la compréhension du comportement des chauves-souris *Eidolon helvum*, et devra être poursuivi par la suite.

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, Timothée VERGNE, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de Juliette REYNIER intitulée « Suivi Argos d'Eidolon Helvum en Afrique de l'ouest pour comprendre le comportement de sélection des sites dorts à l'interface chauves-souris et hommes » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 22/10/2021  
Enseignant-chercheur de l'Ecole Nationale  
Vétérinaire de Toulouse  
Docteur Timothée VERGNE



Vu :  
Le Directeur de l'Ecole Nationale  
Vétérinaire de Toulouse  
M. Pierre SANS



Vu :  
Le Président du jury  
Professeur Alexis VALENTIN



Vu et autorisation de l'impression :  
Le Président de l'Université Paul  
Sabatier  
Monsieur Jean-Marc BROTO  
Par délégation, le Doyen de la faculté de  
Médecine de Toulouse-Rangueil  
Monsieur Elie SERRANO



Mme Juliette REYNIER  
a été admis(e) sur concours en : 2016  
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le: 06/07/2020  
a validé son année d'approfondissement le: 16/09/2021  
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.



## BIBLIOGRAPHIE

- Abedi-Lartey, M., Dechmann, D. K. N., Wikelski, M., Scharf, A. K., & Fahr, J. (2016). Long-distance seed dispersal by straw-coloured fruit bats varies by season and landscape. *Global Ecology and Conservation*, 7, 12-24. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.03.005>
- Adole, T., Dash, J., & Atkinson, P. (2018). Characterising the land surface phenology of Africa using 500 m MODIS EVI. *Applied Geography*, 90, 187-199. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2017.12.006>
- Ambassade de Guinée en France. (2021). Présentation générale de la République de Guinée [en ligne]. Disponible SUR : [https://fr.ambaguinee.org/?page\\_id=5903](https://fr.ambaguinee.org/?page_id=5903). (Consulté le 28/04/2021)
- Altizer, S., Bartel, R., & Han, B. A. (2011). Animal migration and infectious disease risk. *Science (New York, N. Y.)*, 331(6015), 296-302. <https://doi.org/10.1126/science.1194694>
- Argos. (2021). "Applications du système Argos" [en ligne]. Disponible sur : <https://www.argos-system.org/fr/applications-argos/> (Consulté le 15/01/2021)
- Atherstone, C., Smith, E., Ochungo, P., Roesel, K., & Grace, D. (2017). Assessing the Potential Role of Pigs in the Epidemiology of Ebola Virus in Uganda. *Transboundary and Emerging Diseases*, 64(2), 333-343. <https://doi.org/10.1111/tbed.12394>
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models : How, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 327-338. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x>
- Bell, W. J. (1990). Central place foraging. *Searching Behaviour : The behavioural ecology of finding resources*, 171-187. Springer Netherlands (Ed.). [https://doi.org/10.1007/978-94-011-3098-1\\_12](https://doi.org/10.1007/978-94-011-3098-1_12)
- Bhatnagar, M. & Bansal G. (2014). Ecology and Wildlife Biology, Krishna Prakashan Media (Ed.), pp 248.
- Boschetti, M., Nutini, F., Mafron, G., Brivio, P. A., & Nelson, A. (2014). Comparative Analysis of Normalised Difference Spectral Indices Derived from MODIS for Detecting Surface Water in Flooded Rice Cropping Systems. *PLOS ONE*, 9(2), e88741. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088741>  
108(37), 718-724. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107365108>
- Buceta, J., & Johnson, K. (2017). Modeling the Ebola zoonotic dynamics : Interplay between enviroclimatic factors and bat ecology. *PLoS ONE*, 12(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179559>
- Burk, R., Bollinger, L., Johnson, J. C., Wada, J., Radoshitzky, S. R., Palacios, G., Bavari, S., Jahrling, P. B., & Kuhn, J. H. (2016). Neglected filoviruses. *FEMS Microbiology Reviews*, 40(4), 494-519. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw010>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference : A Practical Information-Theoretic Approach* (2<sup>e</sup> éd.). Springer-Verlag. pp 488. <https://doi.org/10.1007/b97636>
- Calcagno, V., & Mazancourt, C. de. (2010). Package for Easy Automated Model Selection with (Generalized) Linear Models. *Journal of Statistical Software*, 34(12). <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i12>
- Calderón-Capote, M. C., Dechmann, D. K. N., Fahr, J., Wikelski, M., Kays, R., & O'Mara, M. T. (2020). Foraging movements are density-independent among straw-coloured fruit bats. *Royal Society Open Science*, 7(5). <https://doi.org/10.1098/rsos.200274>
- Caron, A., Bourgarel, M., Cappelle, J., Liégeois, F., De Nys, H. M., & Roger, F. (2018). Ebola Virus Maintenance : If Not (Only) Bats, What Else? *Viruses*, 10(10),549. <https://doi.org/10.3390/v10100549>
- Centers for Disease Control and Prevention. (2021). "History of Ebola Virus Disease (EVD) Outbreaks." [en ligne]. Disponible sur : <https://www.cdc.gov/vhf/ebola/history/chronology.html> (Consulté le 22/01/2021)
- Chambu, M. W. (2019). Étude comparative d'indices de végétation radar à plusieurs fréquences et de l'indice de végétation optique (NDVI) pour le suivi de la croissance des cultures. Mémoire d'essai, Université de Sherbrooke [en ligne]. Disponible sur : <https://savoirs.usherbrooke.ca/handle/11143/16010> (Consulté le 22/01/2021)
- Chongwang, J. (2021). Ebola : L'origine de l'épidémie en cours en Guinée fait craindre une stigmatisation. *Science and Development Network* [en ligne]. Disponible sur : <https://www.scidev.net/afrique-sub->

saharienne/news/ebola-lorigine-de-lepidemie-en-cours-en-guinee-fait-craindre-la-stigmatisation/  
(Consulté le 15/03/2021)

- Collect Location Satellites. (2016). Système mondial de suivi et d'étude par satellite dédié à l'environnement. *Manuel Utilisateur Argos* [en ligne]. pp 56. Disponible sur : [https://www.argos-system.org/wp-content/uploads/2016/07/r289\\_9\\_argos\\_users\\_manual\\_fr-v1.6.6.pdf](https://www.argos-system.org/wp-content/uploads/2016/07/r289_9_argos_users_manual_fr-v1.6.6.pdf) (Consulté le 23/01/2021)
- De Nys, H. M., Kingebeni, P. M., Keita, A. K., Butel, C., Thaurignac, G., Villabona-Arenas, C.-J., Lemarcis, T., Geraerts, M., Vidal, N., Esteban, A., Bourgarel, M., Roger, F., Leendertz, F., Diallo, R., Ndimbo-Kumugo, S.-P., Nsio-Mbeta, J., Tagg, N., Koivogui, L., Toure, A., ... Peeters, M. (2018). Survey of Ebola Viruses in Frugivorous and Insectivorous Bats in Guinea, Cameroon, and the Democratic Republic of the Congo, 2015-2017. *Emerging Infectious Diseases*, 24(12), 2228-2240. <https://doi.org/10.3201/eid2412.180740>
- EFSA (Autorité Européenne de Sécurité des Aliments). (2015). Drivers for occasional spillover event of Ebola virus. *European Food Safety Authority*, 13(6). <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2015.4161>.
- Fahr, J., Abedi-Lartey, M., Esch, T., Machwitz, M., Suu-Ire, R., Wikelski, M., & Dechmann, D. K. N. (2015). Pronounced Seasonal Changes in the Movement Ecology of a Highly Gregarious Central-Place Forager, the African Straw-Coloured Fruit Bat (*Eidolon helvum*). *PLOS ONE*, 10(10), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138985>
- Fayenuwo, J. O., & Halstead, L. B. (1974). Breeding Cycle of Straw-Colored Fruit Bat, *Eidolon helvum*, at Ile-Ife, Nigeria. *Journal of Mammalogy*, 55(2), 453-454. <https://doi.org/10.2307/1379016>
- Feldmann, H., Jones, S., Klenk, H.-D., & Schnittler, H.-J. (2003). Ebola virus : From discovery to vaccine. *Nature Reviews. Immunology*, 3(8), 677-685. <https://doi.org/10.1038/nri1154>
- Fléchet, G. (2007). Le réservoir du virus de Marburg identifié chez une espèce de chauve-souris frugivore. *Fiche n°274, IRD - Actualités scientifiques* [en ligne]. Disponible sur : <https://cpepesc.org/10-les-chauves-souris-franc-comtoises/4-actu-chauves-souris/le-reservoir-du-virus-de-marburg-identifie-chez-une-espece-de-chauve-souris-frugivore/> (Consulté le 10/05/2021)
- Fleming, T. H. (2019). Bat Migration. *Encyclopedia of Animal Behavior*, 605-610. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.20764-4>
- Gazso, F. (2019). Écologie des chauves-souris et périodes à risque accru de portage viral en Guinée. VETAGRO SUP, Campus Vétérinaire de Lyon, Thèse n° 073, pp 84.
- Goldstein, T., Anthony, S. J., Gbakima, A., Bird, B. H., Bangura, J., Tremeau-Bravard, A., Belaganahalli, M. N., Wells, H., Dhanota, J. K., Liang, E., Grodus, M., Jangra, R. K., DeJesus, V. A., Lasso, G., Smith, B. R., Jambai, A., Kamara, B. O., Kamara, S., Bangura, W., ... Mazet, J. A. (2018). Discovery of a new ebolavirus (Bombali virus) in molossid bats in Sierra Leone. *Nature microbiology*, 3(10), 1084-1089. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0227-2>
- González, F. E., Ruiz, J. M., & Acosta, F. M. (2013). MANUEL de TÉLÉDÉTECTION SPATIALE [en ligne]. *Telecan*, pp 337. Disponible sur : [https://www.grss-ieee.org/wp-content/uploads/2014/07/FR\\_TUTORIAL\\_COMPLETO.pdf](https://www.grss-ieee.org/wp-content/uploads/2014/07/FR_TUTORIAL_COMPLETO.pdf) (Consulté le 22/01/2021)
- GPS.gov. (2021). Segment spatial [en ligne]. Disponible sur : <https://www.gps.gov/systems/gps/space/> (Consulté le 20/04/2021)
- Groseth, A., Feldmann, H., & Strong, J. E. (2007). The ecology of Ebola virus. *Trends in Microbiology*, 15(9), 408-416. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2007.08.001>
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. (2017). Habitat Suitability and Distribution Models, with applications in R. *Ecology, Biodiversity and Conservation*. Cambridge University Press. pp 486, 165-182.
- Han, B. A., Schmidt, J. P., Alexander, L. W., Bowden, S. E., Hayman, D. T. S., & Drake, J. M. (2016). Undiscovered Bat Hosts of Filoviruses. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 10(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004815>
- Haydon, D. T., Cleaveland, S., Taylor, L. H., & Laurenson, M. K. (2002). Identifying reservoirs of infection : A conceptual and practical challenge. *Emerging Infectious Diseases*, 8(12), 1468-1473. <https://doi.org/10.3201/eid0812.010317>

- Hayman, D. T. S., Yu, M., Cramer, G., Wang, L.-F., Suu-Ire, R., Wood, J. L. N., & Cunningham, A. A. (2012). Ebola Virus Antibodies in Fruit Bats, Ghana, West Africa. *Emerging Infectious Diseases*, 18(7), 1207-1209. <https://doi.org/10.3201/eid1807.111654>
- Hebblewhite, M., & Haydon, D. T. (2010). Distinguishing technology from biology : A critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2303-2312. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0087>
- Hollinger, F., & Staatz, J. (2015). Croissance agricole en Afrique de l'Ouest facteurs déterminants de marché et de politique : Facteurs déterminants de marché et de politique [en ligne]. *Organisation Des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture*. Disponible sur : <http://www.fao.org/3/i4337f/i4337f00.htm> (Consulté le 26/03/2021)
- Huete, A., Justice, C., & Van Leeuwen, W. (1999). MODIS Vegetation Index (MOD13) : Algorithm Theoretical Basis, Version 3 [en ligne]. Disponible sur : [https://modis.gsfc.nasa.gov/data/atbd/atbd\\_mod13.pdf](https://modis.gsfc.nasa.gov/data/atbd/atbd_mod13.pdf) (Consulté le 20/01/2021)
- Ji, L., Zhang, L., & Wylie, B. K. (2009). Analysis of dynamic thresholds for the normalized difference water index. In *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 75(11), 11. <https://doi.org/10.14358/PERS.75.11.1307>
- Johnson, K. M. (1976). Ebola haemorrhagic fever in Zaire, 1976. *Bulletin of the World Health Organization*, 56(2), 271-293.
- Kiley, M. P., Bowen, E. T., Eddy, G. A., Isaäcson, M., Johnson, K. M., McCormick, J. B., Murphy, F. A., Pattyn, S. R., Peters, D., Prozesky, O. W., Regnery, R. L., Simpson, D. I., Slenczka, W., Sureau, P., van der Groen, G., Webb, P. A., & Wulff, H. (1982). Filoviridae : A taxonomic home for Marburg and Ebola viruses? *Intervirology*, 18(1-2), 24-32. <https://doi.org/10.1159/000149300>
- Kobinger, G. P., Leung, A., Neufeld, J., Richardson, J. S., Falzarano, D., Smith, G., Tierney, K., Patel, A., & Weingartl, H. M. (2011). Replication, pathogenicity, shedding, and transmission of Zaire ebolavirus in pigs. *The Journal of Infectious Diseases*, 204(2), 200-208. <https://doi.org/10.1093/infdis/jir077>
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223, 1-38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Lahm, S. A., Kombila, M., Swanepoel, R., & Barnes, R. F. W. (2007). Morbidity and mortality of wild animals in relation to outbreaks of Ebola haemorrhagic fever in Gabon, 1994-2003. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 101(1), 64-78. <https://doi.org/10.1016/j.trstmh.2006.07.002>
- Ledien, J., Sorn, S., Hem, S., Huy, R., Buchy, P., Tarantola, A., & Cappelle, J. (2017). Assessing the performance of remotely-sensed flooding indicators and their potential contribution to early warning for leptospirosis in Cambodia. *PLOS ONE*, 12(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181044>
- Leroy, É. M. (2015). L'Émergence du virus EBOLA chez l'homme : Un long processus pas totalement élucidé. *Bulletin De L'Academie Nationale De Medecine*, 199(4), 651-671. [https://doi.org/10.1016/S0001-4079\(19\)30940-9](https://doi.org/10.1016/S0001-4079(19)30940-9)
- Leroy, E. M., Epelboin, A., Mondonge, V., Pourrut, X., Gonzalez, J.-P., Muyembe-Tamfum, J.-J., & Formenty, P. (2009). Human Ebola outbreak resulting from direct exposure to fruit bats in Luebo, Democratic Republic of Congo, 2007. *Vector Borne and Zoonotic Diseases (Larchmont, N. Y.)*, 9(6), 723-728. <https://doi.org/10.1089/vbz.2008.0167>
- Leroy, E. M., Kumulungui, B., Pourrut, X., Rouquet, P., Hassanin, A., Yaba, P., Délicat, A., Paweska, J. T., Gonzalez, J.-P., & Swanepoel, R. (2005). Fruit bats as reservoirs of Ebola virus. *Nature*, 438(7068), 575-576. <https://doi.org/10.1038/438575a>
- Leroy, E. M., & Maganga, G. D. (2018). Diversité des modalités de transmission du virus Ébola à l'homme. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France*, 2, 128. <https://doi.org/10.4267/2042/69030>
- Lloyd-Smith, J. O., George, D., Pepin, K. M., Pitzer, V. E., Pulliam, J. R. C., Dobson, A. P., Hudson, P. J., & Grenfell, B. T. (2009). Epidemic dynamics at the human-animal interface. *Science (New York, N. Y.)*, 326(5958), 1362-1367. <https://doi.org/10.1126/science.1177345>

- Lunn, T., Eby, P., Brooks, R., McCallum, H., Plowright, R., Kessler, M., & Peel, A. (2021). *Conventional wisdom on roosting behaviour of Australian flying foxes—A critical review, and evaluation using new data*. <https://doi.org/10.22541/au.161615114.43163894/v2>
- Marí Saéz, A., Weiss, S., Nowak, K., Lapeyre, V., Zimmermann, F., Düx, A., Kühl, H. S., Kaba, M., Regnaut, S., Merkel, K., Sachse, A., Thiesen, U., Villányi, L., Boesch, C., Dabrowski, P. W., Radonić, A., Nitsche, A., Leendertz, S. A. J., Petterson, S., ... Leendertz, F. H. (2015). Investigating the zoonotic origin of the West African Ebola epidemic. *EMBO Molecular Medicine*, 7(1), 17-23. <https://doi.org/10.15252/emmm.201404792>
- Marshall, A. (1985). Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants : A survey. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 83(4), 351-369. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01181.x>
- Martines, R. B., Ng, D. L., Greer, P. W., Rollin, P. E., & Zaki, S. R. (2015). Tissue and cellular tropism, pathology and pathogenesis of Ebola and Marburg viruses. *The Journal of Pathology*, 235(2), 153-174. <https://doi.org/10.1002/path.4456>
- Meena, A. (2020). A review on various important roles of Pteropus (bats). *International Journal of Entomology Research*, 5(3), 33-35.
- Mickleburgh, S., Waylen, K., & Racey, P. (2009). Bats as bushmeat : A global review. *Oryx*, 43(2), 217-234. <https://doi.org/10.1017/S0030605308000938>
- NASA MODIS (2021). "Data" [en ligne]. Disponible sur : <https://modis.gsfc.nasa.gov/data/> (Consulté le 23/01/2021)
- Monsarrat, S., Benhamou, S., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., Bouten, W., & Duriez, O. (2013). How Predictability of Feeding Patches Affects Home Range and Foraging Habitat Selection in Avian Social Scavengers? *PLOS ONE*, 8(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053077>
- Morvan, J. M., Deubel, V., Gounon, P., Nakouné, E., Barrière, P., Murri, S., Perpète, O., Selekon, B., Coudrier, D., Gautier-Hion, A., Colyn, M., & Volekhov, V. (1999). Identification of Ebola virus sequences present as RNA or DNA in organs of terrestrial small mammals of the Central African Republic. *Microbes and Infection*, 1(14), 1193-1201. [https://doi.org/10.1016/S1286-4579\(99\)00242-7](https://doi.org/10.1016/S1286-4579(99)00242-7)
- Mulangu, S., Alfonso, V. H., Hoff, N. A., Doshi, R. H., Mulembakani, P., Kialu, N. K., Okitolonda-Wemakoy, E., Kebela, B. I., Marcus, H., Shiloach, J., Phue, J.-N., Wright, L. L., Muyembe-Tamfum, J.-J., Sullivan, N. J., & Rimoin, A. W. (2018). Serologic Evidence of Ebolavirus Infection in a Population With No History of Outbreaks in the Democratic Republic of the Congo. *The Journal of Infectious Diseases*, 217(4), 529-537. <https://doi.org/10.1093/infdis/jix619>
- Mutere, F. (1967). The breeding biology of equatorial Vertebrates : Reproduction in the fruit bat. *Eidolon helvum*, at latitude 0°20' N. *Journal of Zoology* 153(2),153-161. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1967.tb04058.x>
- Niamien, M., Yaokokore-beibro, H., Kone, I., Yao, S., & N'goran, E. (2009). Données préliminaires sur les habitudes alimentaires des chauves-souris paillées, *Eidolon helvum* (Kerr, 1972) (Chiroptera : Pteropodidae) de la commune d'Abidjan Plateau (Côte d'Ivoire). *Agronomie Africaine*, 21(3), Article 3. <https://doi.org/10.4314/aga.v21i3.56445>
- Ogawa, H., Miyamoto, H., Nakayama, E., Yoshida, R., Nakamura, I., Sawa, H., Ishii, A., Thomas, Y., Nakagawa, E., Matsuno, K., Kajihara, M., Maruyama, J., Nao, N., Muramatsu, M., Kuroda, M., Simulundu, E., Changula, K., Hang'ombe, B., Namangala, B., ... Takada, A. (2015). Seroepidemiological Prevalence of Multiple Species of Filoviruses in Fruit Bats (*Eidolon helvum*) Migrating in Africa. *The Journal of Infectious Diseases*, 212 (Suppl 2), 101-108. <https://doi.org/10.1093/infdis/jiv063>
- Olson, S. H., Reed, P., Cameron, K. N., Ssebide, B. J., Johnson, C. K., Morse, S. S., Karesh, W. B., Mazet, J. A. K., & Joly, D. O. (2012). Dead or alive : Animal sampling during Ebola hemorrhagic fever outbreaks in humans. *Emerging Health Threats Journal*, 5. <https://doi.org/10.3402/ehth.v5i0.9134>
- O'Mara, T., Scharf, A., Fahr, J., Abedi-Lartey, M., Wikelski, M., Dechmann, D., & Safi, K. (2019). Overall Dynamic Body Acceleration in Straw-Colored Fruit Bats Increases in Headwinds but Not With Airspeed. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 200. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00200>
- OMS. (2019). "Maladie à virus Ebola" [en ligne]. Disponible sur : <https://www.who.int/fr/news-room/fact-sheets/detail/ebola-virus-disease> (Consulté le 01/03/2021)

- OMS. (2020). "Fin officielle de la dixième flambée d'Ebola en République démocratique du Congo – maintenir la vigilance face aux résurgences et continuer de soutenir les survivants" [en ligne]. Disponible sur : <https://www.who.int/fr/news/item/25-06-2020-10th-ebola-outbreak-in-the-democratic-republic-of-the-congo-declared-over-vigilance-against-flare-ups-and-support-for-survivors-must-continue> (Consulté le 01/03/2021)
- OMS. (2021). "Une nouvelle épidémie d'Ebola déclarée en Guinée". Regional Office for Africa [en ligne]. Disponible sur : <https://www.afro.who.int/fr/news/une-nouvelle-epidemie-debola-declaree-en-guinee> (Consulté le 01/04/2021)
- O'Shea, T. J., Cryan, P. M., Cunningham, A. A., Fooks, A. R., Hayman, D. T. S., Luis, A. D., Peel, A. J., Plowright, R. K., & Wood, J. L. N. (2014). Bat Flight and Zoonotic Viruses. *Emerging Infectious Diseases*, 20(5), 741-745. <https://doi.org/10.3201/eid2005.130539>
- Pearson, R. (2010). Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. *Lessons in Conservation*, 3, 54-89.
- Pigott, D. M., Golding, N., Mylne, A., Huang, Z., Henry, A. J., Weiss, D. J., Brady, O. J., Kraemer, M. U. G., Smith, D. L., Moyes, C. L., Bhatt, S., Gething, P. W., Horby, P. W., Bogoch, I. I., Brownstein, J. S., Mekaru, S. R., Tatem, A. J., Khan, K., & Hay, S. I. (2014). Mapping the zoonotic niche of Ebola virus disease in Africa. *ELife*, 3. <https://doi.org/10.7554/eLife.04395>
- Pourrut, X., Délicat, A., Rollin, P. E., Ksiazek, T. G., Gonzalez, J.-P., & Leroy, E. M. (2007). Spatial and temporal patterns of Zaire ebolavirus antibody prevalence in the possible reservoir bat species. *The Journal of Infectious Diseases*, 196 (Suppl 2), 176-183. <https://doi.org/10.1086/520541>
- Randhawa, N., Bird, B. H., VanWormer, E., Sijali, Z., Kilonzo, C., Msigwa, A., Ekiri, A. B., Samson, A., Epstein, J. H., Wolking, D. J., Smith, W. A., Martínez-López, B., Kazwala, R., & Mazet, J. A. K. (2020). Fruit bats in flight : A look into the movements of the ecologically important *Eidolon helvum* in Tanzania. *One Health Outlook*, 2. <https://doi.org/10.1186/s42522-020-00020-9>
- RDocumentation. (2021). "Extract values from Raster objects" [en ligne]. Disponible sur : <https://www.rdocumentation.org/packages/raster/versions/3.4-10/topics/extract> (Consulté le 03/03/2021)
- Richter, H. V., & Cumming, G. S. (2008). First application of satellite telemetry to track African straw-coloured fruit bat migration. *Journal of Zoology*, 275(2), 172-176. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00425.x>
- Richter, H. V., Cumming, G. S., Richter, H. V., & Wildlife, D. O. (2006). Food availability and annual migration of the straw-colored fruit bat (*Eidolon helvum*). *Journal of Zoology*, 268, 35-44. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2005.00020.x>
- Rimoin, A. W., Alfonso, V. H., Hoff, N. A., Doshi, R. H., Mulembakani, P., Kisalu, N. K., Muyembe, J.-J., Okitolonda, E. W., & Wright, L. L. (2017). Human Exposure to Wild Animals in the Sankuru Province of the Democratic Republic of the Congo. *EcoHealth*, 14(3), 552-563. <https://doi.org/10.1007/s10393-017-1262-9>
- Rodhain, F. (2014). Chauves-souris et virus : Quelles relations ? Quelles conséquences ? *Bulletin De L'Academie Nationale De Medecine*, 198(7), 1423-1436. [https://doi.org/10.1016/S0001-4079\(19\)31238-5](https://doi.org/10.1016/S0001-4079(19)31238-5)
- Roger, F., Peeters M., Plee L., Bourgarel M. (2016). La maladie à virus Ebola : Pathosystèmes forestiers et risques zoonotiques. *Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation*, 73, 2 [en ligne]. Disponible sur : [https://agritrop.cirad.fr/580086/1/Pages%20de%20BE%2073%20CS6\\_1-Mars.pdf](https://agritrop.cirad.fr/580086/1/Pages%20de%20BE%2073%20CS6_1-Mars.pdf) (Consulté le 18/03/2021)
- Rouquet, P., Froment, J.-M., Bermejo, M., Kilbourn, A., Karesh, W., Reed, P., Kumulungui, B., Yaba, P., Délicat, A., Rollin, P. E., & Leroy, E. M. (2005). Wild animal mortality monitoring and human Ebola outbreaks, Gabon and Republic of Congo, 2001-2003. *Emerging Infectious Diseases*, 11(2), 283-290. <https://doi.org/10.3201/eid1102.040533>
- Rouse, J. W., Jr., Haas, R. H., Schell, J. A., & Deering, D. W. (1974). Monitoring Vegetation Systems in the Great Plains with ERTS. *NASA Special Publication*, 351, 309-317.
- Sapir, N., Horvitz, N., Dechmann, D. K. N., Fahr, J., & Wikelski, M. (2014). Commuting fruit bats beneficially modulate their flight in relation to wind. *Proceedings. Biological Sciences*, 281(1782). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0018>

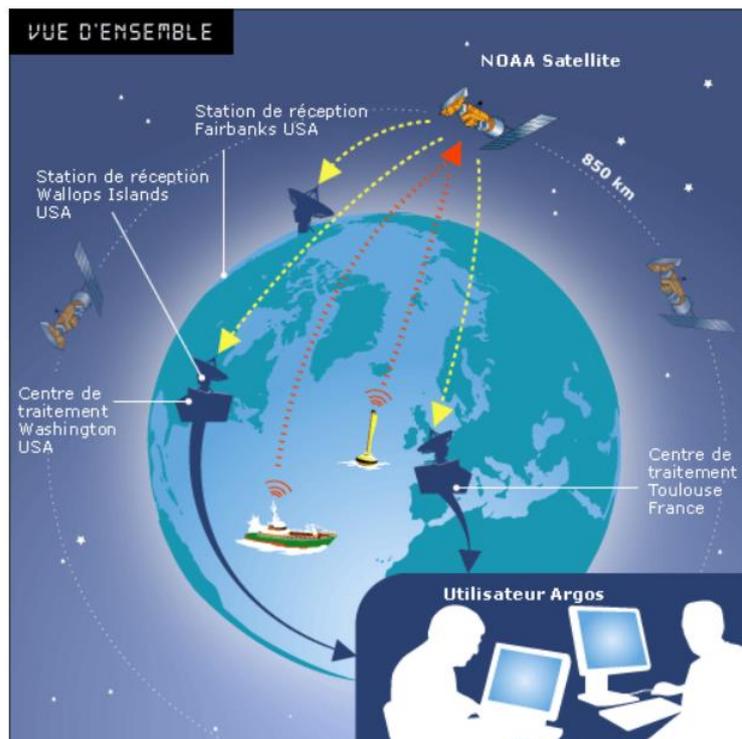
- Schloesing, E., Chambon, R., Tran, A., Choden, K., Ravon, S., Epstein, J. H., Hoem, T., Furey, N., Labadie, M., Bourgarel, M., De Nys, H. M., Caron, A., & Cappelle, J. (2020). Patterns of foraging activity and fidelity in a southeast Asian flying fox. *Movement Ecology*, 8(1), 46. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-00232-8>
- Smith, C. S., Epstein, J. H., Breed, A. C., Plowright, R. K., Olival, K. J., de Jong, C., Daszak, P., & Field, H. E. (2011). Satellite telemetry and long-range bat movements. *PloS One*, 6(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014696>
- Soti, V., Chevalier, V., Maura, J., Bégué, A., Lelong, C., Lancelot, R., Thiongane, Y., & Tran, A. (2013). Identifying landscape features associated with Rift Valley fever virus transmission, Ferlo region, Senegal, using very high spatial resolution satellite imager. *International Journal of Health Geographics*. <https://doi.org/10.1186/1476-072X-12-10>
- Soti, V., Tran, A., Bailly, J.-S., Puech, C., Seen, D. L., & Bégué, A. (2009). Assessing optical earth observation systems for mapping and monitoring temporary ponds in arid areas. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 11(5), 344-351. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2009.05.005>
- STHDA (Statistical Tools for High-Throughput Data Analysis). (2021). DBSCAN : Density-based clustering for discovering clusters in large datasets with noise - Unsupervised Machine Learning [en ligne]. Disponible sur : [http://www.sthda.com/english/wiki/wiki.php?id\\_contents=7940](http://www.sthda.com/english/wiki/wiki.php?id_contents=7940) (Consulté le 03/03/2021)
- Swanepoel, R., Leman, P. A., Burt, F. J., Zachariades, N. A., Braack, L. E. O., Ksiazek, T. G., Rollin, P. E., Zaki, S. R., & Peters, C. J. (1996). Experimental Inoculation of Plants and Animals with Ebola Virus. *Emerging Infectious Diseases journal—CDC*, 2(4). <https://doi.org/10.3201/eid0204.960407>
- Thomas, D., & Henry, M. (2013). Eidolon helvum African straw-coloured fruit bat. *Mammals of Africa, Hedgehogs, Shrews and Bats, Vol. IV*, Happold M, Happold CDC (Ed.), 232-234.
- Thomas, D. W. (2011). The annual migrations of three species of West African fruit bats (Chiroptera : Pteropodidae). *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/z83-299>
- Thomas, D.W. (1982). The Ecology of an African savanna fruit bat community : Resource partitioning and role in seed dispersal. *PhD*. University of Aberdeen.
- Tsoar, A., Nathan, R., Bartan, Y., Vyssotski, A., Dell'Omo, G., & Ulanovsky, N. (2011). Large-scale navigational map in a mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(37), 718-724. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107365108>
- Tucker, C. J. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8(2), 127-150. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(79\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0034-4257(79)90013-0)
- Weingartl, H. M., Embury-Hyatt, C., Nfon, C., Leung, A., Smith, G., & Kobinger, G. (2012). Transmission of Ebola virus from pigs to non-human primates. *Scientific Reports*, 2, 811. <https://doi.org/10.1038/srep00811>
- Wibbelt, G., Moore, M. S., Schountz, T., & Voigt, C. C. (2010). Emerging diseases in Chiroptera : Why bats? *Biology Letters*, 6(4), 438-440. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0267>
- Xu, H. (2006). Modification of normalised difference water index (NDWI) to enhance open water features in remotely sensed imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 27(14), 3025-3033. <https://doi.org/10.1080/01431160600589179>

## ANNEXES

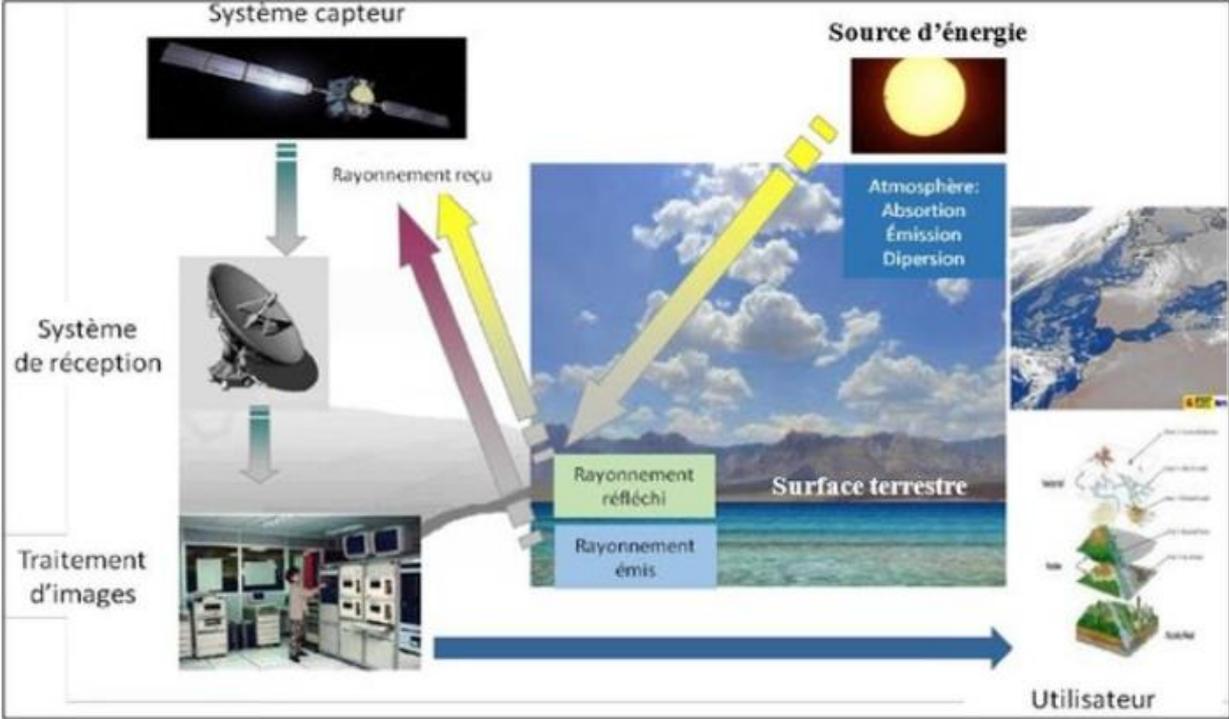
Annexe 1 : Photographie de chauves-souris *Eidolon helvum*, dans la colonie du Parc National de Kasanka (Richter & Cumming, 2008)



Annexe 2 : Vue d'ensemble des composants du système Argos (Collect Location Satellites, 2016)



Annexe 3 : Schéma général de fonctionnement de la télédétection satellitaire (González et al., 2013)



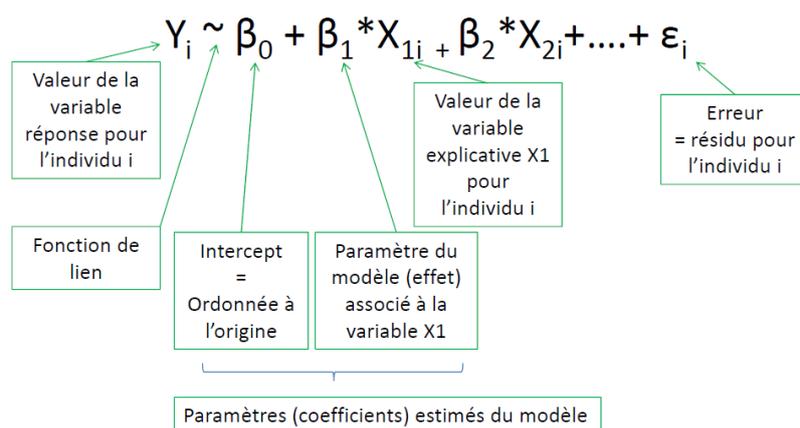
## Annexe 4 : protocole de capture des chauves-souris frugivores (effectués en mars 2019)

- Installation de filets avec des mailles de 60 millimètres de côté pour une longueur totale de 3, 6 ou 12 mètres et une hauteur maximale du filet de 3 mètres.
- Installation de perches pour suspendre le filet pouvant atteindre 7 mètres de haut.
- Installation entre 16h30-19h et sur des lieux probables de passage de chauves-souris, souvent à proximité d'arbres fruitiers, de cours d'eau ou des grottes.
- Heure de désinstallation des pièges variable selon le nombre d'individus capturés dans la nuit., entre 23h30 et 4h00.
- Démaillage manuel des chauves-souris puis placement puis placée dans un sac.
- Anesthésie de l'individu pour la mise en place du collier associé à la balise, les deux bords étant suturés avec du fil résorbable
- Réveil et alimentation à base de fruit avant de relâcher l'individu.

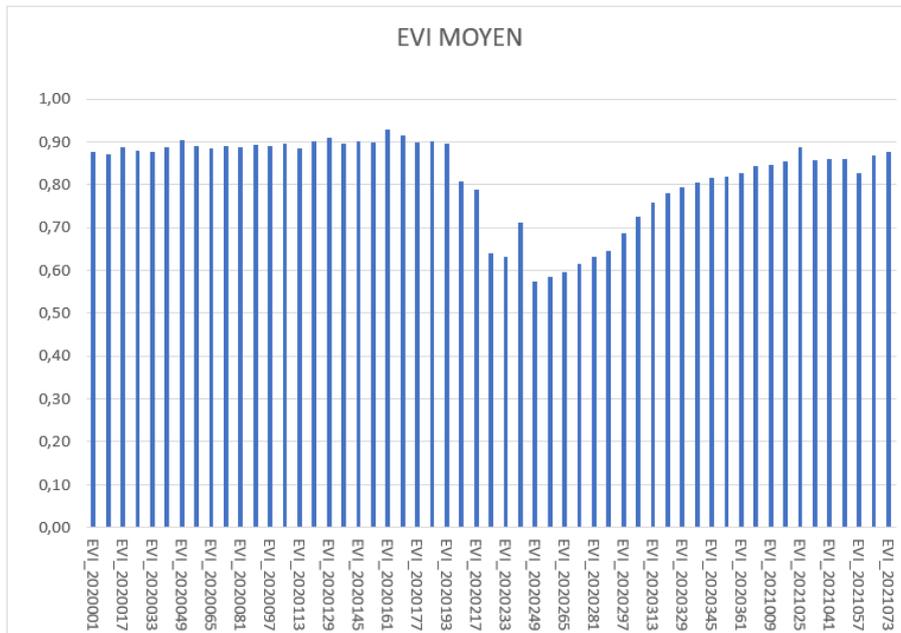


Source : M. POULIQUEN Thibault

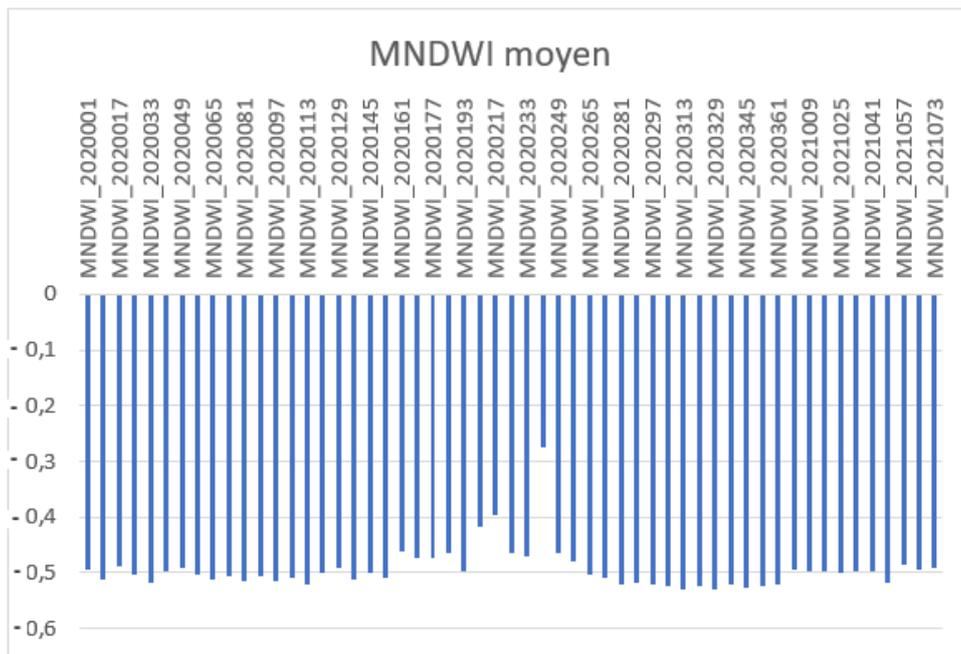
## Annexe 5 : Ecriture du modèle statistique



Annexe 6 : Evolution de la moyenne des indices EVI (a) et MNDWI (b) au point de coordonnées (413184,47 ; 1670862,43) mètres  
 (a)



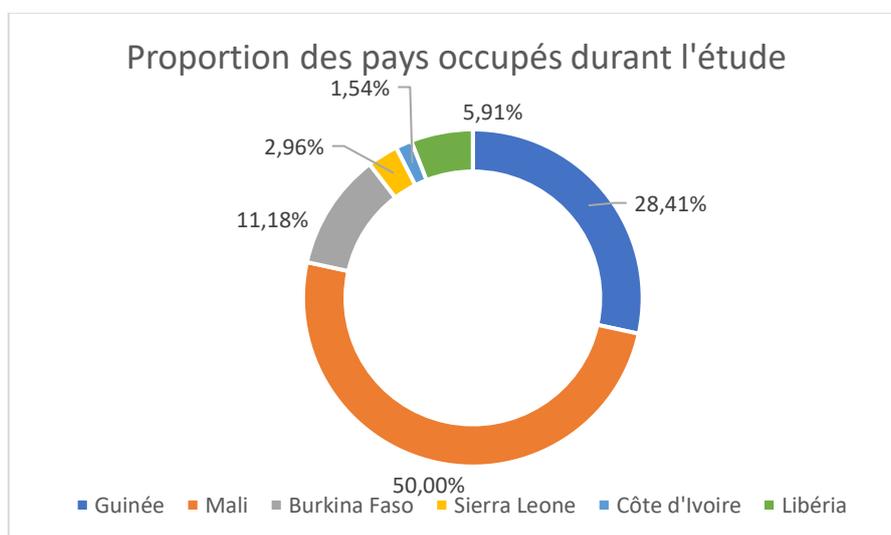
(b)



Annexe 7 : Tableau de proportions des points de localisation par chauve-souris selon la classe de précision

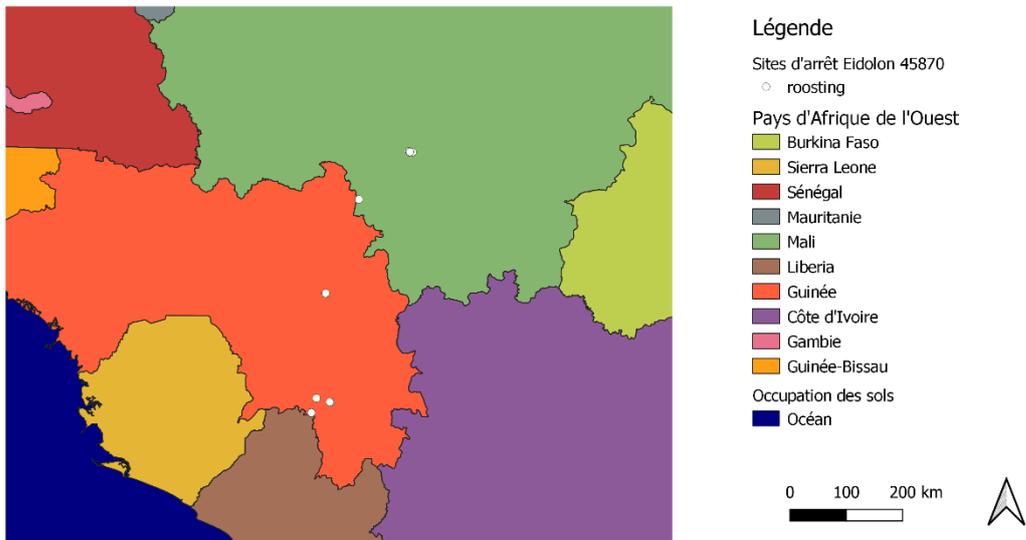
Classe de précision	45870	45870	45897
0	9,86%	11,53%	11,74%
1	19,72%	24,95%	24,35%
2	25,35%	23,27%	21,30%
3	45,07%	40,25%	42,61%

Annexe 8 : Proportions des pays traversés par les chauves-souris durant la période d'étude



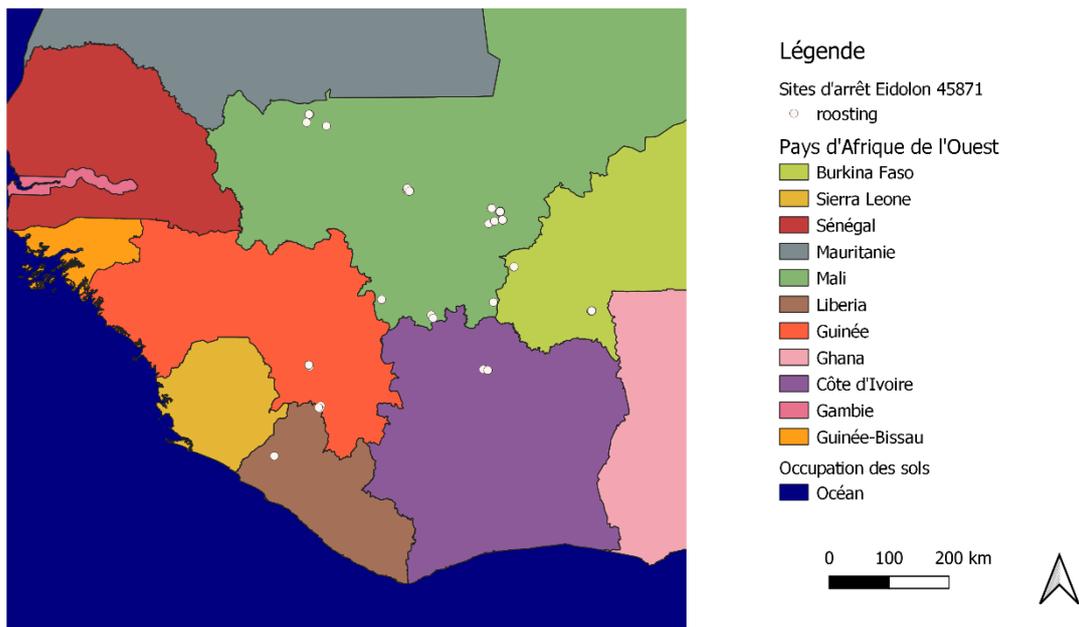
Annexe 9 : Répartition des sites de roosting (repos) par chauve-souris

Répartition des sites de roosting - Eidolon 45870



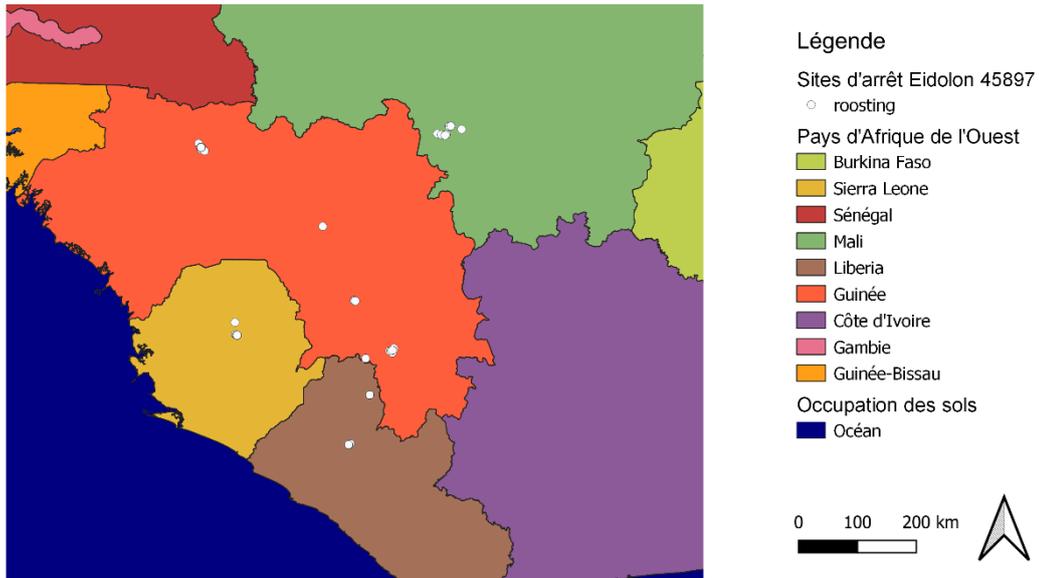
Afrique de l'Ouest, 2020  
Juliette REYNIER, 2021

Répartition des sites de roosting - Eidolon 45871



Afrique de l'Ouest, 2020  
Juliette REYNIER, 2021

## Répartition des sites de roosting - Eidolon 45897

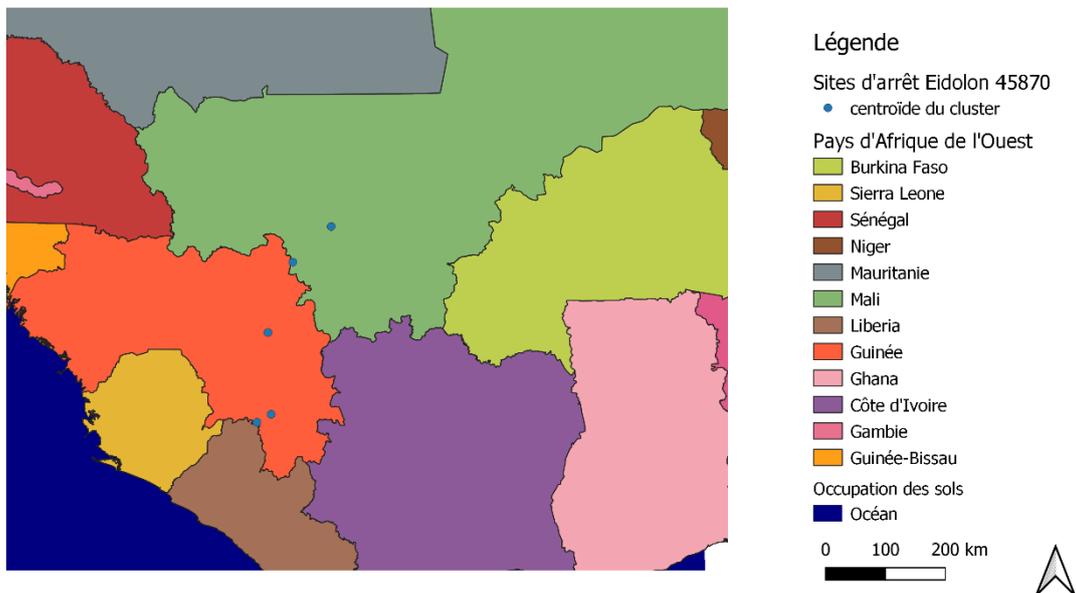


Afrique de l'Ouest, 2020

Juliette REYNIER, 2021

*Annexe 10 : Regroupement des points (clustering) issu de la méthode DBSCAN par chauve-souris*

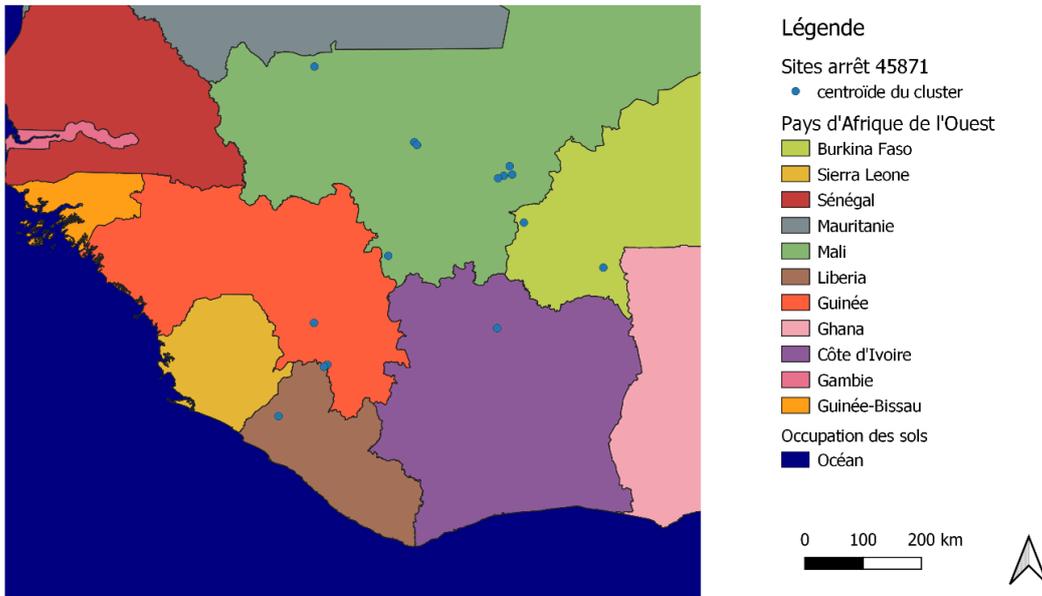
## Regroupement des points de roosting par la méthode DBSCAN - Eidolon 45870



Afrique de l'Ouest, 2020

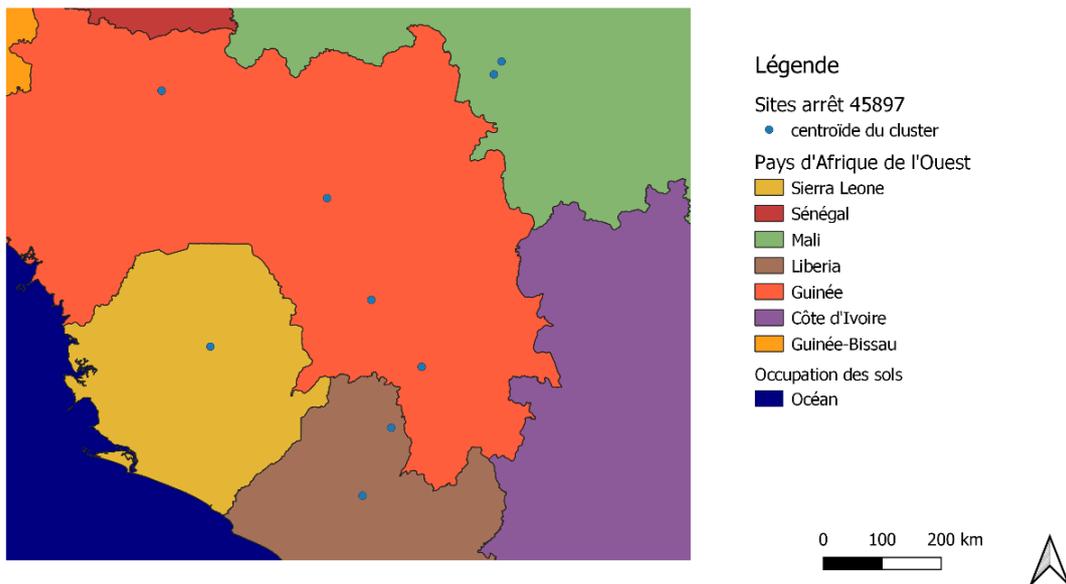
Juliette REYNIER, 2021

## Regroupement des points de roosting par la méthode DBSCAN - Eidolon 45871



Afrique de l'Ouest, 2020  
 Juliette REYNIER, 2021

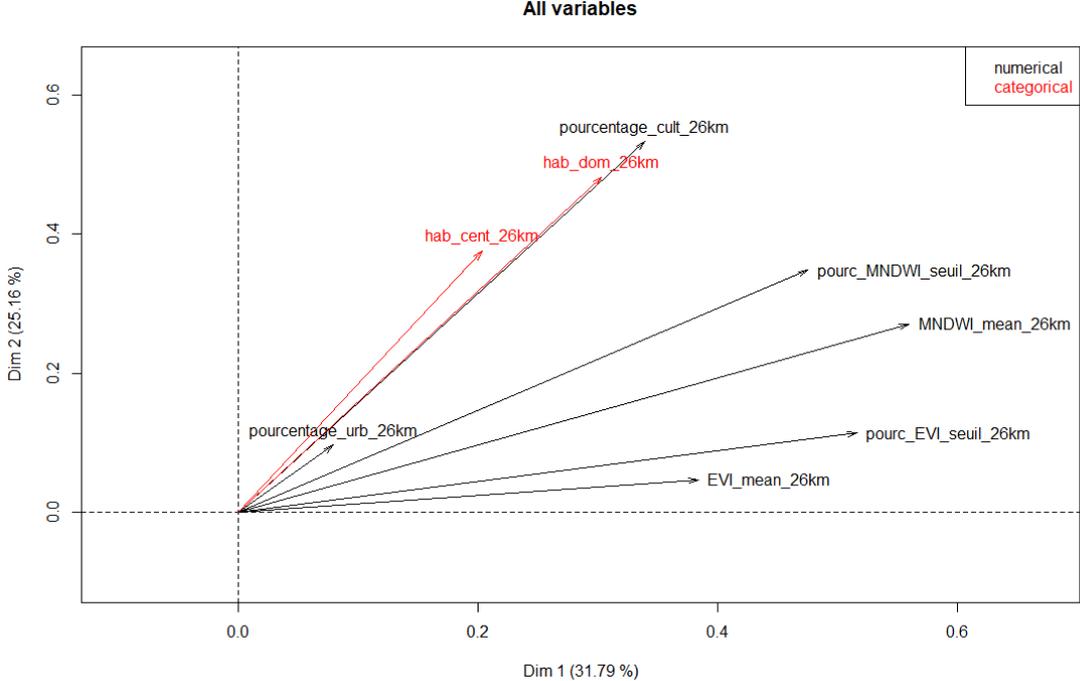
## Regroupement des points de roosting par la méthode DBSCAN - Eidolon 45897



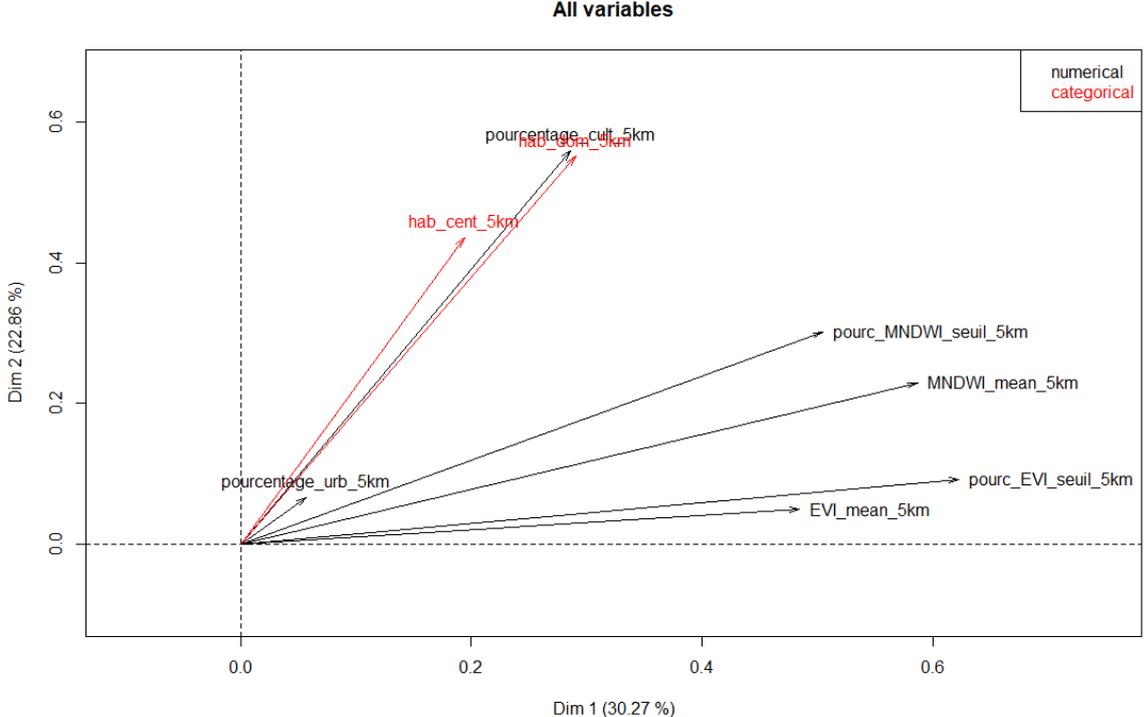
Afrique de l'Ouest, 2020  
 Juliette REYNIER, 2021

Annexe 11 : Etude de la corrélation par ACP sur données mixtes (quantitatives et qualitatives), extraites dans une zone de 26.5 km de rayon (a) et sur les données extraites dans une zone de 5 km de rayon (b)

(a)

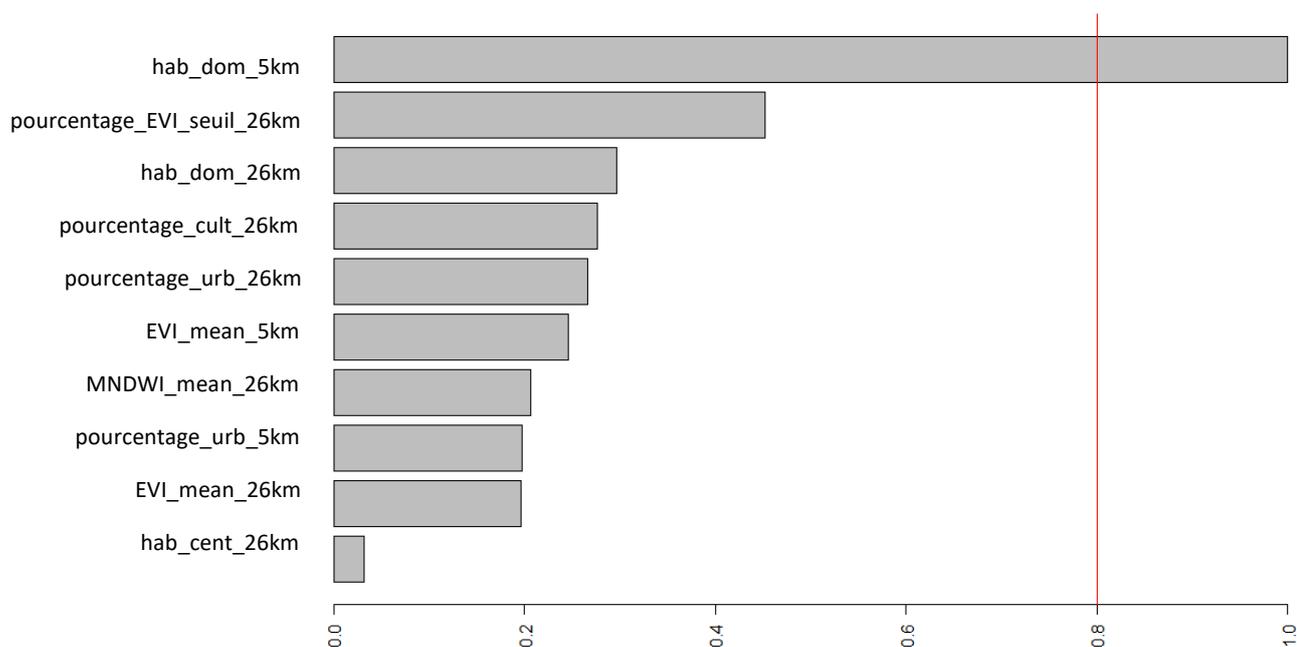


(b)



*Annexe 12 : Poids des différentes variables dans la sélection de modèle par le package glmulti réalisé avec R*

**Model-averaged importance of terms**

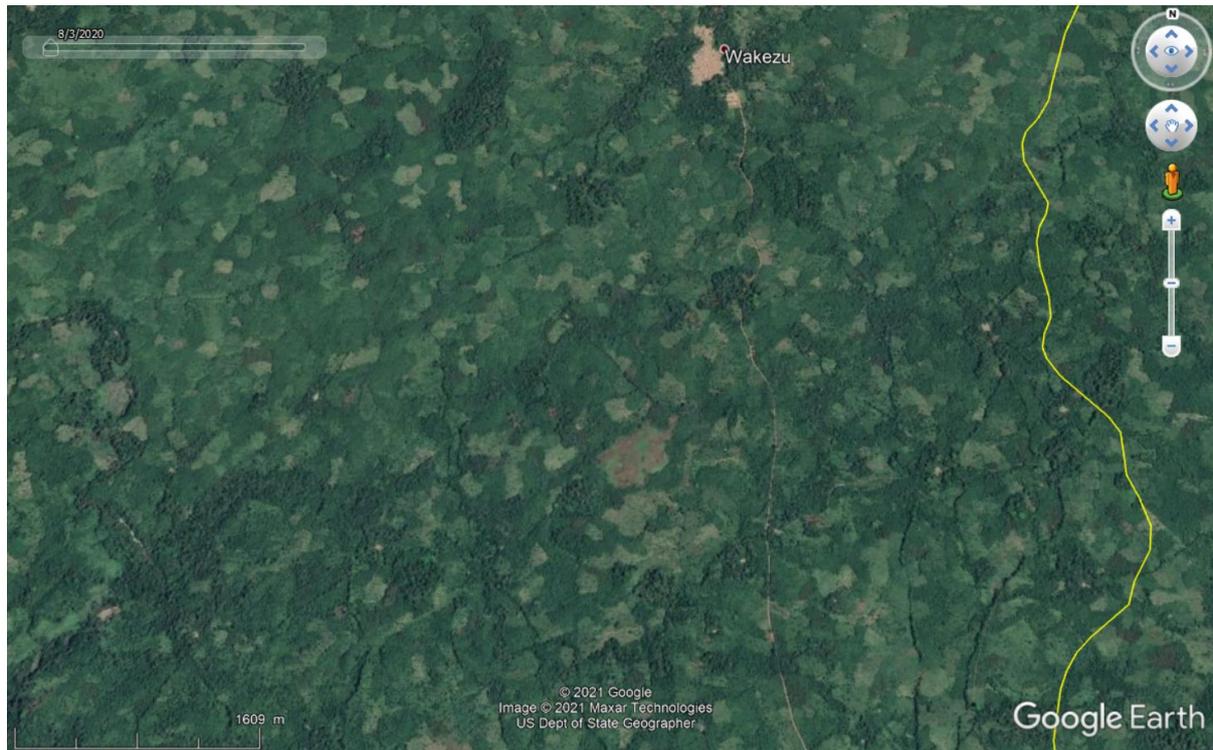


*Annexe 13 : Coefficients estimés issus du deuxième meilleur modèle réalisé dans R*

Variables	Estimateur	Erreur standard	Z value	Pr(> z )
(Intercept)	-4.8442	0.2366	-20.473	< 2e - 16 ***
hab_dom_5km construction	4.4387	0.9430	4.707	2.52e - 06 ***
hab_dom_5km cultures	0.6836	0.4109	1.664	0.0962 .

NB : 0 « \*\*\* » 0.001 « \*\* » 0.01 « \* » 0.05 « . » 0.1 « » 1

*Annexe 14 : Découpage du paysage en parcelles agricoles (human settlements) à la frontière Libéria-Guinée. De nombreuses parcelles ont été déboisées et contiennent des cultures ou des parcelles pour animaux. Presque toutes ces parcelles ont une habitation associée*



Toulouse, 2021

**NOM Prénom** : REYNIER Juliette

**TITRE** : Suivi Argos d'*Eidolon helvum* en Afrique de l'Ouest pour comprendre le comportement de sélection des sites dorts à l'interface chauves-souris et hommes

**RÉSUMÉ** : Les chauves-souris sont impliquées dans de nombreuses maladies zoonotiques. Plus précisément, les chauves-souris *Eidolon helvum* sont suspectées d'être un des réservoirs du virus de la maladie Ebola, qui a causé 30 épidémies depuis son identification en 1976. L'épidémiologie de la maladie et l'écologie des espèces impliquées restent cependant mal connues. *Eidolon helvum* parcourt plusieurs milliers de kilomètres sur l'ensemble de l'Afrique de l'Ouest au cours de mouvements migratoires annuels, mais peu de données sont disponibles sur la mobilité et la distribution de l'espèce. Ce travail porte sur les mouvements migratoires et le comportement de sélection d'habitat des chauves-souris *Eidolon helvum*, en cherchant à comprendre quels facteurs environnementaux influencent la sélection de leurs sites dorts. La télémétrie Argos et l'utilisation d'indices d'eau et de végétation issus de la télédétection satellitaire ont permis de réaliser un suivi spatio-temporel de trois individus, sur une durée d'un an. 29 sites dorts ont pu être identifiés. L'interprétation des résultats du modèle de distribution de l'espèce a montré que les chauves-souris sélectionnent l'habitat de type construction. Aucune influence des indices issus de la télédétection n'a pu être démontrée. L'attrait pour ces zones urbaines est donc à intégrer à la gestion du risque de transmission de pathogènes à l'homme et à la gestion du risque de propagation de pathogènes à l'échelle de l'Afrique occidentale.

**MOTS CLÉS** : *Eidolon helvum*, sites dorts, modèle de sélection d'habitat, Afrique de l'Ouest, télémétrie Argos, télédétection

---

**TITLE** : Argos tracking of *Eidolon helvum* in West Africa to understand the roost sites selection behavior at the bat-human interface

**SUMMARY** : Bats are involved in many zoonotic diseases. More specifically, the *Eidolon helvum* bats are suspected to be one of the reservoirs of the Ebola virus, which has caused 30 epidemics since its identification in 1976. However, the epidemiology of the disease and the ecology of the species involved remain poorly understood,. *Eidolon helvum* roams several thousand kilometers across West Africa during annual migratory movements, but there is little data available on the mobility and distribution of the species. This work focuses on the migratory movements and habitat selection behavior of *Eidolon helvum* bats, seeking to understand which environmental factors influence the selection of their roost sites. Argos telemetry and water and vegetation index calculated from images of satellite remote sensing had been used to carry out spatio-temporal monitoring of three individuals over a period of one year. 29 roost sites were identified. The interpretation of the habitat selection model results has revealed that bats have shown a preference for construction-type habitat. Not a single index influence from remote sensing could be demonstrated. The attraction for these urban areas is therefore to be integrated into the risk management of pathogenes transmission to humans, and into the risk management of the pathogene spread throughout West Africa.

**KEYWORDS** : *Eidolon helvum*, roost sites, habitat selection model, West Africa, Argos telemetry, remote sensing